



Caractérisation des structures crânio-dentaires internes des cercopithécoïdes et étude diachronique de leurs variations morphologiques dans la séquence Plio-Pléistocène sud-africaine

Amélie Beaudet

► To cite this version:

Amélie Beaudet. Caractérisation des structures crânio-dentaires internes des cercopithécoïdes et étude diachronique de leurs variations morphologiques dans la séquence Plio-Pléistocène sud-africaine. Anthropologie biologique. Université Paul Sabatier - Toulouse III, 2015. Français. $\langle$ NNT : 2015TOU30297 $\rangle$. $\langle$ tel-01430676 $\rangle$

HAL Id: tel-01430676

<https://theses.hal.science/tel-01430676v1>

Submitted on 10 Jan 2017

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



HAL Authorization



THÈSE

En vue de l'obtention du

DOCTORAT DE L'UNIVERSITÉ DE TOULOUSE

Délivré par :

Université Toulouse 3 Paul Sabatier (UT3 Paul Sabatier)

Présentée et soutenue par :

Amélie BEAUDET

Le 12 novembre 2015

Titre :

Caractérisation des structures crânio-dentaires internes des cercopithécoïdes et étude diachronique de leurs variations morphologiques dans la séquence Plio-Pléistocène sud-africaine.

École doctorale :

ED BSB : Anthropobiologie

Unité de recherche :

Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et Imagerie de Synthèse (AMIS) - UMR 5288 CNRS

Directeur(s) de Thèse :

M. José BRAGA, Professeur, Université Toulouse 3 Paul Sabatier (directeur)

M. François BON, Professeur, Université Toulouse Jean Jaurès (co-directeur)

M. Roberto MACCHIARELLI, Professeur, Université de Poitiers et MNHN, Paris (co-directeur)

Rapporteurs :

M. Ottmar KULLMER, Directeur de section, Senckenberg Research Institute, Francfort

M. Masato NAKATSUKASA, Professeur, Kyoto University

Autre(s) membre(s) du jury :

M. Jason HEATON, Professeur associé, Birmingham-Southern College (examineur)

M. John Francis THACKERAY, Professeur, University of the Witwatersrand, Johannesburg
(examineur)

M. Laurent BRUXELLES, Chargé d'opérations et de recherches, Université Toulouse Jean Jaurès (invité)

À mon père...

REMERCIEMENTS

Les remerciements de cette thèse sont adressés à toutes les personnes et institutions qui, par leur accueil, leur collaboration et leur soutien, ont contribué à la réalisation de ce travail.

En premier lieu je souhaiterais remercier M. José Braga (AMIS, Toulouse) pour son encadrement durant ces trois années de thèse, pour m'avoir offert l'opportunité de travailler sur ce sujet de recherche passionnant et accueilli au sein de son équipe, pour son accompagnement scientifique et pour m'avoir accordé sa confiance en m'impliquant dans les projets développés entre le laboratoire et ses partenaires sud-africains. Au-delà de l'expérience professionnelle, particulièrement enrichissante, cette thèse représente une aventure humaine inestimable. Je remercie également M. Braga pour ses relectures critiques et pédagogiques des différents manuscrits ainsi que pour m'avoir généreusement accordé l'accès à une base de données importante d'acquisitions microtomographiques de cercopithécoïdes actuels.

Je tiens à remercier M. Roberto Macchiarelli (Université de Poitiers & MNHN Paris) pour m'avoir encadré depuis ma toute première année universitaire, pour sa patience et son implication dans mon parcours. Je suis extrêmement reconnaissante pour son investissement dans les corrections et améliorations des manuscrits et ses conseils formateurs. Je remercie également M. Macchiarelli pour ces occasions professionnelles successives qu'il a pris soin de me proposer, entre autres mon premier stage d'apprentissage des outils 3D au Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris, mon sujet de recherche de Master en collaboration avec le Senckenberg Research Institute, à Francfort, pour m'avoir constamment encouragé à contribuer à différents colloques internationaux, et pour n'avoir jamais hésité à m'impliquer dans de nombreuses collaborations fructueuses. Merci pour ces huit années riches en expériences à la fois professionnelles et humaines.

J'adresse aussi mes remerciements à M. François Bon (TRACES, Toulouse) pour son encadrement durant ces trois années de thèse.

Je remercie vivement M. Laurent Bruxelles (TRACES, Toulouse), pour avoir partagé avec moi son expérience du terrain en Afrique du Sud et pour les nombreuses discussions enrichissantes sur le contexte géochronologique des sites paléontologiques.

Je remercie profondément M. Éric Crubézy (AMIS, Toulouse), directeur du laboratoire AMIS, pour avoir autorisé mon inscription en thèse au sein de son unité.

J'adresse mes remerciements les plus sincères à M. Masato Nakatsukasa (Kyoto University, Kyoto) et M. Ottmar Kullmer (Senckenberg Research Institute, Francfort) qui m'ont tous deux fait l'honneur d'accepter d'être rapporteurs de ce travail de recherche. Je remercie également vivement M. Francis Thackeray (Wits, Johannesburg) et M. Jason Heaton (Birmingham-Southern College, Birmingham), pour leur présence en tant qu'examineurs au sein du jury thèse.

Au cours de ma formation en paléanthropologie j'ai eu la chance de bénéficier directement de l'expérience de différents chercheurs, qui, plus que de simples contacts professionnels, représentent pour moi un entourage proche et un soutien précieux. Je remercie ainsi Mme Virginie Volpato (Senckenberg Research Institute, Francfort), pour m'avoir accueilli à Francfort pendant mes différents stages de Master et m'avoir fait partager ses connaissances sur la caractérisation de l'endostructure osseuse. Je remercie également M.

Laurent Puymeraïl (ADES, Marseille), pour son accueil dans le laboratoire du Département de Préhistoire au Muséum National d'Histoire Naturelle, de ma troisième année de Licence à la fin de mon Master, merci pour toutes ces discussions enrichissantes. Un grand merci à M. Clément Zanolli (AMIS, Toulouse), avec qui j'ai eu la chance de collaborer sur différents projets pendant mes années de thèse, pour son soutien constant et sa patience devant mes nombreuses interrogations. Je remercie Mme Priscilla Bayle (PACEA, Bordeaux), pour sa disponibilité et nos échanges amicaux. Merci à M. Arnaud Mazurier (ERM, Poitiers), pour la mise à disposition de sa base de données de plateaux tibiaux pour mon étude de Master et sa gentillesse pendant mes différents passages à l'Université de Poitiers. Enfin je remercie Mme Marine Cazenave (AMIS, Toulouse), pour sa bonne humeur et son soutien, j'espère que nous pourrions continuer encore longtemps à partager des travaux communs.

Ce travail de recherche a bénéficié de l'investissement de différents chercheurs, ingénieurs et techniciens qui ont, par leur disponibilité, grandement facilité l'accès aux collections et aux plateformes d'imagerie et contribué à la constitution de l'échantillon de cette thèse. Un grand merci à Mme Stephany Potze (Ditsong National Museum of Natural History, Pretoria) pour avoir autorisé l'accès aux collections du Ditsong National Museum of Natural History. Je remercie aussi M. Bernhard Zipfel pour m'avoir accordé l'accès aux collections entreposées à la Medical School de l'University of the Witwatersrand. Mes remerciements vont également à M. Jacques Cuisin (MNHN, Paris) pour l'accès aux collections Mammifères et Oiseaux du MNHN. Un profond remerciement pour M. Guillaume Fleury pour l'accès aux collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, pour nos conversations toujours passionnantes et son accueil au Muséum. Je remercie M. Emmanuel Gilissen (MRAC, Tervuren) pour son accueil au Musée royal de l'Afrique centrale à Tervuren, pour les discussions enrichissantes sur la paléoneurologie et sa disponibilité. Merci également à M. Wim Wendelen (MRAC, Tervuren) pour son aide dans l'accès aux collections du MRAC. Un immense merci à M. Frikkie de Beer (Necsa, Pretoria), M. Lunga Bam (Necsa, Pretoria) et M. Jakobus Hoffman (Necsa, Pretoria), qui m'ont permis de constituer très rapidement mon échantillon numérique fossile en assurant les acquisitions microtomographiques à Necsa et sans qui ce projet de thèse n'aurait pas pu aboutir. Merci pour leur bonne humeur et les échanges culturels qui ont contribué à faire de mes passages à Necsa des moments très plaisants ! J'adresse mes remerciements à Mme Tea Jashashvili et M. Kristian Carlson, pour avoir assuré les acquisitions microtomographiques du matériel fossile conservé à l'University of the Witwatersrand et pour les échanges professionnels enrichissants. Je remercie M. Gaël Clément (MNHN, Paris) et M. Miguel Garcia-Sanz (MNHN, Paris) pour les acquisitions microtomographiques réalisées sur la plateforme AST-RX du MNHN. Un grand merci à M. Christophe Tenailleau (CIRIMAT, Toulouse) et M. Benjamin Duployer (CIRIMAT, Toulouse) pour les acquisitions du matériel comparatif de cette thèse, mais également pour leur disponibilité et leur gentillesse. Je remercie Mme Elisabeth Coudrais (Faculté de Chirurgie Dentaire, Toulouse) et Mme Delphine Maret (Faculté de Chirurgie Dentaire, Toulouse) pour l'accès au Cone Beam de la Faculté de Chirurgie Dentaire de Toulouse.

Au cours de mes différents séjours en Afrique du Sud j'ai eu la chance de côtoyer des chercheurs qui ont participé à mon enrichissement professionnel. Je remercie ainsi M. Dominic Stratford (Wits, Johannesburg), M. Jason Hemingway (Wits, Johannesburg) et M.

Dominique Gommery (DEH, Paris) pour les diverses discussions scientifiques. Je remercie très profondément M. Francis Thackeray pour son accueil en Afrique du Sud et sa prévenance, pour avoir grandement facilité les démarches pour ma venue à l'University of the Witwatersrand et de partager avec moi ses anecdotes passionnantes de paléanthropologue.

Pour m'avoir intégré dans le projet développé autour de la description et de l'identification du spécimen SIM III-13-1 du site de Simbiro, à Melka Kunture (Ethiopie), je remercie vivement M. Roberto Macchiarelli (Université de Poitiers & MNHN Paris), M. Clément Zanolli (AMIS, Toulouse), M. Blade Endga Redae (ARCCCH, Addis Ababa) et Mme Metasebia Endalamaw (ARCCCH, Addis Ababa) ainsi que toute l'équipe de l'Italian Archaeological Mission.

J'exprime toute ma reconnaissance à M. Clément Zanolli (AMIS, Toulouse), M. Frikkie de Beer (Necsa, Pretoria), M. Burkhard Schillinger (Heinz Maier-Leibnitz Center, Munich), Mme Vladimira Vodopivec (Heinz Maier-Leibnitz Center, Munich) et Mme Christine Steininger (Wits, Johannesburg) pour m'avoir généreusement impliqué dans les recherches autour du spécimen fossile STS 1039 scanné par microtomographie neutronique sur la ligne SR4a du Heinz Maier-Leibnitz Center (réacteur FRM II) de la plateforme d'imagerie neutronique ANTARES.

Je remercie également M. José Braga (AMIS, Toulouse) et M. Francis Thackeray (Wits, Johannesburg) pour m'avoir offert l'opportunité de décrire du matériel inédit issu des récentes fouilles du site de Kromdraai B.

Pour son aide dans la partie méthodologique de ce travail, j'adresse toute ma gratitude à M. Stanley Durrleman (INRIA, Paris). Je remercie également M. Gérard Subsol (LIRMM, Toulouse) pour son aide méthodologique ainsi que M. Sébastien Déjean (IMT, Toulouse) pour les discussions autour des analyses statistiques.

Pendant ces trois années de thèse j'ai eu la chance de nouer des contacts professionnels constructifs et enrichissants avec différents collaborateurs américains. Je tiens à remercier M. Eric Delson (NYCEP, New York) et Mme Nina Jablonski (University Park, Pennsylvanie) pour avoir accepté de former mon comité de thèse et m'avoir adressé leurs commentaires particulièrement constructifs pour mon travail de thèse. Merci à M. Eric Delson pour le partage de données CT en partenariat avec le projet MorphoSource et pour m'avoir accueilli au sein de son laboratoire NYCEP à New-York. Je remercie également Mme Leslea Hlusko pour son accueil dans son unité de recherche à l'University of Berkeley. Merci à M. Stephen Frost et M. Christopher Gilbert pour les conversations enrichissantes autour des présentations de la conférence de l'American Association of Physical Anthropology (AAPA) de 2014 à Calgary.

Je remercie Mme Brigitte Senut (MNHN, Paris) pour son intérêt pour ce travail de thèse et ses conseils avisés.

Je remercie également profondément M. Abder El-Albani (Hydrasa, Poitiers) et M. Alain Meunier (Hydrasa, Poitiers) pour leur accueil toujours chaleureux à l'Université de Poitiers et leur soutien.

Mes remerciements vont également à Mme Patricia Balaesque pour nos échanges scientifiques et pour m'avoir fait bénéficier des travaux bibliographiques de ses deux étudiants.

Je remercie M. Jean-Jacques Hublin (Max Planck Institute, Leipzig) ainsi que l'ensemble de l'organisation de l'European Society for the study of the Human Evolution (ESHE) grâce à qui j'ai pu bénéficier d'une bourse de mobilité pour présenter mes travaux de thèse à l'occasion du 4^{ième} rassemblement de l'ESHE à Florence en 2014.

Pour avoir financé cette thèse, je remercie le PRES et la région Midi-Pyrénées ainsi que le Ministère des Affaires Etrangères.

Ce travail a pu bénéficier d'un accès au centre Calcul en Midi-Pyrénées (CALMIP) dans le cadre du projet [P1440] à qui j'adresse toute ma gratitude.

Merci aux membres du Fablab de l'Université de Toulouse pour la mise à disposition des imprimantes 3D et leur amitié, merci en particulier à M. Joseph Saint-Pierre et M. David Tsang-Hin-Sun.

Je remercie également M. Francis Mercier de la clinique vétérinaire du Roc à Châtelleraut pour son aide dans ma recherche lexicale.

Je remercie chaleureusement tous les membres du laboratoire AMIS qui m'ont accueilli pendant ces trois années, pour leur gentillesse et leur attention à mon égard. Je tiens à remercier tout particulièrement Mme Line Hillat et Mme Marie-Hélène Escalier, à la fois pour leur aide précieuse dans les différentes démarches administratives mais également pour leur présence réconfortante et leur soutien constant. Un immense merci à M. Jean Dumoncel, qui a mis à ma disposition des outils méthodologiques innovants et ainsi fait de cette thèse une formidable occasion de parfaire ma formation en paléanthropologie virtuelle. Merci d'avoir toujours pris le temps de répondre à mes (innombrables et redondantes) questions sans jamais perdre patience, d'avoir toujours été à mon écoute et prêt à développer des projets communs. J'espère que cette collaboration se poursuivra encore longtemps. Je remercie aussi Mme Lei Pan, camarade de thèse, à qui je souhaite bonne chance pour la suite de son parcours. Merci aussi à M. Didier Ginibrière, pour son aide dans la segmentation et les débats qui ont animé les pauses café ! Pour leur aide méthodologique, merci également à Mme Lise Radoszycki pour ses conseils dans les analyses statistiques et Mme Magalie Laur. Merci à M. Patrice Gérard pour son aide et son soutien dans la réalisation de ce travail. Pour les moments de détente je remercie Cesar, Daryia, Delphine, Denis, Didier, Harilanto, Jean, Lise, Margit, Magalie, Nicolas, et également les étudiants sud-africains de passage au laboratoire que j'espère avoir l'opportunité de retrouver en Afrique du Sud, Anja, Curswan, Ntombi, Ntuthu et Tristan.

Un remerciement aussi pour mes camarades de Master, Elodie, Hélène, Juliette, Laure, Lisa, Maïlys, Pauline, Ronan, Sofwan, Sophie, et également Julien, Manon et Madda pour leur accueil dans le laboratoire de Préhistoire. Je n'oublie pas mes compagnons poitevins de Licence, Anita, Charlotte, Clément B., Laurie et Marie.

Je remercie très sincèrement mes correcteurs pour leur patience, Clément Z., Damien et Jean. Merci à mon oncle Carlos pour sa relecture méticuleuse qui a permis de finaliser le manuscrit.

Tout ce travail n'aurait jamais pu se réaliser sans le soutien indéfectible et les encouragements de ma famille. Un immense merci à ma mère et ma sœur, pour leur compréhension et leur patience dans la dernière ligne droite et pour leur présence réconfortante.

Je terminerai ces remerciements en rendant hommage à la personne sans qui je n'aurais jamais eu le courage de me lancer dans cette aventure, celui qui m'a toujours donné la détermination nécessaire pour affronter les défis qui se sont présentés tout au long de mon parcours, avec qui jusqu'à la fin et malgré les heures sombres j'ai pu partager mes peines et mes joies et dont les conseils avisés m'ont permis d'avancer sans jamais songer à abandonner. À mon père, à qui je dédie ce travail...

TABLE DES MATIÈRES

1. INTRODUCTION.....	1
2. MATÉRIEL.....	9
2.1. L'échantillon actuel de référence	9
2.2. L'échantillon fossile	12
2.2.1. Cadre géochronologique	12
2.2.2. Les sites fossilifères.....	15
2.2.3. Définitions historiques des taxons cercopithécoïdes fossiles sud-africains.....	28
2.2.4. Détails des spécimens.....	39
3. MÉTHODES D'ANALYSE.....	43
3.1. Les structures anatomiques	43
3.1.1. Les troisièmes molaires (M3).....	44
3.1.2. Le labyrinthe osseux.....	46
3.1.3. L'endocrâne	47
3.2. Acquisitions et traitements numériques des images	50
3.2.1. Acquisitions numériques.....	51
3.2.2. Segmentation et reconstructions virtuelles.....	56
3.2.3. Cas particuliers de reconstruction virtuelle	60
3.3. Analyses morphométriques.....	63
3.3.1. Morphométrie géométrique	63
3.3.2. Modèles déformables	68
3.4. Variables linéaires, surfaciques, angulaires et volumétriques	73
3.4.1. Proportions et distribution des tissus dentaires (M3).....	73
3.4.2. Dimensions absolues et relatives des canaux semi-circulaires et de la cochlée.....	77
3.4.3. Variations angulaires des éléments du labyrinthe osseux	80
3.4.4. Aires de la fenêtre ovale	81
3.5. Détection automatique des sillons cérébraux	82
3.6. Analyses multivariées.....	84
4. RÉSULTATS.....	86
4.1. Les troisièmes molaires (M3)	86
4.1.1. Proportions des tissus dentaires	90
4.1.2. Cartographies des variations de l'épaisseur de l'émail.....	99
4.1.3. Morphologie de la jonction émail-dentine	102
Beudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Bam, L., Hoffman, J., De Beer, F., Braga, J., 2014. Full sequence dating of South African early hominins units based on new cercopithecoid chronological markers. Am. J. Phys. Anthropol. 153, suppl. 56, 58: 74 (résumé)	i
Beudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., De Beer, F., Braga, J., 2014. Time-related changes in fossil cercopithecoid inner craniodental	

structures and chronological seriation of South African hominin-bearing sites. Proc. Europ. Soc. Hum. Evol. 3, 37 (résumé).....	ii
4.2. Le labyrinthe osseux	125
4.2.1. Dimensions absolues et relatives des canaux semi-circulaires.....	128
4.2.2. Variations angulaires des éléments du labyrinthe osseux	133
4.2.3. Paramètres cochléaires et aires de la fenêtre ovale	138
4.2.4. Morphologie des canaux semi-circulaires et de la cochlée	150
Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., De Beer, F., Braga, J., 2014. The cave deposits of Swartkrans and Kromdraai, South Africa: time-related craniodental morphostructural variation in cercopithecoid taxa and the emergence of <i>Homo</i>. The African Human Fossil Record (résumé; http://www.tahfr.cnrs.fr/).....	iii
4.3. L'endocrâne	160
4.3.1. États de conservation des endocrânes fossiles	163
4.3.2. Sillons néocorticaux	168
4.3.3. Architecture endocrânienne.....	179
4.4. Applications sur du matériel fossile inédit (<i>publications</i>).....	196
4.4.1. Le spécimen STS 1039 de Sterkfontein.....	196
Beaudet, A., Braga, J., de Beer, F., Schillinger, B., Steininger, C., Vodopivec, V., Zanolli, C., 2015. Neutron microtomography-based virtual extraction and analysis of a cercopithecoid partial cranium (STS 1039) embedded in a breccia fragment from Sterkfontein Member 4 (South Africa). Am. J. Phys. Anthropol.	iv
4.4.2. Le spécimen KB 6582 de Kromdraai B.....	197
4.4.3. Le spécimen SIM III-13-1 de Melka Kunture	200
Beaudet, A., Zanolli, C., Engda Redae, B., Endalamaw, M., Braga, J., Macchiarelli, R., 2015. A new cercopithecoid dentognathic specimen attributed to <i>Theropithecus</i> from the late Early Pleistocene (c. 1 Ma) deposits of Simbiro, at Melka Kunture, Ethiopian highlands. C. R. Palevol	v
5. DISCUSSION.....	201
5.1. Réévaluation du cadre taxinomique des spécimens fossiles	204
5.2. Évolution des caractères et hypothèses phylogénétiques.....	210
5.3. Contributions à la reconstruction des contextes biochronologiques, paléoenvironnementaux et biogéographiques.....	216
5.3.1. Les implications biochronologiques.....	217
5.3.2. Contextes environnementaux et biogéographiques	218
6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	224
7. BIBLIOGRAPHIE	229
8. ANNEXES	251

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Liste des figures

Fig. 2.1.	Localisation des sites paléontologiques sud-africains (d'après Herries et al., 2009)	15
Fig. 2.2.	Diagramme schématique de la stratigraphie des dépôts de Makapansgat (d'après Latham et al., 2003)	16
Fig. 2.3.	Section ouest-est de l'unité Thabaseek (d'après Tobias et al., 1993)	18
Fig. 2.4.	Section sud-nord des dépôts de Sterkfontein (d'après Pickering et al., 2004)...	20
Fig. 2.5.	Section est-ouest des dépôts de Kromdraai B (d'après Vrba, 1981)	22
Fig. 2.6.	Section nord-sud des dépôts de Swartkrans (d'après Balter et al., 2008)	26
Fig. 2.7.	Reconstructions virtuelles des spécimens STS 564 (<i>Parapapio broomi</i>), MP 221 (<i>Parapapio whitei</i>), STS 565 (<i>Parapapio jonesi</i>) et TP 8 (<i>Parapapio antiquus</i>) en vues antérieure et latérale. Échelles : 5 cm	30
Fig. 2.8.	Reconstructions virtuelles des spécimens TP 7 (<i>Papio izodi</i>), KA 194 (<i>Papio angusticeps</i>) et SK 562 (<i>Papio robinsoni</i>) en vues antérieure et latérale. Échelles : 5 cm	32
Fig. 2.9.	Reconstructions virtuelles des spécimens SK 561 (<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>) et MP 222 (<i>Theropithecus oswaldi darti</i>) en vues antérieure et latérale. Échelles : 5 cm.	33
Fig. 2.10.	Reconstruction virtuelle du spécimen MP 3a (<i>Cercopithecoides williamsi</i>) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.	35
Fig. 2.11.	Reconstruction virtuelle du spécimen SK 554 (<i>Dinopithecus ingens</i>) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.	36
Fig. 2.12.	Reconstruction virtuelle du spécimen KA 192 (<i>Gorgopithecus major</i>) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.	38
Fig. 2.13.	Reconstruction virtuelle du spécimen M 3057/8/9 (<i>Cercocebus</i> sp.) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.	38
Fig. 3.1.	Schéma général de la configuration de la troisième molaire supérieure (A) et inférieure (B) de <i>Papio anubis</i> . Échelle : 5 mm.	45
Fig. 3.2.	Identification des composantes de l'oreille interne de <i>Papio cynocephalus</i> . Échelle : 5 mm.	47
Fig. 3.3.	Localisation des lobes (A) et sillons (B) du néocortex selon le schéma type de l'organisation cérébrale chez les cercopithecins (d'après Falk, 1978). Se référer au texte pour la définition des abréviations.	50
Fig. 3.4.	Localisation des sillons néocorticaux principaux dans les représentants du genre <i>Theropithecus</i> actuels (<i>Theropithecus gelada</i>) et fossiles (<i>Theropithecus oswaldi</i> et <i>Theropithecus darti</i>) par comparaison avec le patron cercopitheciné classique (d'après Falk, 1978). Se référer au texte pour la définition des abréviations.	50

Fig. 3.5.	Les équipements microtomographiques disponibles sur le plateau technique AST-RX au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) (à gauche) et au laboratoire CIRIMAT (Toulouse) (à droite).	53
Fig. 3.6.	Les équipements microtomographiques disponibles à Necsa (Pretoria) (à gauche) et au Palaeosciences Centre (Johannesburg) (à droite).	53
Fig. 3.7.	Exemple d'une coupe (A) convertie en gradient (B).	58
Fig. 3.8.	Les différentes étapes de la segmentation automatique d'un endocrâne de <i>Theropithecus gelada</i> sous Endex. Échelles : 10 cm.	59
Fig. 3.9.	Reconstruction de l'endocrâne du spécimen fossile MP 224 représenté en vue latérale droite (en haut) et supérieure (en bas) avant (A) et après (B) avoir corrigé la destruction partielle de l'hémisphère droit. Échelle : 3 cm.	61
Fig. 3.10.	Reconstruction de l'endocrâne du spécimen fossile STS 564 représenté en vue antérieure. Échelle : 7 cm.	62
Fig. 3.11.	Reconstruction de l'endocrâne en vue supérieure du spécimen fossile TP 7 avant (A) et après (B) la correction de la zone fracturée. Échelle : 6 cm.	62
Fig. 3.12.	Reconstruction du spécimen SK 554 par segmentation des fragments à repositionner sur l'ensemble du neurocrâne. Échelle : 10 cm.	63
Fig. 3.13.	Les 104 points disposés sur la surface externe du labyrinthe osseux de <i>Papio cynocephalus</i> . Les points repères délimitant les séries de points sont signalés en rouge. Se reporter au texte pour la signification des numéros. Échelle : 5 mm.	65
Fig. 3.14.	Les points repères de la cochlée (A), de la croix commune (B et C), du canal semi-circulaire antérieur (D), du canal semi-circulaire postérieur (E) et du canal semi-circulaire latéral (F et G). Se reporter au texte pour la signification des numéros.	66
Fig. 3.15.	Les 140 points disposés sur la surface de la jonction émail-dentine de la troisième molaire supérieure droite de <i>Papio anubis</i> en vue occlusale (A), buccale (B) et distale (C). L'émail est affiché en semi-transparence pour les vues buccale (B) et distale (C).	68
Fig. 3.16.	Représentation schématique d'un atlas informatique dans la méthode des modèles déformables dont la forme moyenne $\bar{O}$ est calculée à partir des déformations Φ_i de la forme moyenne vers les objets O_i (d'après Dumoncel et al., 2015).	70
Fig. 3.17.	Exemple de cartographies et vecteurs de déplacements générés par la comparaison FMG>individus pour l'endocrâne de <i>Cercopithecus cephus</i> .	72
Fig. 3.18.	Exemples d'exploration de la structure interne dentaire par transparence (A et B) et séparation virtuelle de la dentine (C), de la pulpe (D), de l'émail (E), de la couronne complète (F) et de la portion latérale de la couronne (G) de la troisième molaire supérieure (UM3) de <i>Colobus guereza</i> . Échelle : 3 mm.	74
Fig. 3.19.	Cartographie des variations topographiques de l'émail de <i>Colobus guereza</i> . Échelle : 3 mm.	76
Fig. 3.20.	Représentation graphique des dimensions estimées sur les canaux semi-circulaires de <i>Papio cynocephalus</i> . Se reporter au Tableau 3.2. pour les abréviations des mesures. Échelles : 5 mm.	78
Fig. 3.21.	Représentation graphique des mesures linéaires et indices estimés sur la cochlée (modifié d'après J. Dumoncel).	79

Fig. 3.22.	Représentation graphique des angles mesurés entre les différents éléments composant le labyrinthe osseux de <i>Papio cynocephalus</i> . Échelle : 5 mm.	80
Fig. 3.23.	Localisation de la fenêtre ovale sur le labyrinthe osseux de <i>Papio cynocephalus</i> . Échelle : 5 mm.	82
Fig. 3.24.	Illustration de l'interface utilisée pour améliorer les résultats de la détection automatique des reliefs cérébraux (interface créée par J. Dumoncel).	83
Fig. 3.25.	Les différentes étapes de l'identification des sillons cérébraux sur un endocrâne de <i>Colobus guereza</i> à partir de la reconstruction du volume (A), des résultats de la détection automatique des reliefs (B) et de la correction manuelle (C). Échelle : 5 cm.	84
Fig. 4.1.	Épaisseurs moyennes (3D AET) et relatives (3D RET) de la couronne complète (A) et de la portion latérale de la couronne (B) des troisièmes molaires supérieures de spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.	96
Fig. 4.2.	Variations topographiques de l'épaisseur de l'émail (mm) des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Échelle : 3 mm.	100
Fig. 4.3.	Variations topographiques de l'épaisseur de l'émail (mm) des troisièmes molaires supérieures de spécimens représentatifs de taxons cercopithécidés actuels. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Échelle : 3 mm.	101
Fig. 4.4.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Les conformations extrêmes illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes et sont affichées en vue occlusale.	104
Fig. 4.5.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures non usées des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Les conformations extrêmes illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes et sont affichées vue linguale.	105
Fig. 4.6.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures.	106
Fig. 4.7.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) vers les formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT) inclus dans l'étude et établies à partir des déformations calculées pour l'échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Images non à l'échelle.	107
Fig. 4.8.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du	

	Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures non usées.	110
Fig. 4.9.	Cartographies en vue occlusale de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans notre échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Images non à l'échelle.	112
Fig. 4.10.	Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels par la méthode des modèles déformables appliquées aux interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au dessus).	114
Fig. 4.11.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures.	116
Fig. 4.12.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) vers les formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT) inclus dans l'étude et établies à partir des déformations calculées pour l'échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures des spécimens de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Images non à l'échelle.	117
Fig. 4.13.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures non usées.	120
Fig. 4.14.	Cartographies en vue occlusale de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans notre échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Images non à l'échelle.	121
Fig. 4.15.	Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés fossiles du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels par la méthode des modèles déformables appliquées aux interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au-dessus).	123
Fig. 4.16.	Estimations des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. h : hauteur ; w : largeur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; LSC : canal semi-circulaire latéral ; SLI : indice sagittal. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des	

	boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.	131
Fig. 4.17.	Estimations des angles (en degrés) mesurés entre les canaux semi-circulaires et la cochlée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. LSC : canal semi-circulaire latéral ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; CO : tour basal de la cochlée. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.	137
Fig. 4.18.	Estimations de la longueur externe (ECL), du nombre de tours (TUR), de la conicité (CUR) et de la longueur externe relative (RECL) de la cochlée mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparés à celles de onze taxons actuels. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.	142
Fig. 4.19.	Estimations de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à onze taxons actuels. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.	146
Fig. 4.20.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires, de la croix commune et de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels.	151
Fig. 4.21.	Analyse canonique (CVA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires, de la croix commune et de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels (A) et projections des valeurs propres pour chacun des axes selon une échelle chromatique variant du jaune claire (valeurs faibles) au rouge foncé (valeurs fortes) (B). Les conformations extrêmes affichées dans la CVA illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes.....	152
Fig. 4.22.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires et de la croix commune des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels.	154
Fig. 4.23.	Analyse canonique (CVA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires et de la croix commune des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels (A) et projections des valeurs propres pour chacun des axes selon une échelle chromatique variant du jaune claire (valeurs faibles) au rouge foncé (valeurs fortes) (B). Les conformations extrêmes affichées dans la CVA illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes.	155

Fig. 4.24.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels.	156
Fig. 4.25.	Analyse canonique (CVA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels (A) et projections des valeurs propres pour chacun des axes selon une échelle chromatique variant du jaune clair (valeurs faibles) au rouge foncé (valeurs fortes) (B). Les conformations extrêmes affichées dans la CVA illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes.	157
Fig. 4.26.	Coupe transversale du spécimen M 3057/8/9.	163
Fig. 4.27.	Reconstructions virtuelles des endocrânes sub-complets des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain en vues antérieure, latérales droite et gauche, postérieure et supérieure. Échelles : 3 cm.	164
Fig. 4.28.	Reconstructions virtuelles des endocrânes des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain affectés par des dégradations <i>post-mortem</i> en vues antérieure, latérales droite et gauche, postérieure et supérieure. Les surfaces corrigées sont signalées par des astérisques. Échelles : 3 cm.	165
Fig. 4.29.	Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des représentants cercopithécidés actuels des genres <i>Papio</i> , <i>Theropithecus</i> , <i>Lophocebus</i> , <i>Mandrillus</i> et <i>Cercocebus</i> . sup: supérieur ; lat: latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.	170
Fig. 4.30.	Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des représentants cercopithécidés actuels des genres <i>Macaca</i> , <i>Cercopithecus</i> , <i>Erythrocebus</i> , <i>Chlorocebus</i> , <i>Colobus</i> et <i>Piliocolobus</i> . sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.	171
Fig. 4.31.	Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain représentants les taxons <i>Parapapio jonesi</i> , <i>Pp. broomi</i> , <i>Pp. whitei</i> , <i>Pp. antiquus</i> et <i>Pp. sp.</i> sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.	172
Fig. 4.32.	Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain représentants les taxons <i>Theropithecus oswaldi darti</i> et <i>Cercopithecoides williamsi</i> . sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.	173
Fig. 4.33.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon réduit à une classe d'âge dentaire.	180
Fig. 4.34.	Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon réduit à une classe d'âge dentaire. Chaque spécimen représenté à	

	l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au-dessus).	182
Fig. 4.35.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon total.	183
Fig. 4.36.	Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon total. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au-dessus).	185
Fig. 4.37.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les formes moyennes des genres (FMT) cercopithécidés <i>Papio</i> , <i>Theropithecus</i> , <i>Lophocebus</i> , <i>Mandrillus</i> et <i>Cercocebus</i> . sup : supérieure ; ant : antérieur, lat : latéral, post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.	187
Fig. 4.38.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les formes moyennes des genres (FMT) cercopithécidés <i>Macaca</i> , <i>Cercopithecus</i> , <i>Erythrocebus</i> , <i>Chlorocebus</i> , <i>Colobus</i> et <i>Piliocolobus</i> . sup : supérieure ; ant : antérieur, lat : latéral, post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.	188
Fig. 4.39.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les spécimens cercopithécidés des taxons <i>Parapapio jonesi</i> , <i>Pp. broomi</i> , <i>Pp. whitei</i> , <i>Pp. antiquus</i> et <i>Pp. sp.</i> sup : supérieure ; ant : antérieur, lat : latéral, post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.	189
Fig. 4.40.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les spécimens cercopithécidés des taxons <i>Papio izodi</i> , <i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i> , <i>T. o. darti</i> et <i>Cercopithecoides williamsi</i> ainsi qu'un spécimen indéterminé de Sterkfontein. sup : supérieure ; ant : antérieur ; lat : latéral ; post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.	190
Fig. 4.41.	Cartographies en vues supérieure et antérieure de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans l'échantillon total d'endocrânes des genres cercopithécidés actuels <i>Papio</i> , <i>Theropithecus</i> , <i>Lophocebus</i> et <i>Mandrillus</i> . Images non à l'échelle.	194
Fig. 4.42.	Cartographies en vues supérieure et antérieure de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans l'échantillon total d'endocrânes des genres cercopithécidés actuels <i>Cercocebus</i> , <i>Macaca</i> , <i>Chlorocebus</i> et <i>Colobus</i> . Images non à l'échelle.	195
Fig. 4.43.	Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des	

	troisièmes molaires inférieures non-usées. La dent isolée de Kromdraai B est projetée <i>a posteriori</i> dans l'atlas (KB indéterminé).	198
Fig. 4.44.	Cartographies de déformations de la forme moyenne globale calculées à partir de l'échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels vers le spécimen de Kromdraai B. Se reporter aux cartographies de la section 4.1.3. pour une comparaison avec l'échantillon total. Images non à l'échelle.	199

Liste des tableaux

Tab. 2.1.	Composition de l'échantillon de cercopithécidés actuels. n : nombre d'individus ; M : mâle ; F : femelle ; ind. : indéterminé.	11
Tab. 2.2.	Composition de l'échantillon de cercopithécidés fossiles. n : nombre d'individus ; M : mâle ; F : femelle ; ind. : indéterminé ; ? : hypothèses.	42
Tab. 3.1.	Résumé des mesures volumiques, surfaciques et des indices estimés sur les couronnes de la troisième molaire.	76
Tab. 3.2.	Résumé des mesures linéaires et des indices estimés sur les canaux semi-circulaires. T : plan transversal ; S : plan sagittal.	78
Tab. 3.3.	Résumé des mesures linéaires et indices estimés sur la cochlée.	79
Tab. 3.4.	Résumé des mesures d'angles estimées entre les différents éléments composant le labyrinthe osseux. Toutes les mesures sont données en degrés.	81
Tab. 4.1.	Nombre de spécimens cercopithécidés composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans les troisièmes molaires supérieures. PTC : proportions des tissus de la couronne ; PTL : proportions des tissus de la portion latérale de la couronne ; EDJ : interface émail-dentine ; nc : non considéré (cf. texte). *analyses morphométriques à partir de points repères ; **analyses morphométriques par modèles déformables.	88
Tab. 4.2.	Nombre de spécimens cercopithécidés composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans les troisièmes molaires inférieures. EDJ : interface émail-dentine ; nc : non considéré (cf. texte).	89
Tab. 4.3.	Estimations 3D des proportions des tissus des couronnes des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de sept taxons actuels.	91
Tab. 4.4.	Estimations 3D des proportions des tissus de la portion latérale des couronnes des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels.	93
Tab. 4.5.	Valeurs comparatives des épaisseurs d'émail ponctuelles et moyennes (AET) des molaires de cercopithécidés actuels issues de la littérature. LM : molaires inférieures ; UM : molaires supérieures ; n : nombre de spécimens ; sd : écart-type.	98
Tab. 4.6.	Valeurs comparatives des épaisseurs d'émail moyennes (AET) et relatives (RET) des molaires de cercopithécidés actuels issues de la littérature. LM : molaires inférieures ; UM : molaires supérieures ; n : nombre de spécimens ; sd : écart-type.	99
Tab. 4.7.	Nombre de spécimens cercopithécidés composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans le labyrinthe osseux. PC : paramètres cochléaires ; OWA : fenêtre ovale ; SCC : canaux semi-circulaires ; MGL : morphologie globale du labyrinthe osseux ; MSCC : morphologie des canaux semi-circulaires et de la croix commune ; MC : morphologie de la cochlée ; (-C) : cochlée non analysée ; nc : non considéré (cf. texte).	126

Tab. 4.8.	Estimations des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. h : hauteur ; w : largeur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; LSC : canal semi-circulaire latéral ; SLI : indice sagittal.	129
Tab. 4.9.	Estimations des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires de quatre taxons actuels de cercopithécidés et un spécimen du Plio-Pléistocène sud-africain (SK 599) issues de Spoor (1993). h : hauteur ; w : largeur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; LSC : canal semi-circulaire latéral ; SLI : indice sagittal.	133
Tab. 4.10.	Estimations des angles (en degrés) mesurés entre les canaux semi-circulaires et la cochlée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. LSC : canal semi-circulaire latéral ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; CO : tour basal de la cochlée.	134
Tab. 4.11.	Estimations des paramètres cochléaires des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. ECL : longueur externe ; TUR : nombre de tours ; CUR : conicité ; RECL : longueur externe relative.	140
Tab. 4.12.	Estimations de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à onze taxons actuels.	145
Tab. 4.13.	Estimations de la masse corporelle (kg) à partir de la longueur externe relative de la cochlée (RECL) et de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) des spécimens de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées aux données issues de Delson et al. (2000). Sauf exception, les valeurs comparatives sont données en fonction de la provenance des spécimens fossiles. STS : Sterkfontein, SK : Swartkrans, MP/M : Makapansgat.	148
Tab. 4.14.	Nombre de spécimens composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans l'endocrâne. MR: analyse morphométrique de l'échantillon réduit incluant les spécimens d'une même classe d'âge dentaire (cf. texte); MT: analyse morphométrique de l'échantillon total; nc: non considéré (cf. texte).	162
Tab. 5.1.	Résumé des affinités et spécificités morphologiques détectées dans les taxons de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain entre eux et par rapport aux genres actuels selon les variables de l'étude (2). La première ligne (1) liste les patrons (indiqués entre guillemets) mis en évidence pour chacune des variables en prenant en compte l'échantillon fossile et actuel. Les noms entre parenthèse signalent une affinité particulière des groupes fossiles avec un/des taxons actuels. La dernière ligne (3) présente les groupes discriminés en fonction des sites paléontologiques d'origine. UM3 : troisième molaire supérieure ; EDJ : interface émail-dentine ; LM3 : troisième molaire inférieure ; spec. : caractères spécifiques du/des taxons ; X : affinités/spécificités non détectées ; += et ; A/B : A distingué de B.	202
Tab. 5.2.	Résumé des affinités et patrons morphologiques détectées dans les taxons de cercopithécidés actuels selon les variables de l'étude. UM3 : troisième molaire	

supérieure ; EDJ : interface émail-dentine ; LM3 : troisième molaire inférieure ; X :
affinités/spécificités non détectées ; += et ; A/B : A distingué de B. 203

1. INTRODUCTION

De part leur grande diversité taxinomique et leur large répartition géographique, les cercopithécidés, ou singes de l’Ancien Monde (*Old World monkeys*), incluent dans la superfamille des cercopithécoïdes, constituent la famille de primates non-humains dominante en Afrique (Fleagle, 1999 ; Jablonski, 2002). Divisés en deux grandes sous-familles, Cercopithecinae et Colobinae, ils occupent des niches écologiques variées, intégrant des milieux aussi divers que les forêts tropicales, les régions boisées, les steppes et savanes, ou encore les plateaux herbacés. Ce succès adaptatif s’illustre également à travers d’importantes radiations au cours de leur histoire évolutive. Ainsi, les cercopithécoïdes sont abondants dans les assemblages fossiles africains et représentent une composante essentielle des écosystèmes du Plio-Pléistocène (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010). Les plus grandes concentrations de sites ayant délivré du matériel fossile sont localisées le long de la Grande Vallée du Rift en Afrique de l’Est et dans les remplissages karstiques de la région du Transvaal en Afrique du Sud, région sur laquelle se focalise notre étude (Jablonski, 2002). En plus des premières occurrences des taxons actuellement représentés, des espèces aujourd’hui éteintes ont également été répertoriées dans les registres paléontologiques. Parmi les groupes fossiles les plus emblématiques, *Dinopithecus* et *Gorgopithecus*, deux taxons de babouins bien connus sur certains sites d’Afrique du Sud et distingués par leur forte masse corporelle, ou bien *Parapapio*, de taille plus modeste mais plus largement distribué sur le continent (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010). Le genre *Theropithecus* incarne un exemple remarquable de modification de la diversité taxonomique au cours des 3 à 4 derniers millions d’années. Considéré comme l’un des taxons les plus répandus géographiquement et temporellement au cours du Plio-Pléistocène, ses représentants actuels sont regroupés dans une unique espèce confinée sur les plateaux d’Ethiopie (*T. gelada*) (Jablonski, 1993). Plus localement, en Afrique du Sud, alors que sept genres et plus de douze espèces sont potentiellement reconnus dans les assemblages fossiles, aujourd’hui seulement trois espèces, *Chlorocebus aethiops*, *Papio ursinus* et *Cercopithecus mitis* sont actuellement présentes (Freedman, 1957 ; Szalay et Delson, 1979 ; Delson, 1984, 1988 ; Fleagle, 1999 ; Jablonski, 2002 ; Gilbert, 2007a ; McKee *et al.*, 2011 ; Elton, 2012).

L'intérêt porté aux restes fossiles de cercopithécoïdes est constant depuis les premières découvertes. Au-delà des apports significatifs pour la reconstruction de l'histoire phylogénétique des primates, ces vestiges sont considérés comme des éléments clés dans la compréhension de l'évolution des premiers hominins, abordée sous différents aspects. Tout d'abord, la forte densité des restes de cercopithécidés, leur large répartition comprenant à la fois des sites est- et sud-africains, ainsi que leur quasi systématique association stratigraphique avec les hominins fossiles, constituent des arguments forts en faveur de leur utilisation comme des marqueurs biochronologiques pertinents (Delson, 1984, 1988 ; McKee, 1993a ; McKee *et al.*, 1995 ; Heaton, 2006 ; Gilbert *et al.*, 2015a). En effet, alors que les sites à hominins est-africains sont datés de manière fiable par des méthodes radiochronométriques, la chronologie des gisements sud-africains est l'objet de débats. Ces derniers concernent principalement la compréhension des systèmes géologiques et l'application de méthodes de datation adaptées au contexte karstique, comme remarqués par les études et états des lieux de la chronologie régionale (*e.g.*, Brain, 1981 ; Herries *et al.*, 2009 ; Pickering *et al.*, 2011), et comme l'ont récemment mis en exergue les révisions stratigraphiques et les nouvelles datations des brèches fossilifères du Membre 2 de Sterkfontein, site emblématique du « Berceau de l'Humanité » (Bruxelles *et al.*, 2014 ; Granger *et al.*, 2015). Or, un cadre chronologique stable est nécessaire pour proposer des scénarios et interprétations fiables sur l'évolution des hominins. Malgré les limites de la datation relative par la faune, partiellement liées aux processus de fossilisation (*i.e.*, phénomènes taphonomiques), le recours aux comparaisons biostratigraphiques pour établir des unités temporelles dans les sites paléontologiques est fréquent et a été largement employé en Afrique du Sud (*e.g.*, Vrba, 1975 ; Delson, 1984, 1988 ; McKee, 1993a ; McKee *et al.*, 1995 ; Berger *et al.*, 2002 ; Heaton, 2006). Delson (1984, 1988) a ainsi proposé un découpage des sites est- et sud-africains basé sur les occurrences et/ou associations des espèces de cercopithécoïdes et sur leur abondance, s'échelonnant entre 4 (AC1) et 1 million d'années (AC7). De façon plus restrictive, Heaton (2006) a défini deux grandes unités pré- et post-2 millions d'années regroupant les sites sud-africains. Les primates non-humains sont aussi fréquemment intégrés dans des études fauniques plus larges, destinées à cumuler les marqueurs biostratigraphiques issus de différents groupes de mammifères pour affiner les estimations chronologiques (*e.g.*, McKee *et al.*, 1995 ; Berger *et al.*, 2002).

Les cercopithécidés constituent également un « groupe contrôle » fondamental pour replacer dans son contexte les adaptations et tendances évolutives des hominins à travers des reconstructions paléoenvironnementales, écologiques et biogéographiques (Elton, 2006). En effet, ces taxons sont particulièrement sensibles aux variations écologiques et, par conséquent, constituent de bons indicateurs environnementaux. La présence/absence de taxons inféodés à des environnements particuliers offre ainsi la possibilité de renseigner sur le contexte dans lequel évoluaient les hominins à la même période (Elton, 2001). Comme la masse corporelle des cercopithécidés converge avec celle des hominins (pour certaines espèces), l'hypothèse d'adaptations à des pressions sélectives similaires est souvent considérée, notamment pour développer des modèles écologiques (Bettridge et Dunbar, 2012). Pour cette raison, et en l'absence d'autres taxons hominoïdes fossiles dans les gisements, les grandes tendances évolutives associées à la lignée humaine et décrites comme uniques, comme par exemple l'augmentation du volume cérébral, sont testées sur les cercopithécidés qui constituent le groupe de primates contemporains le plus proche géographiquement et phylogénétiquement (Elton *et al.*, 2001). Le modèle cercopithécoïdes/hominins formalisé par Jolly (1970, 2001), désigné par le terme « seed-eaters hypothesis », a connu un important succès en proposant un parallèle entre les genres *Paranthropus* et *Theropithecus*, qui présentent tous deux des analogies liées à un système masticateur particulièrement développé. À une échelle plus large, les restes abondants de cercopithécidés dans les sites paléontologiques sont propices à la confrontation du registre fossile avec les modèles théoriques de spéciation. Par exemple, l'hypothèse d'un impact direct des changements climatiques sur la composition de la faune (*turnover-pulse hypothesis*) (e.g., Vrba, 1992), notamment pendant la transition Plio-Pléistocène où une aridification globale importante entraînant l'instabilité des milieux est enregistrée, peut être testée par la quantification de la diversité taxinomique et de l'abondance dans les populations des cercopithécidés. Il est alors possible de discuter l'influence potentielle des changements environnementaux sur l'émergence du genre *Homo* (Bobe *et al.*, 2002 ; deMenocal, 2004 ; Elton, 2012). D'autre part, certains primates non-humains ont vraisemblablement suivi des mouvements de populations communs avec deux des hominins (Turner et Wood, 1993 ; Strait et Wood, 1999 ; Gilbert, 2008).

La situation taxinomique et phylogénétique des cercopithécoïdes

Malgré leur succès évolutif et leur relative abondance dans les gisements paléontologiques, le statut phylogénétique et taxinomique des cercopithécidés fossiles est encore sujet à débat.

Plus précisément, la légitimité de certains genres/espèces est intensément discutée, à plus forte raison devant la connaissance limitée de la variabilité morphologique des populations fossiles. Par exemple, la trichotomie proposée par R. Broom (1940) pour distinguer les espèces du genre *Parapapio*, principalement sur la base des variations de dimensions des molaires, est régulièrement remise en question. Ainsi, Eisenhart (1974) et, plus récemment, Heaton (2006), ont contesté la validité du taxon *Pp. whitei* et suggéré de réattribuer les spécimens impliqués à d'autres espèces fossiles de *Papio* ou *Parapapio*. Par ailleurs, la définition des taxons est parfois variable d'une étude à une autre, comme par exemple l'utilisation des morphes de *Papio* de petite taille, désignés par *Papio izodi* et/ou *Papio angusticeps* (Freedman, 1957 ; Szalay et Delson, 1979 ; McKee et Keyser, 1994 ; Jablonski, 2002). L'évocation de ces exemples met en évidence une situation taxonomique clairement ambiguë pour le matériel sud-africain, qui s'explique également par le manque de précision des critères communément employés pour la diagnose des taxons fossiles. La majorité de ces critères implique une appréciation qualitative de la variation des structures crânio-dentaires interprétées comme discriminantes. En effet, parmi les caractères utilisés, nous pouvons citer, à titre d'exemples, le développement des fosses et crêtes maxillaires, fondamental pour la discrimination *Papio/Parapapio*, le degré de constriction post-orbitaire, l'aspect du profil nasal ou encore la longueur du museau (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010). La difficulté de classer taxonomiquement les restes fossiles impacte directement notre compréhension de l'histoire phylogénétique de ces taxons de primates et notamment l'identification des premières occurrences des espèces dans les registres paléontologiques. Ainsi, même si de récentes découvertes tendent à éclaircir la situation (*e.g.*, Gilbert *et al.*, 2015a), l'émergence du genre *Papio* et sa dispersion sur le continent africain reste encore à élucider. La présence des cercopithécoïdes dans des régions en connexion avec l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud, comme le Malawi, apporte des informations précieuses sur ce débat (Frost et Kullmer, 2008 ; Kullmer *et al.*, 2011). La question se pose également pour les clades faiblement représentés dans les registres paléontologiques, comme notamment *Lophocebus* et *Cercocebus*, dont l'identification fait débat à la fois en Afrique de l'Est et en Afrique du Sud (Eisenhart, 1974 ; Delson, 1984, 1988 ; Frost, 2001 ; Jablonski et Leakey, 2008).

Les incertitudes taxinomiques soulevées par l'étude du registre fossile se justifient partiellement par le caractère fragmentaire des données disponibles. Néanmoins, la situation phylogénétique des taxons actuels suscite également des interrogations. Traditionnellement, la plupart des analyses morphologiques ont abouti à la reconnaissance des mangabeys

(*Lophocebus* et *Cercocebus*) comme des membres d'un même groupe monophylétique, alors que les drills et mandrills (*Mandrillus*) étaient rapprochés du genre *Papio* (Szalay et Delson, 1979 ; Strasser et Delson, 1987 ; Delson et Dean, 1993). Au contraire, les analyses moléculaires plaident en faveur d'une origine diphylétique des mangabeys, *Cercocebus* étant placé avec *Mandrillus* dans un même clade et *Lophocebus* inclus dans celui comprenant *Papio* et *Theropithecus* (Disotell, 2000 ; Harris, 2000 ; Tosi *et al.*, 2003). L'incongruence entre les données morphologiques et moléculaires suggèrent la présence d'homoplasies parmi les caractères classiquement utilisés pour identifier les taxons et définir leurs liens phylogénétiques (Collard et O'Higgins, 2001 ; Collard et Wood, 2001 ; Singleton, 2002). Néanmoins, des études de l'anatomie crânio-dentaire et post-crânienne tendent à réconcilier les deux domaines et convergent vers des conclusions similaires (Fleagle et McGraw, 1999 ; Gilbert et Rossie, 2007 ; Gilbert, 2013). Plutôt que de considérer les caractères morphologiques comme non fiables (Collard et Wood, 2001) et sachant que les analyses moléculaires n'ont pas la capacité de répondre à toutes les questions posées par le registre paléontologique, une sélection plus pertinente des critères pour la diagnose des taxons basée sur la condition d'homologie est nécessaire.

Objectifs du projet

La variété et l'intensité des débats autour du registre fossile sud-africain démontrent bien qu'en se basant seulement sur la morphologie externe des structures crânio-dentaires, la question de la paléobiodiversité des cercopithécidés reste problématique et limite les inférences biogéographiques, environnementales et biochronologiques utiles pour la reconstruction du contexte biotique et abiotique dans lequel ont évolué les premiers hominins.

En plus de l'appui considérable apporté par la génétique, les récents développements dans les méthodes d'imagerie et d'analyses offrent la perspective d'un éclairage nouveau sur la situation taxinomique et phylogénétique des cercopithécidés actuels et fossiles. L'exploration virtuelle des structures crânio-dentaires a été largement employée dans le cadre de l'étude des hominins fossiles et la reconstruction de l'histoire évolutive de la lignée humaine. Parmi les innovations majeures, l'extraction et la caractérisation de l'endostructure dentaire, et plus précisément l'étude de la distribution de l'email et de la variation morphologique de l'interface email-dentine, ont révélé des informations précieuses pour la diagnose des hominoïdes fossiles et actuels ainsi que sur leurs positions systématiques (*e.g.*,

Olejniczak *et al.*, 2008a, b ; Skinner *et al.*, 2008a ; Macchiarelli *et al.*, 2009, 2013 ; Zanolli *et al.*, 2012). De même, le labyrinthe osseux constitue une source non-négligeable d'indices pour les reconstructions phylogénétiques et l'attribution taxinomique (*e.g.*, Spoor, 1993 ; Spoor *et al.*, 2003 ; Gunz *et al.*, 2012 ; Lebrun *et al.*, 2010 ; Braga *et al.*, 2013, 2015). L'accès à la structure endocrânienne est aussi essentiel pour la reconstitution et la compréhension de l'organisation cérébrale, qui centralise des détails de natures aussi diverses que la motricité ou la latéralité, tout en exprimant un patron spécifique (Holloway, 1978 ; Holloway *et al.*, 2004 ; Bruner, 2014 ; Neubauer, 2014).

Pourtant, les cercopithécidés comme objets d'étude n'ont pas ou peu bénéficié de ces avancées techniques. En effet, à l'exception de quelques rares données sur la distribution de l'épaisseur de l'émail (*e.g.*, Kay, 1981 ; Dumont, 1995 ; Shellis *et al.*, 1998 ; Hlusko *et al.*, 2004 ; Grine *et al.*, 2005 ; Olejniczak *et al.*, 2008c ; McGraw *et al.*, 2012 ; Kato *et al.*, 2014) et sur la morphologie de la jonction émail-dentine (*e.g.*, Corruccini, 1987 ; Olejniczak *et al.*, 2004, 2007), l'organisation endostructurale dentaire reste méconnue pour cette famille de primates, tout comme l'agencement des différentes composantes de l'oreille interne, qui n'ont été étudiés que ponctuellement et principalement à titre comparatif avec la condition humaine (*e.g.*, Spoor, 1993 ; Braga *et al.*, 2015). La question de l'évolution cérébrale chez les primates non-humains fossiles a été abordée dans de précédentes études fondamentales (Radinsky, 1974, 1975, 1976 ; Falk, 1978, 1981) ; néanmoins ces considérations restent principalement descriptives. La publication récente de l'exploration virtuelle de l'endocrâne du cercopithécoïde fossile *Victoriapithecus*, daté à 15 millions d'années, et son implication pour la connaissance des tendances évolutives des structures cérébrales dans la lignée, confirme l'intérêt et la pertinence des outils d'investigation non invasifs pour l'étude des primates non-humains (Gonzales *et al.*, 2015).

Dans le but d'apporter des éléments originaux aux débats sur la diagnose des taxons fossiles de cercopithécidés, nous avons utilisé des techniques issues de la « paléoanthropologie virtuelle » pour la caractérisation quantitative d'un échantillon de restes crânio-dentaires provenant des sites sud-africains de Makapansgat, Taung, Sterkfontein Kromdraai et Swartkrans. L'approche analytique par microtomographie à haute résolution est capable d'assurer un niveau de caractérisation des structures internes compatibles avec un diagnostic taxinomique différentiel et sans risques pour l'intégrité des spécimens originaux. Le développement de méthodologies de pointe dans la modélisation et la comparaison des morphologies (*e.g.*, points repères, modèles déformables) appliquées à des structures anatomiques susceptibles de fournir des signaux discriminants sous contrôle génétique a été

largement exploité dans ce travail afin de produire un ensemble de données cohérent pour une meilleure compréhension des assemblages fossiles. En plus de proposer des critères efficaces pour la diagnose des espèces fossiles, notre étude apporte des informations inédites sur la variation de la condition endostructurale dans les populations actuelles.

Notre travail a été initié par un ensemble de postulats précédemment cités et résumés comme suit, pour lesquels nous donnons des exemples concrets d'application :

- (i) Étant donné la pertinence de l'étude des structures crânio-dentaires pour la résolution des questions paléanthropologiques communes à la paléoprimatologie, l'endostructure dentaire, la conformation de l'oreille interne et l'organisation cérébrale sont ici proposés comme des critères fiables pour la diagnose des taxons cercopithécidés fossiles. **Ainsi, nous tentons par notre étude d'apporter de nouveaux arguments pour la discrimination des taxons fossiles problématiques, comme par exemple *Parapapio* et *Papio*, morphologiquement proches, et également de proposer un ensemble de caractères utiles pour l'attribution taxinomique de spécimens qui seront mis au jour dans le futur et qui pourront bénéficier des techniques d'imagerie.**
- (ii) Les méthodes de quantification de la variation des structures anatomiques cibles dans les échantillons permettent une évaluation précise de la variabilité inter- et intra-spécifique et de proposer une réorganisation potentielle de la systématique en vigueur chez les cercopithécidés fossiles. **L'estimation de la paléobiodiversité nous permet de justifier (ou remettre en question) de façon critique le maintien de taxons instables, comme par exemple *Dinopithecus ingens*, parfois attribué à *Papio*, ou bien les espèces de *Parapapio*, distingués principalement sur la base de variations de taille.**
- (iii) Sur la base de l'identification d'homologies et de la description de leurs distributions dans les échantillons fossiles et actuels, les relations phylogénétiques supposées entre les taxons sont argumentées. **Cette approche est cruciale dans le cas des relations phylogénétiques entre les taxons fossiles encore non résolues, comme notamment la place de *Cercopithecoides williamsi* parmi l'histoire évolutive des colobinés, ou bien même pour des taxons actuels, dans les cas de la question de la diphylie/monophylie des mangabeys.**
- (iv) À partir de la réévaluation du matériel fossile sud-africain, les scénarios possibles qui ont trait à la biogéographie et aux processus de spéciation pendant la transition Plio-

Pléistocène sont discutés dans une perspective paléoanthropologique. **Concrètement, ce dernier point peut s'illustrer par la question des voies migratoires et des échanges fauniques entre l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud qui impliquent également les hominins. La compréhension de l'émergence et de la dispersion des primates non-humains, et notamment de *Papio*, participe à la construction de modèles potentiellement applicables aux hominins.**

Étant donné les points listés précédemment, dans notre étude nous avons entrepris de répondre de façon critique aux incertitudes qui entourent la situation taxinomique et phylogénétique des cercopithecids du Plio-Pléistocène sud-africain à travers de nouveaux indicateurs. Par ce travail de recherche, nous contribuons à une meilleure définition du cadre paléobiologique pour une reconstruction fiable des contextes paléoenvironnementaux, paléoécologiques et paléobiogéographiques.

2. MATÉRIEL

Le registre de cercopithécidés fossiles de notre étude comprend 91 restes crânio-dentaires représentant 14 taxons différents issus des gisements sud-africains du Plio-Pléistocène de Makapansgat, Taung, Sterkfontein, Kromdraai et Swartkrans et ponctuellement de Skurweberg, ainsi que de la localité est-africaine du Pléistocène de Melka Kunture. La recherche de critères diagnostiques utiles pour la discrimination des taxons fossiles nécessitant, par principe d'actualisme, une connaissance préalable de la variabilité des espèces actuelles, 80 spécimens attribués à 11 genres de cercopithécidés présents dans les faunes africaines aujourd'hui ont été considérés pour constituer l'échantillon comparatif de ce travail. Dans cette section, en plus de détailler la composition des échantillons actuels et fossiles de notre étude, nous présentons le contexte géochronologique des sites paléontologiques sud-africains et de Melka Kunture ainsi que les taxons de cercopithécidés reconnus dans ces gisements, incluant quelques remarques sur le registre est-africain.

2.1. L'échantillon actuel de référence

Parmi les taxons africains actuels de cercopithecoidés, nous avons échantillonné les deux sous-familles, les Cercopithecinae (cercopithécinés) et les Colobinae (colobinés), afin de constituer un échantillon représentatif de la diversité observée aujourd'hui (Tab. 2.1.). Plus précisément, les spécimens de cercopithécinés inclus dans notre étude appartiennent aux espèces *Papio anubis*, *P. cynocephalus* (incluant la sous-espèce *P. c. kindae*), *P. hamadryas*, *P. ursinus*, *Theropithecus gelada*, *Lophocebus albigena*, *Mandrillus leucophaeus*, *M. sphinx*, *Cercocebus torquatus*, *Cc. atys*, *Macaca sylvanus*, *Mc. nigra*, *Mc. mulatta* et *Mc. radiata* classés dans la tribu des Papionini (papionines), ainsi que *Cercopithecus mona*, *Cp. hamlyni*, *Cp. cephus*, *Erythrocebus patas*, *Chlorocebus aethiops* et *Ch. pygerythrus*, inclus dans la tribu Cercopithecini (cercopithécines). En ce qui concerne la sous-famille des colobinés, nous avons réuni des spécimens des genres africains *Colobus guereza*, *Col. angolensis*, *Piliocolobus badius* et *Pil. foai* de la tribu Colobini (colobines). Dans cette étude, nous avons suivi la nomenclature en vigueur dans la troisième édition de l'ouvrage de référence Mammal Species of the World (2005) par D. E. Wilson et D. M. Reeder, et plus particulièrement la contribution de C. P. Groves pour la section concernant les primates. En revanche, nous n'avons pas reproduit le système de classification qui consiste à regrouper les espèces de *Papio* en sous-espèces de *Papio hamadryas* puisque, même s'il est largement suivi en

paléoprimatologie (*e.g.*, Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010), ce schéma n'est pas totalement accepté, supposé dépendant de la définition de l'espèce acceptée (Jolly, 1993) et encore non résolu par les analyses moléculaires (*e.g.*, Zinner *et al.*, 2013). De plus, notre étude étant principalement conduite au niveau du genre, l'adoption de l'un ou de l'autre système de nomenclature n'affecte pas nos interprétations.

Le numéro de catalogue, le musée d'emprunt, l'attribution taxinomique ainsi que l'origine et le sexe du matériel de référence sont détaillés dans le Tableau Annexe 8.1. Nous avons sélectionné en priorité des individus mâles et femelles sauvages dont la provenance est connue. Parmi les critères de sélection, l'état de conservation de la base du crâne, des dents et du neurocrâne figurait dans nos priorités. En résumé, 10 spécimens proviennent des collections ostéologiques « Mammifères et Oiseaux » du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) à Paris ; 18 spécimens ont été empruntés au Musée d'Histoire naturelle de Toulouse (MHNT) ; 38 spécimens sont issus des collections du Musée royal de l'Afrique centrale à Tervuren (MRAC) et 11 spécimens sont conservés à l'*American Museum of Natural History* à New York (AMNH). Trois spécimens (LUHNO, AD01, AD03) sont répertoriés à l'Université de Toulouse III Paul Sabatier (Braga *et al.*, 2015). Au total, 40 spécimens ont été spécifiquement détaillés par microtomographie pour les besoins de ce travail sur la plateforme d'imagerie AST-RX du MNHN à Paris et en collaboration avec l'institut FERMaT de Toulouse (cf. section 3.2.1.). À ce registre s'ajoutent les 29 individus juvéniles et adultes numérisés par Pr J. Braga (Toulouse) et les 11 individus partagés par Pr E. Delson (New York).

taxons	n	provenance	sexe (M, F, ind.)	collections
Cercopithecinae - Papionini				
<i>Papio (P.)</i>	21	Congo, Ethiopie, Mozambique, République Centrafricaine, Zambie	(6,5,10)	^a AMNH, ^b MNHN, ^c MRAC, ^d UT-PS
<i>Theropithecus (T.)</i>	3	Éthiopie, ind.	(1,2,0)	^a AMNH, ^b MNHN
<i>Lophocebus (L.)</i>	4	Cameroun, Congo, Gabon	(2,2,0)	^b MNHN, ^c MRAC
<i>Mandrillus (M.)</i>	7	Cameroun, Congo, Guinée	(3,2,2)	^a AMNH, ^b MNHN, ^c MRAC
<i>Cercocebus (Cc.)</i>	4	Cameroun, Libéria	(2,1,1)	^c MRAC
<i>Macaca (Mc.)</i>	8	Inde, Sénégal, ind.	(3,2,3)	^a AMNH, ^c MRAC, ^e MHNT
Cercopithecinae - Cercopithecini				
<i>Cercopithecus (Cp.)</i>	4	Congo, Guinée	(2,1,1)	^c MRAC, ^e MHNT
<i>Erythrocebus (E.)</i>	2	Congo, Sénégal	(1,1)	^c MRAC, ^e MHNT
<i>Chlorocebus (Ch.)</i>	5	Afrique du Sud, Cap vert, Congo, Sénégal	(3,1,1)	^c MRAC, ^e MHNT
Colobinae - Colobini				
<i>Colobus (Col.)</i>	15	Congo, Éthiopie, ind.	(6,3,6)	^a AMNH, ^b MNHN, ^c MRAC
<i>Piliocolobus (Pil.)</i>	7	Congo, ind.	(1,2,4)	^a AMNH, ^c MRAC

^aAmerican Museum of Natural History, New York (courtoisie Pr E. Delson) ; ^bMuséum national d'Histoire naturelle, Paris ; ^cMusée royal de l'Afrique centrale, Tervuren ; ^dUniversité de Toulouse III Paul Sabatier (courtoisie Pr J. Braga) ; ^eMuséum d'Histoire naturelle de Toulouse.

Tab. 2.1. Composition de l'échantillon de cercopithécidés actuels. n : nombre d'individus ; M : mâle ; F : femelle ; ind. : indéterminé.

2.2. L'échantillon fossile

Dans cette section nous détaillons le contexte géologique et chronologique des sites paléontologiques qui ont délivré les spécimens fossiles de notre échantillon avant de présenter brièvement la définition historique de chacun des taxons reconnus dans les assemblages de cercopithécidés sud-africains analysés.

2.2.1. Cadre géochronologique

Les dépôts fossilifères à hominins en Afrique du Sud sont principalement rencontrés en contexte karstique dans la séquence dolomitique du Précambrien. Les méthodes de datation dans ce contexte, limitées par la nature du matériel géologique principalement sédimentaire, nécessitent une connaissance précise de la stratigraphie et donc des processus de remplissage des cavités responsables de la mise en place des assemblages paléontologiques. Les sites sud-africains du Plio-Pléistocène combinent ainsi à la fois des caractéristiques communes avec l'ensemble du réseau karstique de la région mais également des spécificités géodynamiques locales à prendre en compte pour replacer les restes fossiles dans un cadre chronologique cohérent. Dans cette section, nous nous sommes donc appliqués à décrire le fonctionnement des karsts de la région du Transvaal ainsi que les hypothèses stratigraphiques associées à chacun des sites impliqués dans cette étude avant de discuter les datations proposées pour les contenus paléontologiques. Nous présentons également le contexte associé au spécimen est-africain SIM III-13-1, retrouvé en contexte fluvio-lacustre dans la localité de Melka Kunture, en Éthiopie.

Les formations géologiques composant le paysage sud-africain reposent sur un socle formé il y a 3.1 Ga par le refroidissement des masses magmatiques (*i.e.*, le craton de Kaapvaal) (Norman et Whitfield, 2006). À partir de cette base, des premiers bassins sédimentaires se sont formés sous des conditions différentes d'aujourd'hui, avec notamment une quantité moins importante d'oxygène (ce qui favorisera les dépôts des conglomérats aurifères, largement exploités en Afrique du Sud). À partir de 2.5 Ga, le calcium combiné au dioxyde de carbone contenu dans les eaux relativement chaudes précipite sous l'action des algues (stromatolithes) et forme des accumulations conséquentes de dolomies, notamment dans les bassins du Transvaal. Différentes périodes de sédimentation se succèdent par la suite, entrecoupées par des épisodes magmatiques. Avec la dérive du Gondwana, le processus de sédimentation s'opère sous des conditions variées et participe notamment au dépôt de plus de

10 000 mètres de sédiments dans le bassin de Karoo. Les roches de ce bassin couvrent aujourd'hui près de 60% de la surface de l'Afrique du Sud.

Les karsts renfermant les dépôts fossilifères de la région du Transvaal sont creusés dans la formation dolomitique de Malmani datée du Précambrien (entre 2.5 et 2.6 Ga) et sont intégrés plus largement dans la séquence sédimentaire du super-groupe Transvaal, localisé dans la région centrale du craton Kapvaal. Basé notamment sur l'abondance en chailles (concrétions silicifiées) et la morphologie des stromatolithes (structures laminées d'origine biologique) qui forment la dolomie, l'ensemble de Malmani a été divisé en cinq sous-unités, de la base au sommet : la formation Oaktree, la formation Monte Christo, la formation Lyttelton, la formation Eccles et la formation Frisco, recouverte par la formation Rooihooft composée de chaille bréchifiée (Eriksson et Truswell, 1974 ; Dirks et Berger, 2013). La séquence dolomitique est ponctuellement affectée par du métamorphisme et des mouvements de cisaillement formant des zones mylonitiques et par des structures intrusives d'origine magmatique (dykes).

En principe, les systèmes karstiques se forment à partir de la dissolution des carbonates contenus dans la dolomie sous l'action de l'infiltration des eaux acides de surface à travers des discontinuités dans la roche (*e.g.*, fissures, fractures). L'infiltration des eaux contribue à élargir les discontinuités et à créer un système de conduits et de cavités dans la zone vadose (zone non saturée) et la zone phréatique (zone saturée).

Martini et Kavalieris (1976) décrivent différents types de grottes formées par le processus de karstification dans la localité du Transvaal. Les *fissures-caves*, les plus fréquentes dans la région, sont d'origine phréatique et se forment par dissolution de la composante carbonatée de l'encaissant sans créer de réels passages, les couches peuvent alors garder une apparence relativement stable. Les *simple pattern caves*, moins souvent rencontrées dans le paysage du Transvaal, sont constituées seulement de quelques passages. Les *collapse caves* s'ouvrent par phénomène de subsidence avec l'effondrement de la voûte originale causé par les effets combinés de la dissolution et des propriétés mécaniques de la dolomie. Le processus de dissolution-effondrement peut se poursuivre après l'ouverture de la grotte et élargir considérablement son espace.

Ce schéma génétique de formation des grottes est actuellement en cours de précision (L. Bruxelles et R. Maire). Ainsi, ces morphologies ainsi que l'aspect labyrinthique des réseaux karstiques sont le résultat d'une longue altération préalable : la fantômisiation (Quinif et Bruxelles, 2011 ; Dubois *et al.*, 2014). Toutes les discontinuités de la dolomie ont été affectées par une altération isovolume, la roche devenant poreuse tout en gardant son volume

initial. Puis, lorsque le niveau de base s'abaisse, l'altérite s'effondre sur elle-même et des vides interconnectés, souvent labyrinthiques, se forment. Les restes d'altérites sont encore bien visibles dans les grottes et le paléokarsts de cette région. En outre, le phénomène de débouillage du fantôme est actuellement en cours dans les parties basses de Sterkfontein. Aujourd'hui encore, de nouvelles galeries sont en train de se former par ce processus.

Avec l'encaissement des cours d'eau et l'abaissement du niveau de base, les cavités sont progressivement exondées. Des effondrements internes et le développement de concrétions de calcite constituent les premiers dépôts. Ensuite, au gré de l'érosion superficielle, elles sont un jour recoupées par la surface topographique. Une entrée se forme alors, permettant le piégeage des formations superficielles

Le recoupement des cavités s'est réalisé en plusieurs étapes. À partir de la surface d'érosion généralisée (appelée *African Surface*), développée pendant tout le Crétacé, une série de surfaces emboîtées (*Post-African I* au Miocène et *Post-African II* au Pliocène) scandent le soulèvement de l'ensemble de la région et l'encaissement corrélatif du réseau hydrographique (Partridge, 1973; Martini *et al.*, 2003). Ce sont ces surfaces, visibles dans le paysage de ce secteur, qui ont recoupé les réseaux karstiques et ont permis l'ouverture de nombreuses entrées.

À partir du moment où les cavités sont exondées, des concrétions de calcite vont pouvoir se former. Lors de la traversée du sol et de la partie superficielle du karst, les eaux météoriques sont saturées en carbonate de calcium. Arrivées à la voûte des cavités, le dégazage du CO₂ entraîne une sursaturation des eaux en éléments et la précipitation de la calcite, formant notamment les planchers et concrétions stalagmitiques. Puis, une fois qu'une entrée s'ouvre, le plus souvent par troncature de la partie haute d'une galerie, le colluvionnement et les effondrements successifs participent au remplissage des cavités. Ces dépôts détritiques s'accumulent à la verticale de l'entrée sous la forme de talus. L'agent responsable de l'accumulation d'ossements dans les remplissages karstiques est difficilement identifiable, parfois attribué à la présence de carnivores (*e.g.*, Brain, 1958; Brain, 1981) ou simplement au fonctionnement des avens (*i.e.*, ouverture en surface) comme piège naturel. Du fait de la présence de concrétions actives, les apports exogènes accumulés sous terre ont subi un phénomène de cimentation par la calcite qui les transforme en une véritable brèche. Enfin, lorsque l'érosion poursuit le démantèlement de la cavité, ces brèches, mais aussi les concrétions de calcite, se retrouvent exposées à l'air libre.

Les gisements en surface des cavités fossilifères de Sterkfontein, Kromdraai et Swartkrans sont localisés dans la vallée de Blauwbankspruit (classée « Berceau de

l'Humanité » par l'UNESCO) alors que les sites de Makapansgat et Taung sont respectivement situés au nord et à l'ouest de Johannesburg (Fig. 2.1.).

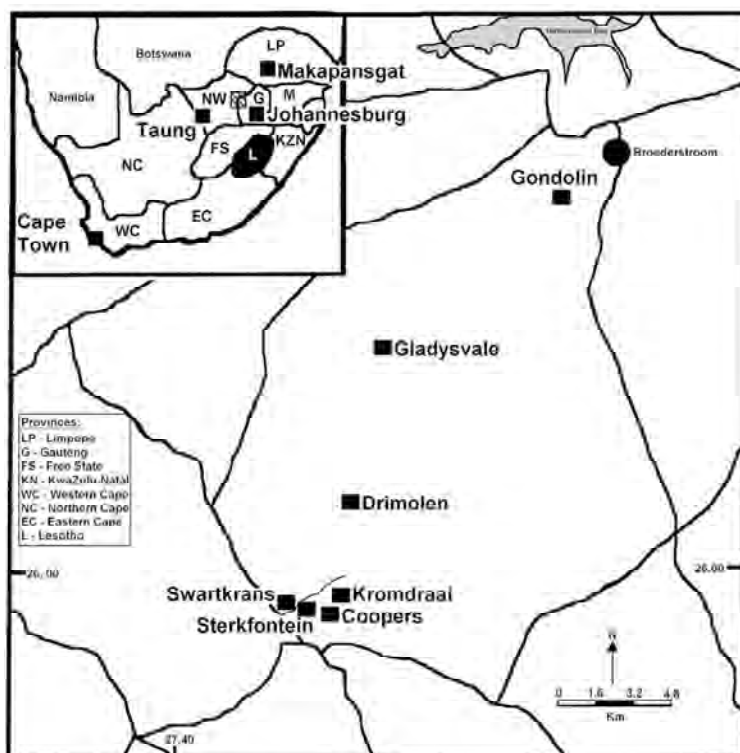


Fig. 2.1. Localisation des sites paléontologiques sud-africains (d'après Herries *et al.*, 2009).

2.2.2. Les sites fossilifères

Makapansgat

Le site de Makapansgat, signalé à R. Dart en 1925 et où des restes de *Australopithecus africanus* sont rapportés (Dart, 1959), se trouve à environ 325 km au nord de Johannesburg (Fig. 2.1.). Plus de 50 000 restes de mammifères fossiles ont été mis au jour depuis 1945 (Sponheimer *et al.*, 1999). Dès les premières études du contexte géologique, l'ancienneté des dépôts est reconnue, et originellement attribué au Pliocène (détaillée dans Brain, 1958). La plupart des assemblages paléontologiques est issue des déblais dégagés par les mineurs lors de l'exploitation de la cavité. Classés selon la couleur de la brèche associée, les fossiles sont attribués aux catégories *Pink Breccia* et *Grey Breccia*, mises en relation avec la stratigraphie établie *in situ*.

Contrairement à Brain (1958), qui divise l'ensemble en trois phases (*Lower Phase I* ou *Grey Breccia*, *Upper Phase I* contenant l'unité *Pink Breccia*, et *Phase II*), Partridge (1979)

propose une stratigraphie des dépôts de Makapansgat avec 5 membres distincts, dont les Membres 3 et 5 contiennent des restes de *Australopithecus*. Cette séquence est acceptée par McFadden *et al.* (1979) et quelque peu modifiée et nuancée plus récemment par Latham *et al.* (2007). Le Membre 1 correspond au dépôt sur le fond de la cavité sur lequel repose le Membre 2. Le contact entre le Membre 2 et le Membre 3 est complexe, de même le Membre 4 peut parfois recouvrir le Membre 2 (Fig. 2.2.). Un intervalle de temps important sépare les Membres 4 et 5.

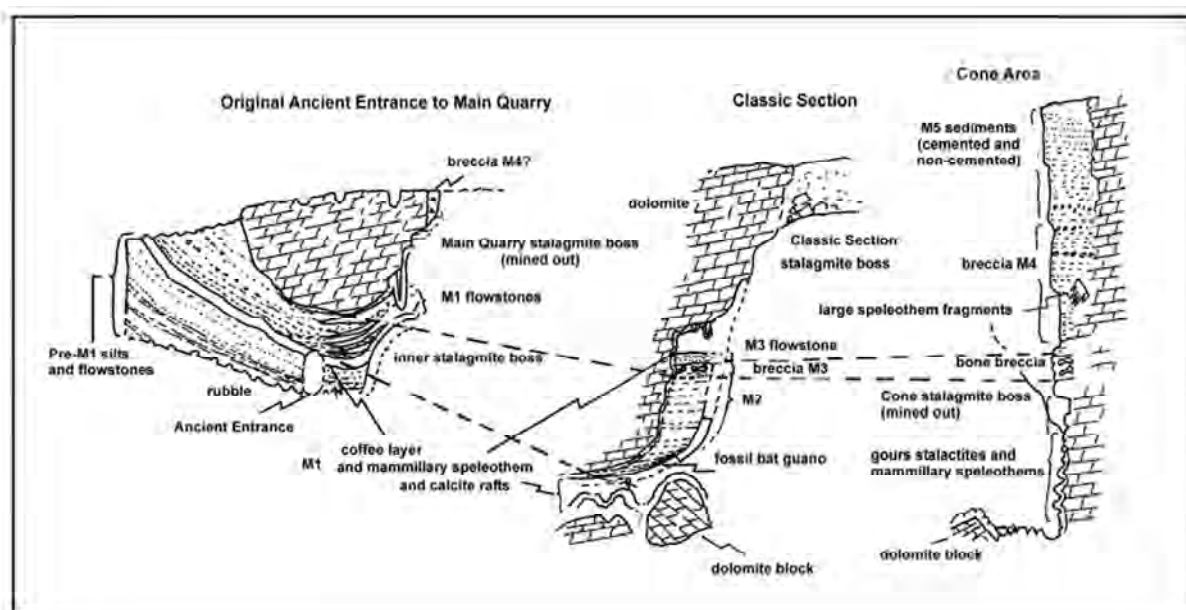


Fig. 2.2. Diagramme schématique de la stratigraphie des dépôts de Makapansgat (d'après Latham *et al.*, 2003).

Le site de Makapansgat s'est formé suivant le modèle de karst décrit pour le réseau du Transvaal, avec dissolution de la dolomie de Malmani à travers les joints et fractures puis effondrement de la voûte de la cavité (Partridge, 1979 ; Latham *et al.*, 2002, 2003). Brain (1958) propose une première phase de développement du karst, avec une large cavité sous la surface, suivie du développement de fissures verticales affaiblissant la voûte de la cavité qui finit par s'effondrer. La calcite se dépose par-dessus formant une séquence relativement importante sur laquelle s'ajoute les sédiments de la couche *Lower Phase I* et *Upper Phase I*. Un nouvel effondrement de la voûte élargit l'ouverture vers l'extérieur, entraînant l'intrusion de matériel exogène en grande quantité qui constitue la couche *Phase II*. Finalement, le remplissage se calcifie et l'érosion retire les derniers vestiges de la voûte.

Le Membre 3, connu pour sa forte densité en restes fossiles, a été daté par paléomagnétisme et corrélations biostratigraphiques à environ 3 Ma (Brock *et al.*, 1977 ;

McFadden *et al.*, 1979 ; Delson, 1984). Herries (2003, dans Latham *et al.*, 2007) confirme également ce résultat en associant le Membre 3 à la fin de la période normale de Gauss dans son étude du paléomagnétisme.

Eisenhart (1974), au moment de sa révision du matériel de primates non-humains de Makapansgat, rapporte une représentation de cercopithecidés fossiles qui s'élève à plus de 80% de l'assemblage faunique de l'unité *Pink Breccia* (contenu dans la *Upper Phase I* équivalent au Membre 4 dans le système de Partridge, 1979, et au Membre 2 ou 4 dans la révision de Latham *et al.*, 2007). Dans notre étude, tous les spécimens issus de Makapansgat sont associés à l'unité *Pink Breccia* ou au Membre 4 de Partridge (1979), excepté les restes du spécimen M 3057/8/9, découverts dans l'unité *Grey Breccia* (Membre 3) (Eisenhart, 1974). En ce qui concerne les spécimens MP 221 et MP 224, les premières descriptions sont reportées dans l'article de Freedman (1976), dans lequel il mentionne également le spécimen MP 222, clairement associé à l'unité *Pink Breccia* (contrairement à ce qui est indiqué dans Jablonski, 1993) ; il est donc envisageable de supposer une origine similaire pour ces deux spécimens. Enfin, le spécimen M 3133, mentionné dans Fourie *et al.* (2008), est associé au Membre 4 par le catalogue des collections de l'University of the Witwatersrand.

Taung

Le site emblématique de Taung a livré l'holotype de *Australopithecus africanus*, décrit par R. Dart en 1925. Tout d'abord considéré comme le site le plus ancien d'Afrique du Sud par les premières études, notamment par R. Broom, puis rajeuni (Vogel et Partridge, 1983, dans McKee, 1993a), avant d'être rapproché des sites de Sterkfontein Membre 4 et Makapansgat Membre 3 (McKee, 1993a ; McKee et Tobias, 1994), Taung a néanmoins toujours été reconnu comme un site clé pour la compréhension de la lignée de *Australopithecus africanus*. Les vestiges d'homininés proviennent de l'exploitation en carrière des tuffs et le lieu exact de la découverte reste difficile à définir. Malgré les campagnes de fouilles, notamment menées par P. Tobias (1988-1992), qui ont amené à la révision stratigraphique du site, la situation chronologique du site reste complexe.

Deux principales localités sont reconnues à Taung avec le gisement du pic de Hrdlička, d'où provient une grande partie des vestiges de la faune, et le pic de Dart, interprété comme le lieu probable de la découverte des restes d'homininé (Fig. 2.3.). Peabody (1954) a divisé les dépôts de l'ensemble en 4 unités de tuffs, du plus ancien au plus récent, Thabaseek (présent à Hrdlička et comprenant les cercopithécidés et l'enfant de Taung), Norlim, Oxland

et Blue Pool. Partridge (1982) accepte la division des dépôts de Taung en une phase inférieure « sèche » et une phase supérieure « humide » ; cependant Delson (1984) indique qu'aucune distinction n'est possible entre les deux unités supposées, que ce soit en termes de distribution des cercopithécidés ou bien de la matrice sédimentaire associée. McKee (1993a) se base sur une division en plusieurs unités (notamment H-B, H-D et H-E) pour ses analyses de la faune mais reconnaît lui-même que la séparation reste principalement basée sur les restes fossiles et est difficilement identifiable par la géologie seule.

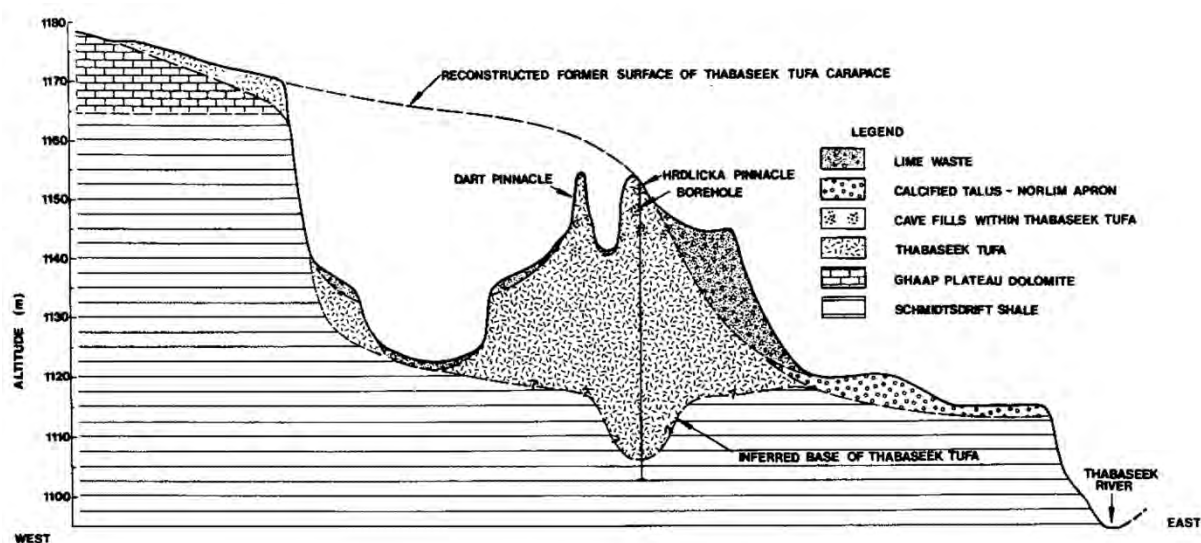


Fig. 2.3. Section ouest-est de l'unité Thabaseek de Taung (d'après Tobias *et al.*, 1993).

La plupart des essais de datations (relatives et absolues) reposent sur la corrélation entre les dépôts riches en fossiles de Hrdlička et la localité supposée avoir produit le crâne de l'enfant de Taung. En postulant une contemporanéité entre les deux localités, la faune est souvent utilisée pour caler chronologiquement le site de Taung. Sur la base de l'occurrence de *Cercopithecoides williamsi* et *Australopithecus africanus*, Ewer (1956) relie les dépôts de Taung avec ceux de Sterkfontein et Makapansgat alors que Butzer (1974) rejette une association à une période plus ancienne que celle de Swartkrans et Kromdraai, hypothèse soutenue également par Eisenhart (1974) et Szalay et Delson (1979) par leur étude des cercopithécidés fossiles. Partridge (1973), à partir de son étude géomorphologique globale des sites sud-africains et des phases d'érosion, propose un âge pour Taung inférieur à 0.87 Ma. Vogel et Partridge (1983, dans McKee, 1993a), par les méthodes des séries d'uranium, estiment un âge de 1 Ma pour les tuffs de Thabaseek. Plus tard, Tobias *et al.* (1993) expliquent ces résultats relativement « jeunes » des datations absolues par la contamination des dépôts par du matériel plus récent, qui indiquerait seulement un âge minimal. Dans leur

analyse de la faune et de la géologie du site, McKee (1993a) et McKee et Tobias (1994) montrent une forte affinité avec les assemblages de Sterkfontein Membre 4 et Makapansgat Membre 3, et concluent à un âge entre 2.4 et 2.6 Ma.

La plupart des restes de cercopithécidés fossiles retrouvés à Taung sont issus des dépôts de Hrdlička. Les spécimens TP 3, TP 4, TP 7 et TP 8, inclus dans notre étude, sont mentionnés dans Freedman (1957, 1961) comme provenant du site de Taung ; en revanche la provenance de TP 11 est plus précise et rapportée au « pit 5a » par Freedman (1965) qui correspond à l'unité H-B de McKee (1993b) de la localité Hrdlička.

Sterkfontein

Le site de Sterkfontein, situé à 50 km au nord-ouest de Johannesburg (Fig. 2.6.), est probablement le site le plus riche en vestiges d'homininés en Afrique du Sud. Les gisements dans cette localité ont livré des restes abondants de *Australopithecus* (une ou plusieurs espèces/populations selon les auteurs) ainsi que quelques occurrences de *Paranthropus* et *Homo* (Kuman et Clarke, 2000 ; Lockwood et Tobias, 2002 ; Moggi-Cecchi *et al.*, 2006 ; Clarke, 2008). Après le signalement de cercopithécidés fossiles dans la localité de Sterkfontein, R. Broom, assisté par J. Robinson, organise des reconnaissances du site et découvre le premier homininé en 1936 ; s'en suit alors de nombreuses expéditions fructueuses, notamment conduites par P. Tobias, A. Hughes, et R. Clarke, et plus ou moins en continue depuis 1966.

Robinson (1962) définit tout d'abord une séquence avec les trois unités *Lower breccia*, *Middle breccia* et *Upper breccia* qui représentent respectivement les Membres 4, 5 et 6 de Partridge (1978). Ce dernier a proposé une stratigraphie des cavités de Sterkfontein basée sur la définition de 6 membres, généralement suivie par la communauté scientifique et visible notamment dans deux localités, celle du Type Site (la cavité principale) et celle de Silberberg Grotto (d'autres localités sont connues et fouillées à Sterkfontein, cependant, étant donné leur faible contribution au registre des cercopithécidés fossiles, nous ne les traiterons pas ici) (Fig. 2.4.). Les Membres 1, 2 et 3 sont présents dans la localité du Silberberg Grotto et leur composition géologique indique des épisodes de dépôt à l'aplomb d'une ouverture verticale de la cavité. Le Membre 2 de Sterkfontein est célèbre pour avoir délivré le squelette presque complet de *Australopithecus africanus* StW 573 (Clarke et Tobias, 1995 ; Clarke, 1998 ; Clarke, 2002) ainsi que de nombreux cercopithécidés (Pickering *et al.*, 2004 ; Heaton, 2006). Le Membre 3 n'est visible que dans le Silberberg Grotto et la granulométrie des dépôts est

compatible avec un dépôt gravitaire relativement lent et un apport extérieur de colluvions. Le Membre 4 est exposé en surface dans le Type Site. Les matériaux proviennent d'une entrée située au sud-est, enrichis par de nombreux blocs issus d'effondrements de la voûte. Après une importante phase d'érosion, les Membres 5 et 6 terminent la séquence et le remplissage de la cavité. Le Membre 5 est divisé en 3 sous-unités selon les assemblages : M5A, contenant le spécimen homininé StW 53, M5B, associé à l'Oldowayen, et M5C à l'Acheuléen (Kuman et Clarke, 2000).

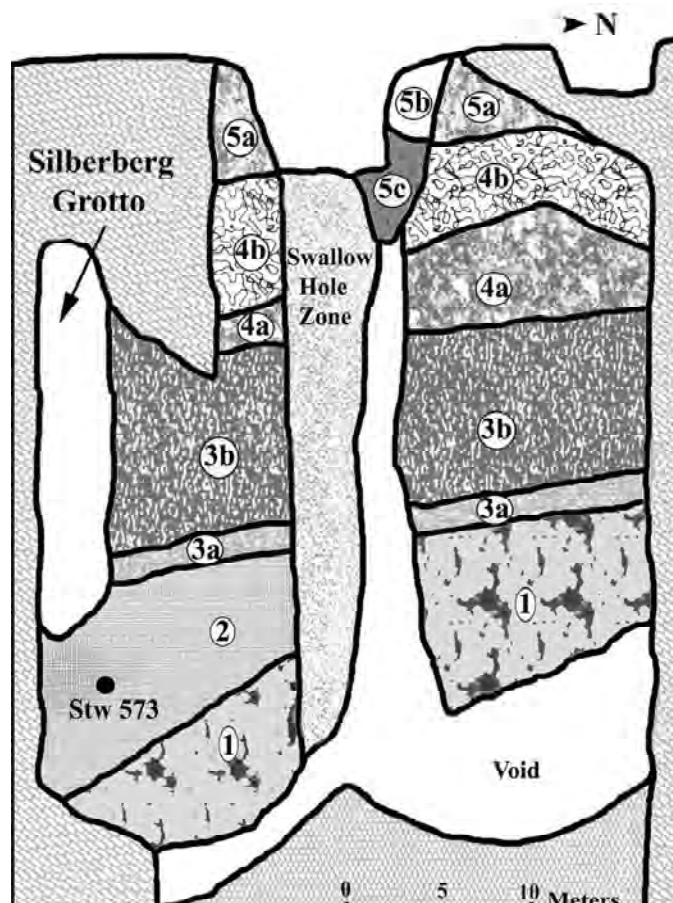


Fig. 2.4. Section sud-nord des dépôts de Sterkfontein (d'après Pickering *et al.*, 2004).

Par analyse du paléomagnétisme, Partridge *et al.* (1999) datent le Membre 2 de Sterkfontein à 3.3 Ma. Cependant, le *flowstone* (*i.e.*, coulée stalagmitique) échantillonné a été démontré par la suite comme non contemporain de StW 573 et indicateur seulement d'un âge minimum (Bruxelles *et al.*, 2014). De même, plusieurs datations par U-Pb ont été réalisées en prélevant des planchers stalagmitiques dont la position stratigraphique et la relation avec les restes fossiles étaient incertaines, ce qui a abouti à des âges autour de 2-2.5 Ma (Walker *et al.*, 2006 ; Pickering et Kramers, 2010 ; Herries et Shaw, 2011). Bruxelles *et al.* (2014) propose la première stratigraphie détaillée des dépôts du Membre 2 contenant le spécimen StW 573 avec la mise en évidence des intrusions tardives des planchers stalagmitiques dans la brèche

(notamment par l'étude des contacts entre la calcite et la brèche). À partir de cette connaissance de la mise en place des dépôts et une sélection parcimonieuse des échantillons, Granger *et al.* (2015), s'appuyant sur la méthode des nucléides cosmogéniques, proposent un âge de 3.67 +/- 0.16 Ma pour StW 573. L'assemblage paléontologique du Membre 4 a été estimé à une période comprise entre 2.4 et 2.8 Ma (Vrba, 1985 ; Delson, 1988 ; McKee *et al.*, 1995). Les tentatives de datations absolues par résonance de spin électronique (ESR) ont produit des âges de 2.1 +/- 0.5 Ma (Schwarcz *et al.*, 1994) et de 2.214 +/- 220 Ma (Curnoe, 1999, dans Herries *et al.*, 2009), compatibles avec les datations par U-Pb et U-Th donnant un intervalle de 2.65 +/- 0.3 et 2.01 +/- 0.05 pour le Membre 4 (Pickering et Kramers, 2010). Néanmoins, à l'image du Membre 2, afin de contrôler au mieux les éléments datés, une analyse fine de la mise en place des spéléothèmes s'avère nécessaire. Ainsi, à titre d'exemple, Stratford *et al.* (2012) ont démontré que des phénomènes d'inversion stratigraphique, qui impliquent une consolidation du sommet du talus et l'évacuation de la base, avaient eu lieu à Sterkfontein (*Name Chamber*), complexifiant les interprétations des séquences.

Le site de Sterkfontein représente le site ayant délivré le plus de restes de cercopithécidés fossiles en Afrique du Sud (Eisenhart, 1974 ; Heaton, 2006). Une part importante des primates a été retrouvée dans les déblais des mineurs et réintégrée dans la stratigraphie par corrélation entre les brèches. Pour éviter toute confusion possible dans nos interprétations, dans ce travail nous avons inclus des spécimens de Sterkfontein catalogués par Heaton (2006) du Membre 4. Malheureusement, pour cette étude, nous n'avons pas été en mesure d'échantillonner les assemblages du Membre 2 ni du Membre 5 (Kuman et Clarke, 2000 ; Pickering *et al.*, 2004 ; Heaton, 2006).

Kromdraai

La localité de Kromdraai se situe à environ 2 km à l'est de Sterkfontein et comporte deux gisements paléontologiques distincts : un site dit « faunique », Kromdraai A (KA), et un site dit « à hominins », Kromdraai B (KB). Après les découvertes de l'holotype de *Paranthropus* (TM 1517), en 1938, R. Broom mène les premières campagnes de fouilles à KB, reprises par la suite par C.K. Brain en 1955 puis par E. Vrba en 1977, et se poursuit encore actuellement (dir. J. Braga). Alors que de nombreux restes attribués à *Paranthropus robustus* (Broom, 1938 ; Vrba, 1981 ; Thackeray *et al.*, 2001) et, plus rarement, à *Homo* (Braga et Thackeray, 2003), sont identifiés à KB, les fouilles à KA, d'abord initiées par R. Broom en 1947, ont révélé un important assemblage faunique mais aucun reste d'hominins connu à ce jour.

Cependant, la présence des hominins à KA est attestée par des vestiges de l'industrie lithique rapportée au *Upper Oludvai* ou *Lower Acheulean* (Kuman *et al.*, 1997).

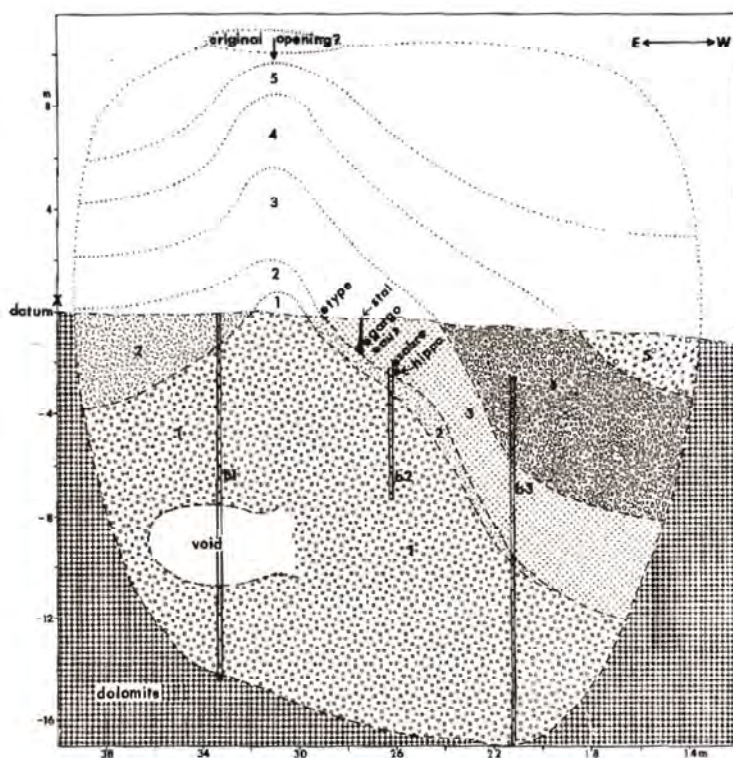


Fig. 2.5. Section est-ouest des dépôts de Kromdraai B (d'après Vrba, 1981).

après la décalcification et le soutirage du Membre A. De même, un important laps de temps s'est écoulé entre le Membre B et C, avec une nouvelle phase d'érosion à l'origine de la discordance visible entre les deux unités. Le Membre D, reposant de nouveau en discordance avec les niveaux inférieurs, comportent les assemblages de micro- et macrofaunes dégagés par les fouilles du Membre 3 selon la dénomination de Partridge (1982) (Vrba, 1981 ; Vrba et Panagos, 1982). Les grès du Membre E se sont déposés dans une fissure et apparaissent en plaquage contre la paroi. Le Membre F s'est formé par remplissage des zones érodées de la brèche du Membre E. Enfin, les dépôts du Membre G colmatent les derniers espaces vides de la galerie entre les anciens talus et la voûte.

La reconstitution de l'histoire de la cavité par L. Bruxelles associe au Membre A un stade précoce de son évolution, avec une connexion indirecte avec la surface, puis, après une longue période de temps, un apport important (lié à l'ouverture d'une entrée à l'aplomb du site actuel) des formations superficielles (colluvions, sol et ossements) qui s'accumulent sous forme de talus. Ce remplissage constitue les Membres B, C et D, avec une alternance entre le dépôt des sédiments détritiques et des phases de cimentation et d'érosion, responsables des discordances entre les unités. Les Membres E et F se sont formés par l'intrusion de coulées boueuses provenant de la surface entraînant les colluvions et indiquent une alimentation principalement externe de la cavité, en grande partie colmatée. Enfin, le Membre G est marqueur d'un dernier épisode de colmatage des vides résiduels par des ruissellements de surface et l'intrusion de carnivores responsables de la présence de restes de mammifères de grande taille.

Les études stratigraphiques à KA sont moins avancées que KB (Brain, 1981). Néanmoins, il est possible de corréler ces dépôts avec ceux de KB. D'abord considérées contemporaines par R. Broom, puis diachroniques (Freedman et Brain, 1972 ; Brain, 1975 ; Delson, 1984), les brèches des dépôts de KA sont finalement rapprochées par L. Bruxelles de celles contenues dans les Membres E et F de KB, ce qui permet de replacer les assemblages de la localité « faunique » dans la stratigraphie globale du site.

En ce qui concerne la chronologie des dépôts, Vrba (1981) estime un âge pour le Membre 3 de KB (Membre D dans la nouvelle stratigraphie) avant la formation du Membre 1 de Swartkrans, c'est-à-dire entre 2.19 et 1.8 Ma (Sutton *et al.*, 2009 ; Pickering *et al.*, 2011 ; Gibbon *et al.*, 2014). L'étude combinée de différents taxons de mammifères révèlent une période intermédiaire entre Sterkfontein Membre 5 et Swartkrans Membre 1 pour KB et proche de Swartkrans Membre 1 pour KA (McKee *et al.*, 1995). Pickford (2013), à partir de l'occurrence de certaines espèces de suidés et de leurs corrélations avec les taxons des sites

est-africains dont l'âge est connu, estime un âge compris entre 1.5 et 1.6 Ma pour KA et entre 3.5 et 3 Ma pour KB. Herries *et al.* (2009) établissent un lien à travers la présence de *Gorgopithecus major* avec la formation de Shungura en Afrique de l'Est et le site de Koobi Fora, mais la présence de ce taxon dans ces dépôts n'a pas été attestée et n'a été suggérée que très récemment à Olduvai Bed I (Gilbert *et al.*, 2015b). Par corrélation, Gilbert *et al.* (2015b) proposent ainsi un âge d'environ 1.8-1.9 Ma pour les localités sud-africaines comportant des représentants de *G. major*, dont KA et KB (Delson, 1984, 1988 ; Vrba, 1981). Néanmoins, l'attribution à *G. major* reste hypothétique et basé sur des critères peu diagnostiques (*e.g.*, la taille globale). Il faut également noter que la variabilité est très peu connue pour ce groupe, dont l'hypodigme est relativement restreint (Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010). Delson (1984, 1988), sur la base de l'identification et des proportions des restes de cercopithécidés (notamment *P. angusticeps*, *P. robinsoni*, *G. major* et, potentiellement, *Cercocebus* sp.), propose un âge compris entre 1.9 et 1.65 Ma pour KA et KB, qu'il regroupe dans une fenêtre temporelle comprenant également Swartkrans Membre 1. Cependant, Delson (1988) reconnaît la difficulté d'établir des corrélations inter-sites pour les assemblages de primates non-humains de Kromdraai qui présentent des spécificités non-négligeables (*e.g.*, présence de l'espèce probablement endémique de *G. major*, absence de *Theropithecus*). Heaton (2006) déduit de la composition en cercopithécidés de l'assemblage de Kromdraai Membre 3, intégré dans son unité biostratigraphique post-2 Ma, un intervalle compris entre Sterkfontein Membre 4 et Swartkrans Membre 1, soit entre 2.0 et 1.7 Ma. Plus récemment, l'identification de *Papio angusticeps* dans les assemblages fossiles de Malapa permet de corréler les localités de Kromdraai avec des datations absolues aux environs de 2.026 Ma (Gilbert *et al.*, 2015a). L'étude magnétostratigraphique de KB révèle enfin une association avec le début du *Olduvai Event*, initié il y a 1.9 Ma (Thackeray *et al.*, 2002). Étant donné l'incertitude des corrélations biologiques, la situation chronologique de Kromdraai ne pourra être éclaircie que par de futures datations absolues.

Les restes de cercopithécidés dégagés par E. Vrba proviennent essentiellement du Membre 3 de KB. Une grande partie des assemblages fauniques sont également issus des fouilles de la partie décalcifiée de KB par C.K. Brain (Brain, 1981), recoupant probablement les Membres 1 à 4 définis par Partridge (1982), et localisés en fonction de la profondeur excavée (couches 1 à 3). Nous avons échantillonné un certain nombre de spécimens listés par Brain (1981) issus des fouilles de KA et également quelques fragments provenant du Membre 3 de KB de Partridge (1982) et décrits par E. Vrba (Vrba, 1981). Cependant, notre échantillon comporte deux spécimens (probablement du même individu) qui ne sont pas, à notre

connaissance, répertoriés dans la littérature mais dont la numérotation (KB 5239) est compatible avec le dégagement du matériel du Membre 3 par E. Vrba (Vrba, 1981). L'origine des spécimens KB 104 (KA 197) et KB 94 (KA 196) est également incertaine, puisque retrouvés pendant les premières fouilles dans une « poche » en surface, d'abord supposée d'âge récent (Broom et Robinson, 1950) puis rapprochée des couches décalcifiées fouillées par C.K. Brain (Freedman et Brain, 1972). Le spécimen récemment décrit KB 6582 et les vestiges associés retrouvés pendant les fouilles de 2015 ont été découverts dans le Membre B de la nouvelle stratigraphie mise en place par L. Bruxelles (Thackeray et Braga, 2015).

Swartkrans

Le site de Swartkrans, situé à environ 40 km au nord-ouest de Johannesburg, est le premier site où les genres *Paranthropus* et *Homo* ont été retrouvés en association stratigraphique (Broom et Robinson, 1949a ; Brain, 1970 ; Robinson, 1970 ; Grine, 1993, 2005 ; Susman *et al.*, 2001) avec notamment des spécimens emblématiques comme le crâne partiel SK 847 (Clarke et Howell, 1972), et où les premières évidences d'une culture osseuse ainsi que de la maîtrise du feu ont été identifiées (Brain, 1993). Les différentes campagnes de fouilles menées par R. Broom et J. Robinson (1948-1949, 1951-1953), puis par C.K. Brain (1965-1986), et poursuivies encore aujourd'hui (*e.g.*, Pickering *et al.*, 2012 ; Gibbon *et al.*, 2014), ont mis au jour dans les trois premiers membres plus de 400 restes de *Homo* et *Paranthropus* (Pickering *et al.*, 2012).

Brain (1993) a décrit six unités géologiques au total, dont, du plus ancien au plus récent, le Membre 1, comprenant les unités *Lower Bank* (LB) et *Hanging Remnant* (HR) (anciennement *pink breccia* ; Brain, 1958), le Membre 2 (aussi identifié comme *brown breccia* ; Brain, 1958), et les Membres 3 à 5 (Sutton *et al.*, 2009 ; Pickering *et al.*, 2012) (Fig. 2.6.). Les Membres 4 et 5, respectivement datés à $\leq 110\,980$ et c. 12 000-9000 ans (Watson, 1993 ; Sutton *et al.*, 2009) ne seront pas décrits ici.

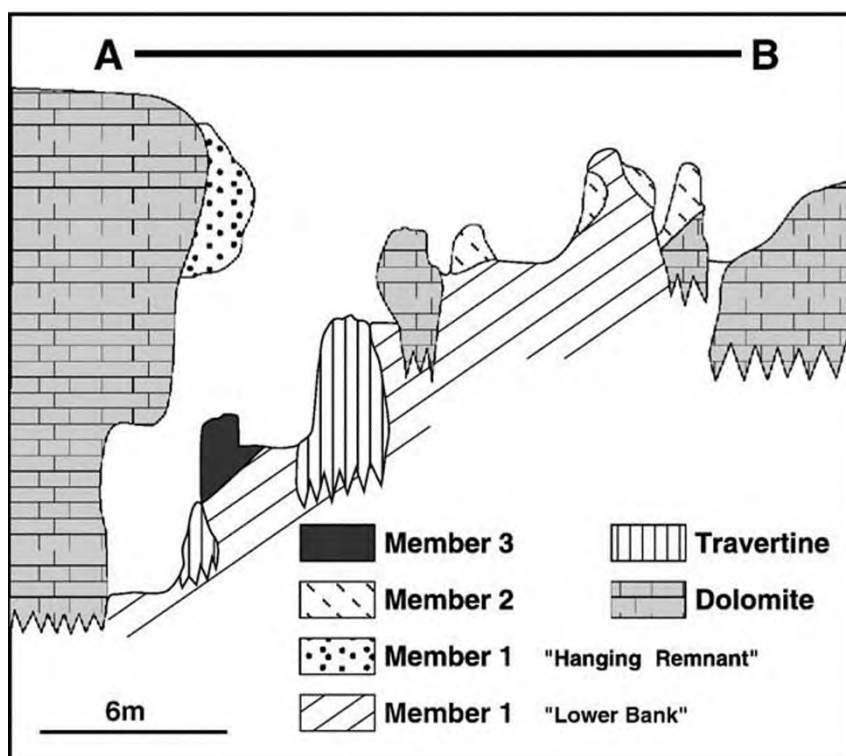


Fig. 2.6. Section nord-sud des dépôts de Swartkrans (d'après Balter *et al.*, 2008).

La cavité de Swartkrans correspond à une vaste galerie développée dans la dolomie du groupe Chunniespoort (Brain, 1993) et recoupée par le versant de la Bloubank. Le contact avec la surface s'est probablement établi au début du Pléistocène et marque le début du remplissage et la mise en place des différentes unités sédimentaires (Brain, 1993). Les deux premières unités du Membre 1 sont impossible à distinguer, que ce soit en termes de dépôts ou au niveau sédimentologique. Une importante période d'érosion explique la lacune entre le sommet de LB et la base de HB. De nouvelles ouvertures vers l'extérieur ont ensuite favorisé le remplissage de ce vide et la formation du Membre 2. Le Membre 3 correspond au remplissage d'une ravine creusée par l'érosion à travers les Membres 1 et 2.

Les analyses du paléomagnétisme ont suggéré des dépôts instables, où les variations dans la polarité sont difficiles à interpréter (Brock *et al.*, 1977). Les premières tentatives de datation basées sur la corrélation de la faune avec les assemblages est-africains ont proposé un âge compris entre 1.8 et 1 Ma pour la période du Membre 1 à 3 (Brain, 1993 ; de Ruiter, 2003). L'identification des restes de bovidés et équidés dans les assemblages fauniques a produit des dates de 1.7, 1.5 et 1.0 Ma pour les Membres 1, 2 et 3, respectivement (Vrba, 1985 ; Churcher et Watson, 1993). La datation par résonance de spin électronique (ESR) sur des dents de bovidés (émail) a tout d'abord abouti à un âge problématique de >3.0-0.36 Ma pour le Membre 3 (Blackwell, 1994) puis à des résultats variables pour le Membre 1, entre

2.110 +/- 210 Ma et 1.630 +/- 160 Ma, et un âge relativement récent pour le Membre 2 de 100 000 à 200 000 ans (Curnoe *et al.*, 2001). Albarède *et al.* (2006) ont reporté des dates de 2.02 +/- 0.02, 1.4 +/- 0.05 et 0.988 +/- 0.003 Ma pour les Membres 1, 2 et 3 respectivement, par la méthode de U-Pb sur émail. De même, les datations par U-Pb de Balter *et al.* (2008) sur émail attribuent des âges (avec corrections) de 1.83 +/- 1.38 Ma pour le Membre 1, 1.36 +/- 0.29 Ma pour le Membre 2 et 0.83 +/- 0.21 pour le Membre 3. Pickering *et al.* (2011), par application de la méthode U-Pb sur des *flowstones* (*i.e.*, coulées stalagmitiques) encadrant les unités HR et LB, proposent un âge maximal et minimal pour le Membre 1 de 2.249 +/- 0.077 Ma et 1.706 +/- 0.069 Ma. Plus récemment, Gibbon *et al.* (2014) ont utilisé la technique des nucléides cosmogéniques en échantillonnant l'unité LB du Membre 1 ainsi que le Membre 3 et ont conclu à un âge d'enfouissement compris entre 2.19 +/- 0.08 et 1.80 +/- 0.09 Ma pour le Membre 1, compatible avec les résultats de Pickering *et al.* (2011), et de 0.96 +/- 0.09 Ma pour le Membre 3.

Les spécimens fossiles de Swartkrans inclus dans notre travail sont tous issus du Membre 1, datés donc aux environs de 2 Ma, exceptés les trois spécimens notés Swartkrans 1, Swartkrans 2 et Swartkrans 3, pour lesquels nous n'avons pas connaissance de publications antérieures et qui sont attribués au Membre 2 par le catalogue du Ditsong National Museum of Natural History à Pretoria, ainsi que le spécimen SK 547, issu des fouilles du Membre 2 d'après Brain (1981) (Tableau Annexe 8.2).

Melka Kunture

Le complexe formé par les sites de Melka Kunture, en Éthiopie, est situé sur la bordure ouest de la Vallée du Rift et s'étend sur 100 km² le long de la Vallée de l'Awash, à 50 km au sud d'Addis Ababa. Divers fragments humains ont été retrouvés dans cette localité, également associés à un large assemblage faunique, comprenant quelques restes de primates non-humains attribués à *Theropithecus* (Geraads, 1979 ; Geraads *et al.*, 2004 ; Morgan *et al.*, 2012 ; Mussi *et al.*, 2014). Depuis les premières expéditions, conduites par G. Bailloud (1965), puis par J. Chavaillon, des missions sont régulièrement organisées par l'*Italian Archaeological Mission* (Chavaillon et Piperno, 2004a ; Mussi *et al.*, 2014).

Les dépôts de cette localité archéologique et paléontologique, produits par la sédimentation fluvio-lacustre et l'activité volcanique, se sont accumulés dans la dépression formée par un semi-graben pendant une grande partie du Pléistocène (Chavaillon et Piperno, 2004b ; Piperno *et al.*, 2009 ; Morgan *et al.*, 2012 ; Gallotti, 2013). La séquence du site de

Simbiro comporte quatre unités archéostratigraphiques (A-D) contenant des restes de faune, et est surmontée par des dépôts volcaniques datés à 0.878 +/- 0.014 Ma (Morgan *et al.*, 2012 ; Tamrat *et al.*, 2014).

Le spécimen SIM III-13-1 inclus dans notre étude a été collecté *in situ* le 18 Novembre 2013 dans un niveau compris entre les unités C et B. Par corrélation, l'âge de ces dépôts est estimé à 1 Ma (Beaudet *et al.*, 2015a).

2.2.3. Définitions historiques des taxons cercopithecoïdes fossiles sud-africains

Dans cette section nous présentons chacun des taxons fossiles analysés dans notre étude à travers un résumé des caractères diagnostiques traditionnellement utilisés et un bref exposé des débats que soulèvent leur identification dans les assemblages paléontologiques.

Parapapio

Le genre *Parapapio* (*Pp.*), établi par Jones (1937), se distingue de *Papio* par un museau plus court, l'absence d'un fort dénivelé anté-orbitaire, un profil nasal relativement droit, un degré plutôt faible de dimorphisme sexuel, un crâne globalement plus petit, un torus sus-orbitaire moins développé, un hypoconulide plus réduit sur les troisièmes molaires inférieures, des fosses maxillaires et mandibulaires réduites (voire absentes) et l'absence de crête sagittale (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Heaton, 2006) (Fig. 2.7.). Les trois espèces principales du genre *Parapapio* ont été originellement définies par Broom (1940) pour distinguer, sur la base des dimensions des molaires, trois morphes de papionines présents dans les dépôts de Sterkfontein. Ainsi, *Parapapio whitei* est reconnu comme présentant les molaires les plus larges et *Parapapio jonesi* les plus petites, alors que *Parapapio broomi* figure comme un groupe intermédiaire.

La « trichotomie » introduite par Broom (1940) a été par la suite suivie et soutenue par les analyses de Freedman (1957), Freedman et Stenhouse (1972) et Freedman (1976), mais aussi remise en question par Eisenhart (1974), pointant l'absence de patron clair dans la distribution des dimensions des molaires du matériel de Sterkfontein et Makapansgat. Brain (1981) note également qu'il est remarquable d'imaginer que trois espèces aussi proches, différant seulement en taille, aient vécu de manière synchrone dans la période représentée par Sterkfontein. Plus récemment, Heaton (2006), dans sa révision complète de l'assemblage de Sterkfontein Membre 2 et Membre 4, a suggéré d'invalidiser le taxon *Pp. whitei* et de

réattribuer les spécimens concernés à *Pp. broomi* et *P. izodi*. Thackeray et Myer (2004) ont également questionné ce modèle en démontrant que les variations des dimensions dentaires de *Pp. jonesi* étaient compatibles avec l'intervalle de mesures associé à *Pp. broomi* et que ces deux groupes pouvaient éventuellement représenter les individus mâles et femelles d'une seule espèce dimorphique. Il est également intéressant de noter que Eisenhart (1974) a décrit deux populations de *Pp. broomi* (*small* et *large*) à Makanpansgat d'après les variations de dimensions observées pour la dentition post-canine et de développement des crêtes et fosses maxillaires. Ajoutant à la complexité de la situation taxinomique, des similitudes ont été détectées dans la morphologie crânio-dentaire entre *Parapapio* et *Cercocebus* (Eisenhart, 1974), impliquant une réattribution potentielle de certains spécimens à ce genre.

Une quatrième espèce de *Parapapio*, *Parapapio antiquus*, a été identifiée dans les gisements de Taung et définie comme présentant des crêtes maxillaires davantage développées et un réarrangement des lignes temporales par rapport à *Pp. broomi*, dont la taille globale est proche (Szalay and Delson, 1979 ; Jablonski, 2002). Initialement dénommé *Papio antiquus* par Haughton (1925), puis *Papio africanus* par Gear (1926), le nom de *Parapapio antiquus* a finalement été retenu par Freedman (1957) dans sa révision du matériel sud-africain. Heaton (2006) a identifié une série de caractères similaires entre ce taxon et l'espèce *Pp. broomi*, le conduisant à proposer la création de deux sous-espèces, *Pp. broomi antiquus*, intégrant les spécimens de Taung, et *Pp. broomi broomi* pour les spécimens de Sterkfontein. Au contraire, Gilbert (2013) a insisté sur les traits dérivés présents dans *Pp. antiquus* partagés avec le clade *Cercocebus/Mandrillus* et a défini un nouveau genre pour tenir compte de cette affinité, *Procercocebus antiquus* (Gilbert, 2007a, 2013).

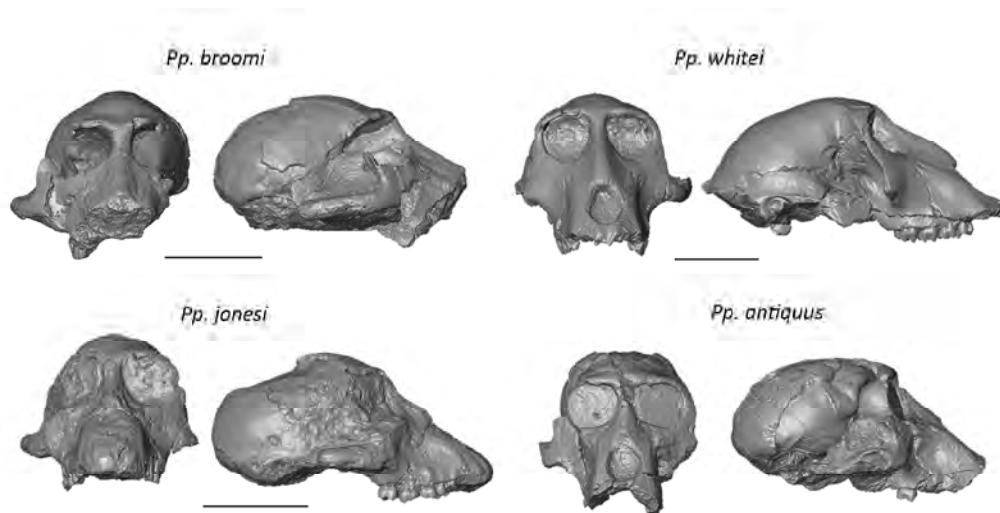


Fig. 2.7. Reconstructions virtuelles des spécimens STS 564 (*Parapapio broomi*), MP 221 (*Parapapio whitei*), STS 565 (*Parapapio jonesi*) et TP 8 (*Parapapio antiquus*) en vues antérieure et latérale. Échelles : 5 cm.

Alors que *Parapapio antiquus* est exclusivement associé aux dépôts de Taung, *Parapapio broomi*, *Pp. jonesi* et *Pp. whitei* sont mentionnés à Sterkfontein et à Makapansgat, (Eisenhart, 1974 ; Delson, 1984, 1988 ; Heaton, 2006). La présence de *Parapapio* est également rapportée dans les dépôts d'Afrique de l'Est où les spécimens sont classés en deux espèces, *Pp. lothagamensis* et *Pp. ado* (Jablonski et Frost, 2010). *Parapapio lothagamensis* est considéré comme le plus primitif et le plus ancien des taxons fossiles de papionines (Jablonski et Frost, 2010). Des restes de cercopithécoïdes sont aussi potentiellement attribués à *Parapapio* (plus probablement à *Parapapio broomi*) dans les dépôts du Plio-Pléistocène de Chiwondo Beds au Malawi (Frost et Kullmer, 2008 ; Kullmer, 2008 ; Kullmer *et al.*, 2011)

Dans ce travail nous avons conservé les dénominations originales des spécimens de *Parapapio broomi*, *Pp. jonesi*, *Pp. whitei* et *Pp. antiquus* afin de discuter au mieux la taxinomie classique et confronter nos résultats avec les hypothèses en cours sur la réorganisation de la systématique des papionines fossiles.

Papio

Le genre *Papio* (*P.*) se caractérise par des crêtes et fosses maxillaires particulièrement développées ainsi qu'un museau relativement allongé, un torus supra-orbitaire proéminent, un dénivelé marqué entre le plan des orbites et le début du museau, un dimorphisme sexuel fortement exprimé (Szalay and Delson, 1979 ; Jablonski, 2002) (Fig. 2.8.). Jablonski (2002) note une indifférenciation de la morphologie dentaire entre les spécimens fossiles de *Papio* et

les espèces de *Parapapio*, dont la distinction réside principalement dans la concavité et le dénivelé marqué du museau. Trois formes éteintes de *Papio* sont historiquement reconnues dans le registre fossile sud-africain ; *Papio angusticeps*, *P. izodi* et *P. robinsoni* (Freedman, 1957, 1976 ; Delson, 1984 ; McKee, 1993b ; McKee *et al.*, 1995 ; Berger *et al.*, 2002).

Papio robinsoni, la plus large des trois espèces, se distingue des autres formes de *Papio* par un museau relativement plat et des crêtes maxillaires s'élevant au-dessus du niveau de l'os nasal, mais reste morphologiquement très proche des représentants actuels (Freedman, 1957). Cette proximité avec *Papio*, et notamment dans ce cas avec *Papio cynocephalus kindae* (Delson, 1988), est également particulièrement marquée chez *Papio angusticeps*, qui s'écarte de la condition moderne principalement par une taille globale plus réduite (Freedman, 1957). Malgré un recoupement supposé dans l'expression de certains caractères et des dimensions dentaires avec *Parapapio* (Gilbert, 2013), l'attribution de *Papio izodi* au niveau générique est assurée par la présence d'un dénivelé anté-orbitaire, un torus sus-orbitaire marqué, le développement de crêtes maxillaires (même si plus faible que chez les représentants actuels), mais diffère de *Papio cynocephalus kindae* et *P. angusticeps*, de taille semblable, par des orbites et des dents plus larges (Freedman, 1957 ; Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002).

Papio robinsoni est considéré par certains auteurs comme une sous-espèce de *Papio hamadryas* (Jablonski, 2002 ; Frost et Alemseged, 2007 ; Gilbert, 2013), même si d'autres argumentent en faveur d'une espèce distincte (Freedman, 1957 ; McKee *et al.*, 1995). *Papio angusticeps*, initialement assigné à *Parapapio angusticeps* (Broom, 1940) puis à une nouvelle espèce de *Parapapio* (*Parapapio coronatus* ; Broom et Robinson, 1950), est également potentiellement proposé comme une sous-espèce de *Papio hamadryas* (Delson, 1988 ; Gilbert, 2013). Certains auteurs attribuent l'ensemble des *Papio* fossiles de petite taille des assemblages de Taung, Kromdraai, Cooper's Cave et Haasgat à *P. izodi*, incluant les spécimens précédemment attribués à *P. angusticeps* (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002). Au contraire, d'autres maintiennent la distinction entre les deux espèces et réservent le taxon *P. angusticeps* pour accommoder les spécimens de Haasgat, Cooper's Cave et Kromdraai (McKee, 1993b ; McKee et Keyser, 1994) et Malapa (Gilbert *et al.*, 2015a). L'espèce *Papio wellsi*, introduite par Freedman (1957) pour qualifier une partie du matériel de Taung, a été finalement abandonnée pour conserver la dénomination de *Papio izodi* (Szalay et Delson, 1979).

Le cas de *Papio spelaeus*, même si anecdotique, est historiquement intéressant à mentionner. Découvert « en surface près de Pretoria » par R. Broom (1937), le crâne unique

rapporté (TvI. 211) présente une morphologie proche de celle de *Papio ursinus* cependant exprimée dans des dimensions plus importantes (Freedman, 1957). D'après ces constatations, Jablonski (2002) propose d'inclure ce spécimen dans l'espèce *Papio ursinus*.

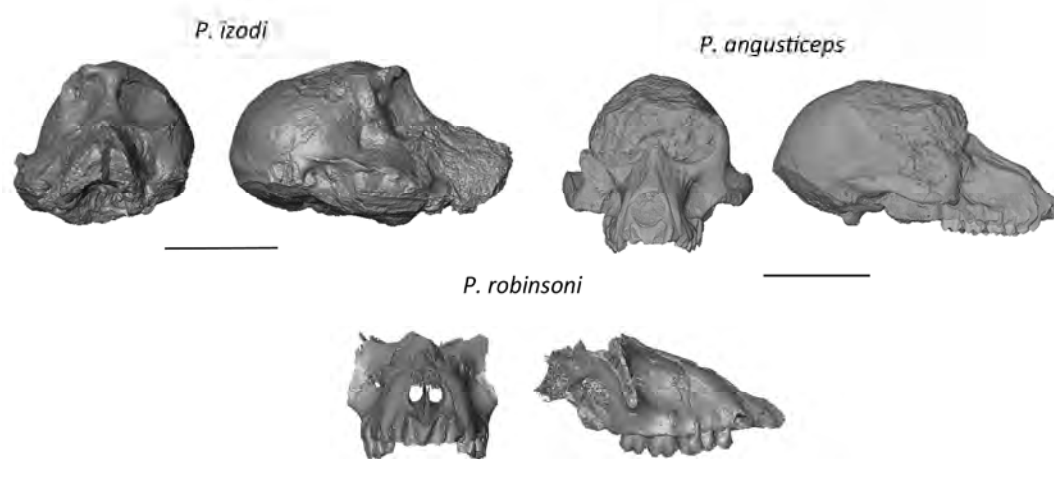


Fig. 2.8. Reconstitutions virtuelles des spécimens TP 7 (*Papio izodi*), KA 194 (*Papio angusticeps*) et SK 562 (*Papio robinsoni*) en vues antérieure et latérale. Échelles : 5 cm.

En terme de distribution dans les sites sud-africains, *Papio izodi* a été identifié dans les Membres 2 et 4 de Sterkfontein ainsi qu'à Taung, et *Papio robinsoni* est présent dans les dépôts de Swartkrans, Kromdraai, Drimolen, Bolt's Farm et Cooper's Cave ; en revanche *Papio angusticeps* est uniquement mentionné à Kromdraai, Haasgat et Cooper's Cave et récemment reconnu à Malapa (Delson, 1984, 1988 ; McKee and Keyser, 1994 ; Gilbert *et al.*, 2015a). En Afrique de l'Est, des restes fossiles de cercopithécidés ont été attribués à une espèce distincte des formes sud-africaines : *Papio quadratiostris* (Delson et Dean, 1993). Néanmoins, en plus de la contestation de cette classification par Eck et Jablonski (1984) qui suggèrent une attribution au genre *Theropithecus*, Gilbert (2013) a proposé, sur la base de similarités avec le clade *Cercocebus/Mandrillus*, de replacer l'hypodigme dans le nouveau genre *Soromandrillus*, le distinguant ainsi de *Papio*.

Dans notre échantillon, nous avons suivi le système de dénomination comprenant les espèces *P. izodi*, *P. robinsoni* et *P. angusticeps*.

Theropithecus

Le genre *Theropithecus* (*T.*) présente une combinaison de caractères crânio-dentaires supposés liés à des adaptations fonctionnelles qui contribuent à le distinguer des autres taxons

de papionines, notamment par une forte réduction des dents antérieures, le développement prononcé de superstructures crâniennes (crête sagittale et lignes temporales), des molaires à couronne haute dont les bassins sont profondément creusés avec des replis complexes formés par l'émail (Jolly, 1972 ; Jablonski, 1993, 2002) (Fig. 2.9.). Sur la proposition de Delson (1993), deux sous-genres sont reconnus et identifiés comme des lignées évolutives distinctes : *Theropithecus* (*Theropithecus*), distribué sur tout le continent Africain et représenté aujourd'hui par *T. gelada*, et *Theropithecus* (*Omopithecus*), documenté exclusivement en Afrique de l'Est (classification suivie, entre autres, par Frost et Delson, 2002 ; Jablonski, 2002 ; Frost, 2007 ; Gilbert, 2013). *Theropithecus* (*Theropithecus*) se distingue de *Theropithecus* (*Omopithecus*) par une ouverture nasale plus large (adaptation potentielle au climat des hauts plateaux), une position très basse de la partie antérieure du maxillaire entraînant un profil du museau relativement concave et un prémaxillaire hémisphérique, entre autres caractères (Szalay et Delson, 1979).

En supposant un processus évolutif de type anagénèse, la lignée de *Theropithecus* (*Theropithecus*) *oswaldi* est généralement divisée en trois « chrono-espèces » successives, du plus ancien au plus récent, *T. o. darti*, *T. o. oswaldi* et *T. o. leakeyi* (Delson, 1993 ; Eck, 1993 ; Leakey, 1993 ; Frost et Delson, 2002 ; Jablonski, 2002 ; Frost et Alemseged, 2007 ; Gilbert, 2013). Les spécimens identifiés à Swartkrans ont été tout d'abord attribués au taxon *Simopithecus danieli* par Freedman (1957), suivant le nom de genre donné à la première découverte de fossiles de larges papionines à Kanjera, au Kenya (Andrews, 1916), avant d'être intégrés dans l'hypodigme de *T. o. oswaldi* (Jolly, 1972 ; Szalay and Delson, 1979 ; Delson, 1993 ; Eck, 1993 ; Jablonski, 2002). De même, les spécimens du registre de Makapansgat ont été identifiés comme des représentants de l'espèce *Simopithecus darti* (Maier, 1972 ; Freedman, 1976) et sont maintenant reconnus sous la dénomination plus récente de *Theropithecus darti* (Jolly, 1972 ; Delson, 1993).



Fig. 2.9. Reconstitutions virtuelles des spécimens SK 561 (*Theropithecus oswaldi oswaldi*) et MP 222 (*Theropithecus oswaldi darti*) en vues antérieure et latérale. Échelles : 5 cm.

Outre les occurrences de *T. o. darti* et *T. o. oswaldi* dans les sites de Swartkrans, Makapansgat, Sterkfontein, Cooper's et Bolt's Farm en Afrique du Sud (Freedman, 1957 ; Maier, 1972 ; Delson, 1984, 1988 ; Kuman et Clarke, 2000 ; Gilbert, 2007b ; Folinsbee et Reisz, 2013), des représentants des espèces fossiles de *Theropithecus* (*Theropithecus*) et *Theropithecus* (*Omopithecus*) sont abondamment retrouvés dans les dépôts d'Afrique de l'Est (Ethiopie, Kenya, Tanzanie), mais également dans le sud-ouest de l'Afrique (Angola), en Afrique du Nord (Maroc, Algérie), au Proche-Orient (Israël) et hors du continent Africain (Espagne, Inde) (Gupta, 1977 ; Geraads, 1979 ; Iwamoto, 1982 ; Eck et Jablonski, 1984 ; Dechow et Singer, 1984 ; Delson, 1993 ; Delson et Dean 1993 ; Delson et Hoffstetter, 1993 ; Eck, 1993 ; Gibert *et al.*, 1995 ; Alemseged et Geraads, 1998 ; Frost, 2001 ; Geraads *et al.*, 2004 ; Jablonski et Leakey, 2008 ; Martínez-Navarro *et al.*, 2005, 2008 ; Belmaker, 2010 ; Rook *et al.*, 2010 ; Ferrández-Cañadell *et al.*, 2014 ; Frost *et al.*, 2014 ; Beaudet *et al.*, 2015a).

Dans cette étude nous avons suivi le modèle considérant *Theropithecus* (*Theropithecus*) *oswaldi* comme une “chrono-lignée” et attribuant, de fait, les taxons *T. o. darti* et *T. o. oswaldi* à des sous-espèces.

Cercopithecoides

Le genre et l'espèce *Cercopithecoides* (*C.*) *williamsi* ont été érigés par Mollett (1947) à partir du spécimen type AD 1326-3 (MP 3) retrouvé à Makapansgat. Traditionnellement, *C. williamsi* est diagnostiqué par une voûte crânienne arrondie, des lignes temporales s'épaississant pour former une crête du torus sus-orbitaire jusqu'au sommet de la voûte crânienne, une constriction post-orbitaire marquée, des orbites larges et arrondies et un museau court avec une section carrée au niveau antérieur, entre autres caractères (Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010 ; McKee *et al.*, 2011) (Fig. 2.10.). La dentition post-canine est typique des colobinés actuels, notamment africains, avec une réduction du protocone sur la troisième prémolaire supérieure, des cuspides relativement hautes et les bassins occlusaux larges et profonds sur les molaires, des fentes particulièrement marquées entre les cuspides sur les surfaces linguales et buccales (Freedman, 1957 ; Strasser et Delson, 1987).

La large représentation de ce taxon dans les sites paléontologiques est propice aux estimations et débats sur la variabilité intra-spécifique et la présence d'une seule ou plusieurs espèces dans les assemblages. Ainsi, Freedman (1957) a initialement proposé de distinguer l'espèce *C. moletti* de *C. williamsi* pour accommoder certains spécimens de Swartkrans et de Sterkfontein sur la base de caractères dentaires uniquement, avant de regrouper les deux

assemblages en un seul hypodigme avec la découverte de nouveau matériel redéfinissant la variabilité morphologique de l'espèce (Freedman, 1960). Constatant une importante différence de taille dans le registre de *C. williamsi* de Makapansgat pour quelques spécimens, ainsi que la présence d'un *tuberculum sextum* sur la troisième molaire inférieure, Eisenhart (1974) a également suggéré de créer un variant de « larges » colobinés, proche des genres *Paracolobus* et *Rhinocolobus* est-africains, une distinction acceptée par Leakey (1982). Les analyses isotopiques réalisées sur le matériel de Makapansgat (Fourie *et al.*, 2008, mais voir discussion de ce travail) et Sterkfontein (Codron *et al.*, 2005) ont également révélé de fortes disparités dans les régimes alimentaires, peu compatibles avec l'idée d'une seule espèce. De façon plus certaine, une seconde espèce, *C. haasgati*, a été identifiée récemment à Haasgat et distinguée de *C. williamsi* par une taille globalement inférieure, un espace inter-orbitaire plus réduit, des orbites plus larges et une ouverture nasale triangulaire, entre autres caractères (McKee *et al.*, 2011 ; Adams, 2012).

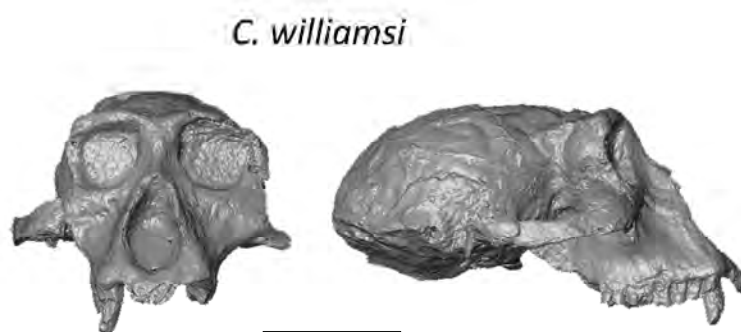


Fig. 2.10. Reconstruction virtuelle du spécimen MP 3a (*Cercopithecoides williamsi*) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.

L'espèce *Cercopithecoides williamsi* a été mentionnée dans les registres fossiles des sites sud-africains de Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrans, Cooper's A, Bolt's Farm, Kromdraai B, ainsi qu'au Kenya et en Angola (Szalay et Delson, 1979 ; Delson, 1984 ; Jablonski et Frost, 2010). Trois autres espèces de *Cercopithecoides* sont reconnues en Afrique de l'Est, *C. meavae*, *C. kerioensis* et *C. kimeui*, et potentiellement une quatrième, *C. alemayehui* (Leakey, 1982 ; Frost et Delson, 2002 ; Frost *et al.*, 2003 ; Jablonski et Frost, 2010). Même si les restes de colobines fossiles sont abondants dans les gisements est-africains, documentés dans des dépôts aussi anciens que ceux du Miocène, et apportent des informations précieuses pour la reconstruction de l'évolution des modes locomoteurs des

taxons (*e.g.*, Nakatsukasa *et al.*, 2010 ; Frost *et al.*, 2015), la phylogénie de ce groupe reste encore à préciser.

Dans cette étude nous n'avons considéré qu'une seule espèce, *Cercopithecoides williamsi*.

Dinopithecus

Le genre et l'espèce *Dinopithecus* (*D.*) *ingens* ont été définis à partir d'une mandibule (SB 7) retrouvée dans la localité de Skurweberg (Broom, 1937) et intègrent un assemblage plus large provenant de Swartkrans (Freedman, 1957). *Dinopithecus ingens* diffère des autres papionines par une taille globale plus importante, un espace inter-orbitaire large, des insertions marquées des muscles de l'appareil masticateur sur la surface du crâne (notamment par des lignes temporales et des crêtes nucales fortement développées), ainsi que des molaires larges présentant fréquemment des tubercules (« cuspules ») accessoires et l'absence de fosses maxillaires et mandibulaires (Freedman, 1957 ; Jablonski et Frost, 2010) (Fig. 2.11.). Alors que Freedman (1957) remarque des similarités dans la morphologie dentaire avec *Simopithecus* (*i.e.*, *Theropithecus*), Szalay et Delson (1979), puis Delson et Dean (1993), suggèrent de considérer *Dinopithecus* comme un sous-genre de *Papio*, qui inclurait dans ce cas le groupe est-africain *Papio* (*Dinopithecus*) *quadratiostris* ; un choix taxonomique adopté par des études antérieures (Frost, 2001 ; Heaton, 2006), mais également contesté (Jablonski et Frost, 2010). Plus récemment, dans sa révision des papionines fossiles, Folinsbee (2008) expose des arguments en faveur de l'inclusion de *Dinopithecus* dans le clade de *Theropithecus*.

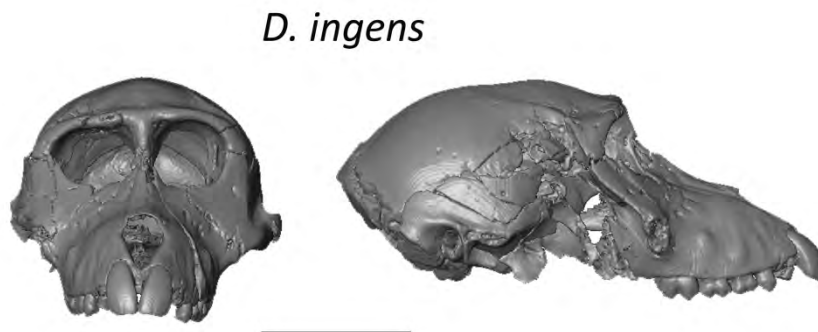


Fig. 2.11. Reconstruction virtuelle du spécimen SK 554 (*Dinopithecus ingens*) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.

Dans notre travail de recherche nous avons conservé la dénomination originale de *D. ingens* afin de tester par nos analyses les différentes hypothèses proposées sur le statut taxinomique de ce groupe.

Gorgopithecus

Le genre *Gorgopithecus*, représenté par l'unique espèce *G. major*, est reconnu avec certitude uniquement à Kromdraai (supposé à Cooper's D à partir des éléments post-crâniens) (Broom, 1940 ; Broom et Robinson, 1949b ; Freedman, 1957 ; DeSilva *et al.*, 2013) (Fig. 2.12). La faible densité de restes retrouvés à ce jour, comprenant principalement des fragments isolés et seulement un crâne (KA 192), complique la diagnose de l'espèce. Néanmoins, le genre se distingue des autres taxons de papionines par un museau relativement court, haut et étroit, des fosses maxillaires et mandibulaires marquées, un espace inter-orbitaire large, des arcades zygomatiques robustes, entre autres caractères (Freedman, 1957 ; Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010). La morphologie dentaire, peu discriminante, est en revanche très proche de celle exprimée par *Dinopithecus ingens* (Broom et Robinson, 1949b ; Freedman, 1957). Même si la distinction du genre est généralement suivie dans la littérature, la suggestion de considérer *G. major* comme un sous-genre de *Dinopithecus* par Delson (1975) est à noter, tout comme l'inclusion de *Gorgopithecus* parmi le clade de *Theropithecus* par Folinsbee (2008). Des restes de cercopithecidés retrouvés à Olduvai (Bed I) ont été rapportés à *Gorgopithecus* sp. par Gilbert *et al.* (2015b). Si ce diagnostic est confirmé, cette découverte élargirait de ce fait la distribution géographique du genre, jusqu'ici exclusivement limitée à l'Afrique du Sud. Delson (1988) fait également mention d'un maxillaire provenant des dépôts de Swartkrans attribué potentiellement à *Gorgopithecus major* par R. Clarke.

Pour exploiter au mieux les possibilités des tests que représentent nos analyses pour la taxinomie en vigueur, nous avons choisi d'inclure *Gorgopithecus major* en tant que taxon distinct.

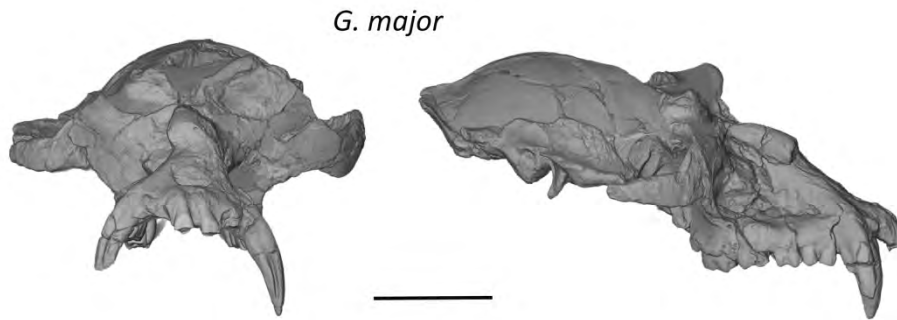


Fig. 2.12. Reconstruction virtuelle du spécimen KA 192 (*Gorgopithecus major*) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.

Cercocebus

Les spécimens fossiles attribués à *Cercocebus* sp. se distinguent des autres papionines par des incisives larges par rapport à la taille des molaires ainsi que par la présence de fosses maxillaires peu profondes et des molaires inférieures qui présentent un « gonflement » latéral relativement important (Jablonski et Frost, 2010) (Fig. 2.13.). La présence du taxon *Cercocebus* sp. en Afrique du Sud est principalement soutenue par Eisenhart (1974) et Delson (1984, 1988) qui ont reconnu des restes représentant potentiellement ce genre dans les assemblages de Makapansgat ainsi que de Kromdraai et Swartkrans, contestés cependant par Gilbert (2007a), qui n'identifie pas de caractères fiables pour supporter l'attribution de ces fossiles ni à *Cercocebus* ni à *Procercoccebus*. Les spécimens précédemment identifiés comme appartenant à *Cercocebus* sp. dans les gisements est-africains (Jablonski, 2002) sont à présent réattribués à *Lophocebus* cf. *albigena* (Jablonski et Leakey, 2008).

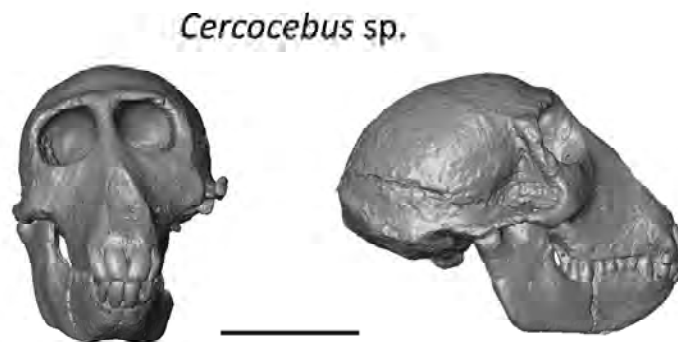


Fig. 2.13. Reconstruction virtuelle du spécimen M 3057/8/9 (*Cercocebus* sp.) en vues antérieure et latérale. Échelle : 5 cm.

2.2.4. Détails des spécimens

Dans la perspective d'une révision du registre de cercopithécidés des sites sud-africains du Plio-Pléistocène, nous avons cherché à échantillonner l'ensemble des taxons présent dans les assemblages fossiles (cf. section 2.2.3.) ainsi que les différents sites où la présence des hominins est avérée (cf. section 2.2.2.). Notre matériel fossile se compose au total de 91 spécimens de cercopithécidés provenant des sites de Makapansgat, Taung, Sterkfontein, Kromdraai et Swartkrans, et ainsi que des localités de Skurweberg et Pretoria, conservés dans les collections du *Ditsong National Museum of Natural History*, Pretoria, et de l'*University of the Witwatersrand*, Johannesburg. Nous avons échantillonné les taxons de papionines *Papio* (*P.*) *angusticeps*, *P. izodi*, *P. robinsoni*, *P. spelaesus*, *Parapapio* (*Pp.*) *broomi*, *Pp. jonesi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*, *Theropithecus* (*T.*) *oswaldi oswaldi*, *T. o. darti*, *Gorgopithecus* (*G.*) *major*, *Dinopithecus* (*D.*) *ingens* et *Cercocebus* sp., ainsi que l'espèce colobinée *Cercopithecoides* (*C.*) *williamsi*. Les restes crânio-dentaires ont été sélectionnés selon leur état de conservation (les spécimens les plus complets ont en priorité retenu notre attention), selon les structures anatomiques préservées (nous avons ciblé l'os temporal, les éléments dentaires, les neurocânes et endocrânes naturels) ainsi que la provenance et l'attribution taxinomique afin de représenter au mieux les localités sud-africaines et la paléodiversité. Quand l'accès était possible, nous avons inclus les holotypes dans notre matériel (Tableau Annexe 8.2.). Nous avons également étudié un spécimen est-africain provenant de la localité de Melka Kunture reposant actuellement au *National Museum of Ethiopia*, à Addis Ababa (Beaudet *et al.*, 2015a).

Le Tableau 2.2. présente les proportions des spécimens représentés pour chaque taxon analysé et les sites d'origine associés, ainsi que la composition en termes de sexes et les lieux de conservation. Les attributions taxinomiques, la localisation stratigraphique et l'assignation à un sexe sont basées sur les éléments de la littérature cités dans le Tableau Annexe 8.2. En ce qui concerne l'attribution taxinomique, dans le cas où les propositions diffèrent entre les études, nous avons préférentiellement suivi les hypothèses les plus largement soutenues par la communauté scientifique.

Le dimorphisme sexuel est particulièrement prononcé chez les papionines et s'exprime avant tout par une différence marquée dans la taille globale entre mâles et femelles (Fleagle, 1999). Sur la base de ce constat et à partir de données cranio-dentaires, Gilbert et Rossie (2007) argumentent l'intérêt de mener des études phylogénétiques à partir de la condition exprimée par les mâles plutôt que les femelles. Néanmoins, l'intégration des représentants des

deux sexes nous autorise à discuter la variabilité totale des taxons considérés, essentielle pour la reconstruction de la paléobiodiversité, et les variations introduites restent inférieures à la variabilité observée entre les taxons (Singleton, 2002). De même, de nombreux débats sur les attributions sexuelles des spécimens fossiles (Thackeray et Myer, 2004 ; Heaton, 2006 ; Gilbert *et al.*, 2014), ainsi que sur le degré de dimorphisme sexuel exprimé dans les espèces éteintes (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Jablonski et Frost, 2010), limitent les possibilités de constituer des échantillons sexués valables. De plus, alors que la question a été largement traitée sur la conformation externe du crâne, dans notre cas l'influence du dimorphisme sexuel sur les structures anatomiques ciblées n'est pas ou peu connue pour les cercopithécidés et les effectifs de notre échantillon ne nous permettent pas de traiter cette question ici. Dans nos tableaux, les attributions sexuelles sont donc présentées à titre indicatif et, sauf indication contraire, suivent les identifications de Freedman (1957), Eisenhart (1974) et Heaton (2006).

Nous avons recherché les localisations stratigraphiques à partir des compte rendus de fouilles publiés (*e.g.*, Vrba, 1981) et les monographies (*e.g.*, Brain, 1981). Cependant, il subsiste parfois des incertitudes, comme discutées dans la section 2.2.2. Dans ce cas, les hypothèses sont signalées par des points d'interrogation dans le Tableau 2.2. et les références mentionnées dans le Tableau Annexe 8.2. Nous avons également attribué à chacun des spécimens une catégorie de reste crânio-dentaire (Tableau Annexe 8.2.). Indépendamment du degré de conservation, les restes sont classés comme provenant soit du maxillaire, de la mandibule, du crâne, du basicrâne ou bien correspondant à des dents isolées (suivant le modèle fourni par le catalogue de Heaton, 2006). Le lecteur pourra se référer à la littérature mentionnée dans le Tableau Annexe 8.2. pour des descriptions plus détaillées des spécimens.

Nous n'avons pas connaissance de publications antérieures pour les spécimens Swartkrans 1, Swartkrans 2, Swartkrans 3, issus du Membre 2 de Swartkrans d'après les informations disponibles au *Ditsong National Museum of Natural History*. Ces spécimens correspondent respectivement à deux hémi-mandibules adultes préservant les trois molaires et un fragment de maxillaire adulte conservant la rangée dentaire de la troisième molaire à la canine à droite ainsi que les trois molaires et la quatrième prémolaire et un fragment de la canine à gauche. De même, nous avons inclus deux spécimens de Kromdraai B qui, d'après leurs numérotations, seraient probablement issus des fouilles de E. Vrba (1981) mais ne figurent pas dans les descriptions du matériel de cercopithécidés. Ces spécimens représentent des fragments de mandibules juvéniles préservant la seconde molaire de lait et la première molaire permanente émergente ainsi que les germes de la deuxième molaire et de la quatrième

prémolaire, pour le premier spécimen, et la première molaire émergente ainsi que la deuxième molaire en crypte, pour le second.

taxons	n	provenance	sexe (M, F, ind.)	collections
Cercopithecinae - Papionini				
<i>Parapapio (Pp.) jonesi</i>	1	STS ¹ (Membre 4)	(0,1,0)	Ditsong ^a
<i>Pp. broomi</i>	7	MP ² (Membre 4 ?), STS ¹ (Membre 4)	(1,5,1)	Ditsong ^a , Wits ^b
<i>Pp. whitei</i>	5	MP ² (Membre 4 ?), STS ¹ (Membre 4)	(1,4,0)	Ditsong ^a , Wits ^b
<i>Pp. antiquus</i>	2	TG ³	(0,1,1)	Wits ^b
<i>Pp. sp</i>	4	MP ² (Membre 4 ?), STS ¹ (Membre 4)	(0,3,1)	Ditsong ^a , Wits ^b
<i>Papio (P.) angusticeps</i>	4	KA ⁴ , KB ⁵ surface* KB ⁵ (couche 3**, Membre	(2,1,1)	Ditsong ^a
<i>P. robinsoni</i>	14	3***), SK ⁶ (Membre 1)	(5,6,3)	Ditsong ^a
<i>P. izodi</i>	3	TG ³	(0,3,0)	Wits ^b
<i>P. spelaesus</i>	1	PT ⁷	(1,0,0)	Ditsong ^a
<i>P. sp.</i>	4	SK ⁶ (Membre 2)	(0,0,4)	Ditsong ^a
<i>Theropithecus (T.) oswaldi (o.) oswaldi</i>	8	SK ⁶ (Membre 1)	(3,5,0)	Ditsong ^a
<i>T. sp. cf. oswaldi</i>	1	MK ⁹	(0,1,0)	NME ^c
<i>T. o. darti</i>	3	MP ² (Membre 4 ?)	(2,1,0)	Wits ^b
<i>Gorgopithecus (G.) major</i>	4	KA ⁴ , KB ⁵ (couche 3**)	(1,0,3)	Ditsong ^a
<i>Dinopithecus (D.) ingens</i>	8	SB ⁸ , SK ⁶ (Membre 1)	(5,2,1)	Ditsong ^a
<i>Cercocebus sp.</i>	2	MP ² (Membre 4)	(0,2,0)	Wits ^b
Colobinae - Colobini				
<i>Cercopithecoides (C.) williamsi</i>	11	KB ⁵ (couche 3**), MP ² (Membre 4), STS ⁵ (Membre 4)	(4,2,5)	Ditsong ^a , Wits ^b
ind.	9	KA ⁴ , KB ⁵ (Membre 3 ?***, Membre B****), SK ⁶ (Membre 1), STS ¹ (Membre 4)	(1,0,8)	Ditsong ^a

^aDitsong National Museum of Natural History, Pretoria ; ^bUniversity of the Witwatersrand, Johannesburg ; ^cNational Museum of Ethiopia, Addis Ababa.

¹Sterkfontein ; ²Makapansgat ; ³Taung ; ⁴Kromdraai A ; ⁵Kromdraai B ; ⁶Swartkrans ;

⁷Pretoria ; ⁸Skurweberg ; ⁹Melka Kunture.

*en surface d'après Freedman et Brain (1972) ; **couche 3 identifiée par Brain (1981) et qui correspond à la profondeur de fouilles dans la brèche décalcifiée ; *** Membre 3 selon le système de Partridge (1982) ; **** Membre B dans le système de L. Bruxelles.

Voir références Tableau Annexe 8.2. pour les attributions taxinomiques, stratigraphiques et de sexes.

Tab. 2.2. Composition de l'échantillon de cercopithécidés fossiles. n : nombre d'individus ; M : mâle ; F : femelle ; ind. : indéterminé ; ? : hypothèses.

3. MÉTHODES D'ANALYSE

Afin d'apporter de nouveaux arguments aux débats actuels sur la taxinomie des cercopithécidés fossiles des sites du Plio-Pléistocène sud-africain, nous avons mis en place une méthode d'analyse autour de la caractérisation de structures internes susceptibles de fournir des informations pertinentes pour la discrimination des taxons et la reconstruction de relations phylogénétiques. Dans ce travail de recherche, l'accès aux structures cranio-dentaires internes a été assuré par le recours aux techniques d'imagerie non invasives, principalement la microtomographie à rayon X (μ CT) à haute résolution et, plus ponctuellement, la tomographie à faisceau conique (CBCT) et la microtomographie neutronique (n- μ CT). À partir de ce registre virtuel, des méthodes d'analyses quantitatives ont été employées pour caractériser au mieux les variations de dimensions (linéaires, surfaciques, angulaires et volumiques), morphologiques et structurales des tissus dentaires, des composantes du labyrinthe osseux ainsi que de l'endocrâne.

3.1. Les structures anatomiques

Alors que la morphologie externe du squelette chez les primates est susceptible d'être modelée et influencée par des homoplasies, les tissus mous sont porteurs d'homologies utiles pour la reconstruction des relations phylogénétiques (Diogo et Wood, 2011). L'accès à ces structures dans les spécimens fossiles peut être envisagé lorsque les tissus sont contenus dans un élément squelettique ou bien ont imprimé une trace sur les restes osseux, comme c'est le cas respectivement pour le labyrinthe osseux et l'endocrâne. De même, contrairement à l'os, les tissus dentaires ne sont pas remodelés une fois leur formation achevée, excepté par l'usure, et contiennent de ce fait des informations fiables pour la discrimination des taxons et l'identification des liens de parenté. Dans cette section, nous détaillons brièvement la structure des troisièmes molaires, de l'oreille interne et de l'endocrâne et leur pertinence dans l'étude des restes de primates fossiles avant d'établir la nomenclature suivie dans ce travail.

3.1.1. Les troisièmes molaires (M3)

Perspectives paléontologiques

De part leur résistance aux phénomènes taphonomiques, les restes dentaires sont largement représentés dans le registre fossile des primates (Hartwig, 2002). Porteuses d'information phylogénétique (forte hérédité des caractères ; *e.g.*, Jernvall et Jung, 2000), les dents ont concentré la majorité des études paléontologiques passées et actuelles. Les premières mesures de l'épaisseur de l'émail de primates étaient réalisées en opérant des coupes, généralement au niveau des cuspides mésiales, directement dans le matériel dentaire (Gantt, 1977 ; Martin, 1983, 1985). Par la suite, plusieurs méthodes non destructives se sont développées, comme la prise de mesures sur des dents usées (Kay, 1981), jusqu'à l'avènement des méthodes d'imagerie actuelles et le recours aux systèmes médicaux conventionnels (*e.g.*, Spoor *et al.*, 1993) puis à la microtomographie (*e.g.*, Kono, 2004 ; Olejniczak *et al.*, 2008a, b, c ; Macchiarelli *et al.*, 2013). Par déduction empirique, l'épaisseur de l'émail a été tout d'abord corrélée au régime alimentaire (Gantt, 1977 ; Kay, 1981 ; Dumont, 1995). Néanmoins, de plus en plus d'études tendent à prouver l'existence d'un signal morphogénétique responsable de l'agencement topographique des reliefs dentaires (Hlusko *et al.*, 2004).

Plus récemment, la surface de contact entre l'émail et la dentine (EDJ), rendue accessible par les techniques non invasives d'imagerie à haute résolution, a fait l'objet de nombreuses analyses inter-spécifiques parmi les taxons des primates actuels et fossiles, et son potentiel dans la taxinomie et la reconstruction des liens phylogénétiques, ainsi que dans l'exploration de la variabilité intra-spécifique, mis en évidence (*e.g.*, Olejniczak *et al.*, 2007 ; Macchiarelli *et al.*, 2009, 2013 ; Skinner *et al.*, 2008b, 2009 ; Braga *et al.*, 2010 ; Zanolli *et al.*, 2010, 2014 ; Zanolli et Mazurier, 2013 ; Zanolli, 2015). En effet, l'EDJ préserve la forme de base de la membrane (épithélium) à l'origine du développement de l'émail et porte des caractères hérités propices aux reconstructions phylogénétiques (Corrucini, 1987).

Nous avons ainsi dédié une partie de notre étude à la caractérisation de la structure interne des troisièmes molaires supérieures et inférieures, moins affectées par les phénomènes d'usure que les autres molaires, impliquant la quantification de la proportion des tissus (pour les troisièmes molaires supérieures) et la description de la morphologie de la surface émail-dentine (pour les troisièmes molaires supérieures et inférieures).

Nomenclature

Les dents des mammifères, composées d'une couronne et de racines dont la ligne cervicale (ou collet) matérialise la séparation, sont constituées principalement de deux tissus calcifiés, qui sont l'émail, présent dans la couronne, et la dentine, participant à la construction de l'ensemble de la dent. Les molaires des cercopithécoïdes se caractérisent par un patron commun basé sur une couronne haute constituée de quatre cuspides (éventuellement une cinquième pour les molaires inférieures) connectées entre elles par des crêtes (ou lophes) marginales et transversales relativement hautes (Swindler, 2002).

Dans ce travail nous avons appliqué sur la surface émail-dentine la nomenclature présentée par Delson (1973, 1975) sur les surfaces occlusales (Fig. 3.1.). Les différentes dépressions observables sont désignées selon cette nomenclature par une fente (*cleft*) pour les dépressions larges et profondes, par une incisure (*notch*) ou par un sillon (*groove*) pour les dépressions linéaires séparant notamment les cuspides sur les surfaces latérales. Nous décrirons également l'amplitude de l'évasement des molaires qui se traduit par un « gonflement » des faces latérales de l'apex des cuspides vers la ligne cervicale et qui peut être également observé sur l'interface émail-dentine. Les molaires seront aussi étudiées en termes d'organisation endostructurale, en décomposant la couronne par sa capsule d'émail et isolant la surface de contact entre l'émail et la dentine, désignée ci-après par le terme interface émail-dentine (EDJ).

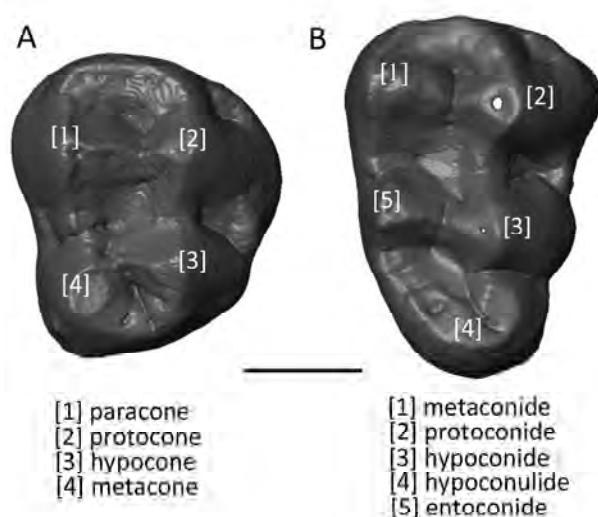


Fig. 3.1. Schéma général de la configuration de la troisième molaire supérieure (A) et inférieure (B) de *Papio anubis*. Échelle : 5 mm.

3.1.2. Le labyrinthe osseux

Perspectives paléontologiques

Le labyrinthe osseux, protégé par l'os temporal, est souvent conservé dans les registres fossiles du Plio-Pléistocène (voire plus anciens, *e.g.*, Rook *et al.*, 2004) et a été étudié avec succès dans des contextes paléontologiques (Spoor, 1993 ; Spoor *et al.*, 1994 ; Silcox *et al.*, 2009 ; Braga *et al.*, 2013). L'oreille interne des mammifères reproduit un plan commun dont la variabilité, notamment chez les primates, peut être reliée à des caractères taxon-spécifiques (*e.g.*, Spoor, 1993 ; Spoor *et al.*, 2003 ; Lebrun *et al.*, 2010 ; Gunz *et al.*, 2012 ; Braga *et al.*, 2013), traduire des relations phylogénétiques entre les clades (*e.g.*, Braga *et al.*, 2015), exprimer des variations dans les capacités auditives (*e.g.*, Manoussaki *et al.*, 2008 ; Kirk et Gosselin-Ildari, 2009) ou dans les comportements locomoteurs (*e.g.*, Spoor *et al.*, 1994 ; Spoor *et al.*, 2007 ; Silcox *et al.*, 2009 ; Malinzak *et al.*, 2012). Plus spécifiquement, alors que les dimensions des canaux semi-circulaires et l'angulation qu'ils forment dans le système sont proposées comme des marqueurs des répertoires locomoteurs, au moins pour les modes de déplacement impliquant des changements rapides dans l'orientation de la tête (*i.e.*, agilité dans la pratique de la locomotion) (Spoor *et al.*, 2002 ; Malinzak *et al.*, 2012), la morphologie de l'oreille interne caractérisée par morphométrie géométrique a été révélée pertinente pour la détection de signal phylogénétique chez les strepsirrhiniens (Lebrun *et al.*, 2010).

Cette structure et ses variations représentent ainsi un outil précieux pour la reconstitution de l'histoire évolutive des primates fossiles et actuels. De plus, le recours à l'imagerie garanti un accès auparavant fortement limité par les méthodes invasives et/ou peu précises d'investigation (*e.g.*, dissection, section, moulages), et la précision des équipements de nouvelles générations affine de manière significative les descriptions des caractères qualitatifs et quantitatifs (Spoor, 1993 ; Gunz *et al.*, 2012). Dans notre étude nous avons testé le potentiel de discrimination de l'oreille interne dans notre échantillon de cercopithécidés fossiles et actuels en détaillant la morphologie et l'agencement des canaux semi-circulaires et de la cochlée.

Nomenclature

L'oreille interne abrite les organes sensoriels de l'audition et de l'équilibre et se compose de trois canaux semi-circulaires et de la cochlée, réunis par le vestibule (Fig. 3.2.) (Gray, 1918).

La cochlée est constituée d'un canal membraneux enroulé de façon hélicoïdale et assure la conversion des vibrations acoustiques en signaux neuro-sensoriels. Les canaux semi-circulaires latéral, antérieur et postérieur, sensibles aux déplacements dans l'espace, jouent un rôle central dans la coordination de la vision, de la tête et des mouvements. La fenêtre ovale, située à la jonction entre la cochlée et le vestibule, correspond à la zone de contact avec l'étrier et est impliquée dans la communication des vibrations acoustiques de l'oreille externe vers l'oreille interne à travers la chaîne ossiculaire. La relation anatomique étroite entre le labyrinthe osseux (ou capsule otique) et le labyrinthe membraneux offre l'opportunité de quantifier des paramètres dimensionnels ou morphométriques à partir de spécimens ostéologiques.

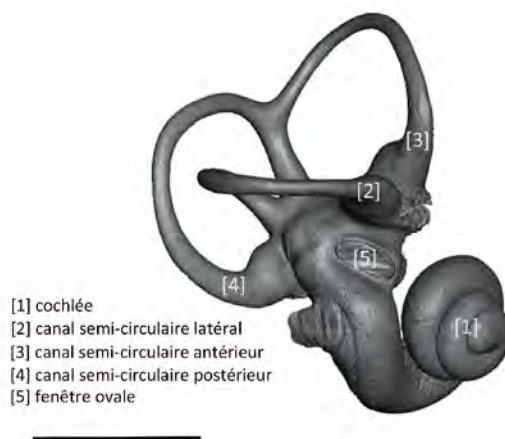


Fig. 3.2. Identification des composantes de l'oreille interne de *Papio cynocephalus*. Échelle : 5 mm.

3.1.3. L'endocrâne

Perspectives paléontologiques

En l'absence de données directes sur la morphologie du cerveau dans les lignées fossiles, l'investigation du registre paléontologique se focalise sur l'endocrâne, qui représente le moulage interne de la boîte crânienne et constitue un *proxy* pour la reconstruction de la capacité volumique endocrânienne, de la morphologie globale et des détails du néocortex cérébral imprimés sur l'os (*i.e.*, circonvolutions et sillons). Les endocrânes fossiles, qu'ils soient naturels (remplissage sédimentaire) ou bien artificiels (moulage ou extraction virtuelle par imagerie) constituent ainsi les seuls témoins de l'organisation paléoneurologique (Holloway, 1978 ; Holloway *et al.*, 2004 ; Bruner, 2014 ; Neubauer, 2014). Entre la surface

externe du cerveau et la surface interne du crâne s'intercalent les méninges, ainsi que le fluide cérebrospinal et les vaisseaux sanguins et nerfs, qui participent à la forme ultime de l'endocrâne (Swanson, 2012). La relation intime entre la table interne et les tissus des méninges (*i.e.*, la dure-mère, la pie-mère et l'arachnoïde) participe au modelage de l'os, à travers notamment la pression qu'exerce le cerveau pendant la croissance qui favorise l'apposition de matériau par les ostéoblastes (*functional matrix hypothesis* ; Moss et Young, 1960). Par ce rapport étroit entre les deux structures, l'endocrâne reproduit des détails de la morphologie du cerveau. L'opportunité de confronter l'endocrâne et le cerveau d'un même individu et de comparer ainsi les informations délivrées par chacune des structures, est contrainte par les problèmes éthiques que ces expériences soulèvent ; cependant les quelques résultats disponibles pour les cercopithécidés actuels montrent une forte cohérence entre les divisions topographiques majeures observées sur le cerveau et celles reproduites sur l'endocrâne (*e.g.*, Kobayashi *et al.*, 2014). De plus, des études pionnières ont démontré qu'il était possible d'appliquer les connaissances neurophysiologiques actuelles sur la localisation des aires impliquées dans les réponses sensorielles et motrices aux endocrânes dans les lignées évolutives de mammifères (*e.g.*, Radinsky, 1974, 1975 ; Falk, 1981).

L'utilisation des méthodes d'imagerie et l'introduction des techniques de morphométrie géométrique, qui capturent et quantifient les changements dans la conformation des structures biologiques, autorisent des interprétations fiables sur les variations de morphologie dans l'endocrâne entre les espèces et les populations fossiles et actuelles, tout en permettant de développer des solutions pour pallier aux problèmes de déformation ou de données manquantes (*e.g.*, Zollikofer et Ponce De León, 1998 ; Bruner *et al.*, 2009 ; Gunz *et al.*, 2009 ; Neubauer *et al.*, 2010 ; Bruner, 2014). Dans le cas des cercopithécoïdes fossiles, l'étude de l'endocrâne a révélé des caractères utiles pour la diagnose des taxons au niveau générique et spécifique et la reconstruction des relations phylogénétiques (*e.g.*, Falk, 1978, 1981 ; Gonzales *et al.*, 2015). Dans notre étude nous avons détaillé la morphologie globale de l'endocrâne ainsi que la configuration du patron sulcal à la recherche de critères diagnostiques pour les taxons fossiles et de tendances évolutives dans les lignées.

Nomenclature

Le cortex cérébral est constitué de plusieurs couches formant la surface externe du cerveau, composés de différentes classes de neurones compris dans ce qui est communément appelé la substance grise. Le néocortex cérébral, qui se réfère aux couches les plus externes, est

classiquement segmenté en différentes aires définies par la position de sillons (ou *sulci*) délimitant des circonvolutions (ou *gyri*). L'architecture néocorticale est le résultat d'un phénomène de plissement affectant les couches hémisphériques et qui est plus ou moins prononcé selon les taxons. La condition humaine représente un exemple extrême de ce phénomène de gyrification (Gray, 1918). Les sillons les plus marqués sont à l'origine de la distinction des lobes pariétal, frontal, occipital et temporal.

Par soucis d'homogénéité avec la nomenclature internationale, nous avons conservé ici la dénomination latine pour les sillons cérébraux. Chez les cercopithécoïdes, le patron général de l'architecture cérébrale s'organise autour du *sulcus arcuatus* (arc), qui définit le néocortex préfrontal contenant également le *sulcus principalis* (p) ; le *sulcus centralis* (c) qui limite postérieurement le néocortex frontal ; le *sulcus intraparietalis* (ip) situé sur la surface pariétale ; le *sulcus temporalis superior* (ts) et le *sulcus lateralis* (scissure de Sylvius) (s) identifiés sur les lobes temporaux ; le *sulcus lunatus* (ls) qui forme la limite antérieure du lobe occipital comportant également le *sulcus calcarinus lateralis* (lc) et le *sulcus occipitalis inferior* (oci) (Fig. 3.3.).

Falk (1981) identifie également deux structures cruciales pour la caractérisation des taxons (notamment *Theropithecus*), le *sulcus subcentralis posterior* (scp) et le *sulcus subcentralis anterior* (sca), aussi décrites par Connolly (1950). Alors que ces deux sillons s'individualisent dans la plupart des spécimens actuels, ils fusionnent avec le *sulcus centralis* ou le *sulcus arcuatus* de certains fossiles (e.g., *Theropithecus oswaldi*) (Fig. 3.4.). Même si ces structures fines sont difficilement observables de manière fiable sur les endocrânes, de par leur importance dans la taxinomie des cercopithecidés fossiles nous avons tenté de les identifier systématiquement. Chez les colobinés, le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont reliés par le *sulcus paroccipitalis* (Falk, 1978). Le *sulcus centralis* sépare l'aire somatosensorielle primaire de l'aire motrice primaire alors que le *sulcus lunatus* délimite l'extension antérieure de l'aire visuelle primaire (Radinsky, 1975 ; Falk, 1982).

Même si détectés, nous n'avons pas détaillé ici la configuration du *sulcus fronto-orbitalis*, du *sulcus temporalis medius* ni du *sulcus frontalis superior*, relativement variables au sein d'un même taxon et dont la valeur taxinomique pour les cercopithécoïdes n'a jusqu'ici pas été mise en évidence (Connolly, 1950).

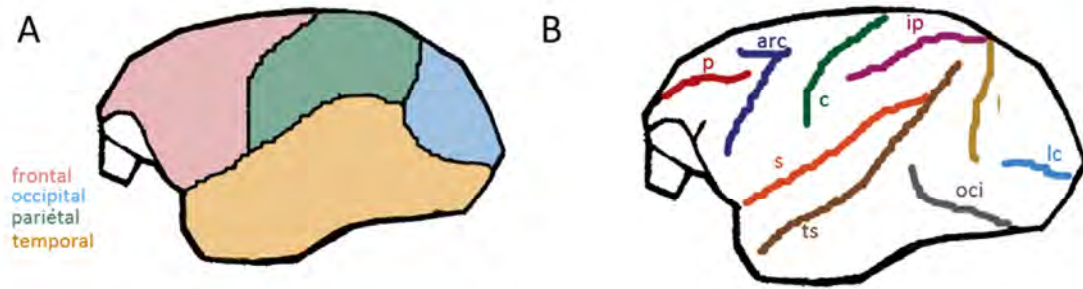


Fig. 3.3. Localisation des lobes (A) et sillons (B) du néocortex selon le schéma type de l'organisation cérébrale chez les cercopithecins (d'après Falk, 1978). Se référer au texte pour la définition des abréviations.

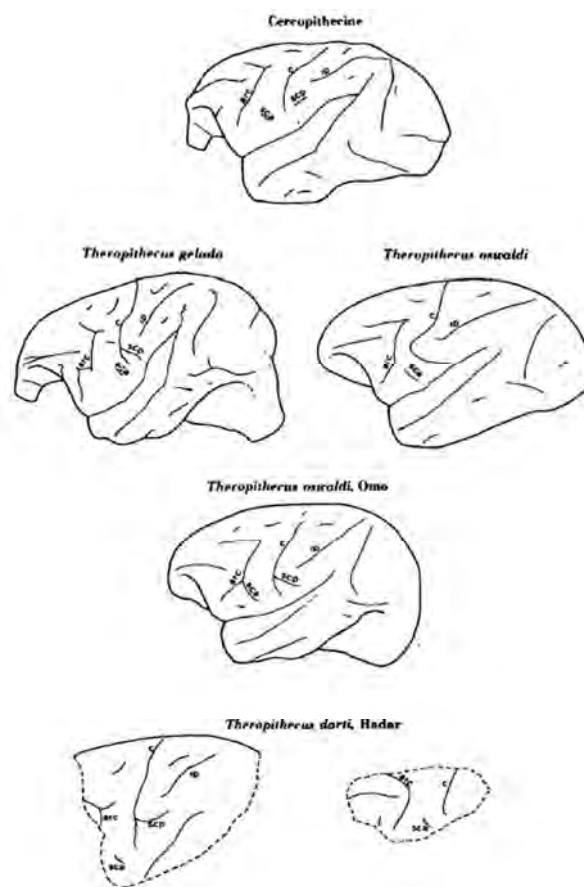


Fig. 3.4. Localisation des sillons néocorticaux principaux dans les représentants du genre *Theropithecus* actuels (*Theropithecus gelada*) et fossiles (*Theropithecus oswaldi* et *Theropithecus darti*) par comparaison avec le patron cercopithecine classique (d'après Falk, 1978). Se référer au texte pour la définition des abréviations.

3.2. Acquisitions et traitements numériques des images

Dans cette section nous présentons les méthodes d'imagerie utilisées pour accéder aux structures crânio-dentaires internes ainsi que les techniques employées pour extraire

virtuellement l'oreille interne, les tissus composant la couronne des troisièmes molaires et l'endocrâne.

3.2.1. Acquisitions numériques

Les méthodes développées en imagerie sont basées sur la capacité des rayons X à traverser la matière et sur l'atténuation physique qu'ils subissent lors de cette interaction. En effet, selon la loi de Beer-Lambert, l'analyse du rayonnement sortant, et plus précisément de son spectre, permet de déterminer un coefficient d'atténuation linéaire (μ) du faisceau qui est caractéristique du matériel traversé (Mees *et al.*, 2003). Ainsi, les matériaux atténuent plus ou moins fortement les rayons X selon leurs propriétés physiques (et également l'énergie engagée), ce qui permet de les différencier selon leur nature. À titre d'exemple, le coefficient d'atténuation de l'émail mesuré sur une prémolaire humaine est de 13.4 cm^{-1} alors qu'il est compris entre 6.5 et 7.4 cm^{-1} pour la dentine pour une énergie donnée de 22.105 keV (Elliott *et al.*, 1989). En radiographie classique, l'image projetée obtenue en 2D d'un objet 3D représente la carte de distribution des coefficients d'atténuation des rayons X à leur passage dans l'objet concerné (Carlton et Adler, 2005). Par principe, sur cette image projetée, toutes les structures dans le champ du faisceau apparaissent superposées et indissociables les unes des autres (Spoor *et al.*, 2000a, b). Par conséquent, même si la morphologie générale et certains aspects endostructuraux sont appréciables, il est difficile d'estimer des paramètres quantitatifs de manière fiable et la reconnaissance de certaines structures nécessitent des connaissances *a priori* de l'anatomie saine (Davis et Wong, 1996).

Acquisitions microtomographiques (μCT)

Le procédé (micro)tomographique permet de s'affranchir des problèmes de distorsion, de parallaxe et de superpositions des structures que rencontrent la radiographie traditionnelle en mesurant la densité d'un spécimen en de multiples directions (Ketcham et Carlson, 2001). Par principe, un examen CT constitue l'enregistrement d'un nombre variable de projections de rayons X sur un spécimen sous différents angles. Les projections sont formées sur un détecteur par le faisceau traversant l'objet, où les différences d'atténuation des rayons X sont proportionnelles aux variations topographiques de densité (Davis et Wong, 1996). À partir des projections obtenues, une représentation volumétrique 3D est reconstruite à l'aide d'algorithmes (Feldkamp et al, 1984).

Presque immédiatement après la découverte des rayons X en 1895 par le physicien allemand W.C. Röntgen (1845-1923), la radiographie a été envisagée comme un outil potentiel dans l'étude des vertébrés fossiles (Gorjanović-Kramberger, 1902, 1906). Plus récemment, la résolution spatiale (de l'ordre de quelques dizaines de microns ; Mazurier, 2006), la production d'un voxel isotropique (*i.e.*, résolution équivalente dans les trois plans de l'espace), l'épaisseur de coupe et la qualité des images garantis par les systèmes microtomographiques (Flannery *et al.*, 1987 ; Davis et Wong, 1996 ; Mees *et al.*, 2003 ; Stock, 2009) ont ouvert de nouvelles potentialités dans l'analyse non invasive et non destructive précise des détails morphologiques externes et internes des spécimens fossiles (Mazurier *et al.*, 2006) pour lesquelles les premières applications remontent seulement à 2004 (Macchiarelli *et al.*, 2004 ; Rossi *et al.*, 2004). Ainsi, depuis quelques années, et malgré les différentes contraintes de son utilisation (à la fois pour l'acquisition par le coût des analyses, les temps d'acquisition importants, l'accès limité, mais également pour le post-traitement avec la quantité de données élevée des images), un nombre en continuelle augmentation d'études a recours à la microtomographie à rayons X comme outil analytique puissant capable de fournir de manière non invasive des séries d'images à haute résolution des structures cranio-dentaires internes du matériel paléanthropologique qui peuvent être analysées et comparées.

Il existe différents types de microtomographes, ayant tous en commun l'utilisation basique d'un tube à rayons X micro-foyer et d'un détecteur mais pouvant différer par leur géométrie d'acquisition (Mazurier, 2006). Par rapport à la tomographie conventionnelle, pour certains équipements microtomographiques de générations récentes (comme c'est le cas pour les appareillages utilisés dans ce travail de thèse), le spécimen placé sur un plateau tourne sur lui-même en décrivant une rotation de 180° ou 360° ; la source de rayons X et le détecteur restant immobiles. Cette configuration permet, en plus de limiter les vibrations durant l'acquisition et de conférer une plus grande stabilité au système, d'assurer une meilleure résolution.

Le matériel de comparaison issu des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) à Paris a été détaillé en 2014 par le système v|tome|x 240 L de la société GE Sensing & Inspection Technologies Phoenix X|ray du plateau technique AST-RX (MNHN) qui dispose de deux tubes interchangeables (tube RX microfoyer 240kV et tube RX nanofoyer 180 kV) et d'un détecteur d'une surface active de 400 x 400 mm (<http://www.ums2700.mnhn.fr/>) (Fig. 3.5.). Les pièces empruntées au Musée royal de l'Afrique centrale à Tervuren ont été numérisées au Centre Inter-universitaire de Recherche et d'Ingénierie des Matériaux (UMR 5085 CNRS) à l'Université de Toulouse (équipement

FERMaT) en 2014 et 2015 avec le microtomographe GE/Phoenix Nanotom 180 qui utilise un tube RX de 180 kV et un détecteur de 2300 x 2300 pixels (<http://www.federation-fermat.fr/>) (Fig. 3.5.). Le matériel fossile des collections du *Distong National Museum of Natural History* à Pretoria a été détaillé au centre de tomographie *South African Nuclear Energy Corporation* (Necsa) avec l'appareil Nikon XTH 225 ST dont le tube RX est associé à une capacité de 225 kV et le détecteur dispose d'une surface de 400 x 400 mm (<http://www.necsa.co.za/>) (Fig. 3.6.) (Hoffman et de Beer, 2012). Les spécimens fossiles issus des collections de l'*University of the Witwatersrand* ont été numérisés au *Palaeosciences Centre* en 2013 par le microtomographe Nikon Metrology XTH 225/320 LC équipé de deux tubes dont la source peut générer une énergie de 225 kV et 320 kV (<http://www.wits.ac.za/>) (Fig. 3.6.). Les paramètres d'acquisitions pour chacun des spécimens scannés dans le cadre de cette étude sont résumés dans le Tableau Annexe 8.3. pour l'échantillon moderne et le Tableau Annexe 8.4. pour l'échantillon fossile. Pour chacun des spécimens, le volume final d'images a été reconstruit à l'aide du logiciel VG Studio Max (Volume Graphics) et enregistré au format 16 bits .vol ou 8 bits .tiff (voir section 3.2.2).



Fig. 3.5. Les équipements microtomographiques disponibles sur le plateau technique AST-RX au Muséum national d'Histoire naturelle (Paris) (à gauche) et au laboratoire CIRIMAT (Toulouse) (à droite).



Fig. 3.6. Les équipements microtomographiques disponibles à Necsa (Pretoria) (à gauche) et au Palaeosciences Centre (Johannesburg) (à droite).

Nous avons également inclus dans ce travail de thèse des examens de spécimens actuels qui proviennent d'un registre microtomographique numérisé dans le cadre d'études antérieures (courtoisie Pr J. Braga) (Braga *et al.*, 2015). L'acquisition de cet échantillon complémentaire s'est déroulée à l'Institut de Médecine et de Physiologie Spatiales (MEDES) à Toulouse avec le scanner périphérique XtremeCT (<http://www.medes.fr/>) et dans le centre SEMATEC métrologie de Oyonnax avec l'appareil OPTIV CT 160 (<http://www.sematec-metrologie.com/>). À cet échantillon nous avons également ajouté des images microtomographiques acquises par le système GE Phoenix v|tome|x s240 disponible au Microscopy and Imaging Facility (MIF) de l'*American Museum of Natural History* à New York (courtoisie Pr E. Delson) (<http://www.amnh.org/>). La résolution spatiale de chacun des spécimens est indiquée dans le Tableau Annexe 8.3.

Le spécimen fossile Éthiopien SIM III-13-1 a été détaillé par microtomographie à rayons-X au *Wudassie Diagnostic Centre of Addis Ababa* en Novembre 2013 (Beaudet *et al.*, 2015a). Les acquisitions ont été réalisées avec l'équipement Philips Brilliance 16 avec une source de 140 kV et 100 μ A et un temps d'exposition de 1.76 s par projection. Le volume final a été reconstruit avec une taille de voxel de 130x130x300 μ m.

Acquisitions par tomographie à faisceau conique (CBCT)

La tomographie à faisceau conique (CBCT) se distingue de la radiographie conventionnelle par un faisceau ouvert et conique qui permet de balayer en une seule révolution l'ensemble de l'objet à radiographier (Scarfe *et al.*, 2006). Le tube à rayons X et l'aire de détection sont solidaires et alignés, ils réalisent autour de l'objet une rotation qui peut être complète (180° à 360°) et qui permet d'acquérir des données numériques dans les différents plans de l'espace. Le faisceau ouvert conique effectue une seule rotation autour de l'objet et, à chaque étape, l'émission de rayons X est recueillie sur un détecteur plan selon une image. Une fois la rotation accomplie, les données numériques sont traitées par des algorithmes de reconstruction volumique qui génèrent des coupes axiales, panoramiques ainsi que verticales et transversales (Scarfe *et al.*, 2006 ; Maret, 2010).

La tomographie à faisceau conique, particulièrement utilisée en imagerie odontologique (Maret, 2010), a été employée dans la partie de notre analyse qui concerne spécifiquement l'extraction virtuelle des endocrânes actuels. En effet, la taille des objets détaillés par microtomographie à haute résolution est fortement limitée par les dimensions du détecteur sur lequel s'enregistrent les projections. Dans notre étude, lorsque la taille du crâne

complet ne pouvait pas être totalement couverte par le détecteur, nous avons utilisé l'équipement de tomographie à faisceau conique Kodak 9500 disponible à la Faculté de Chirurgie Dentaire de Toulouse. Les spécimens mentionnés dans le Tableau Annexe 8.3. ont été numérisés par ce procédé en 2014 et 2015 avec une résolution spatiale de 200 μm .

Acquisitions par microtomographie neutronique (n- μCT)

Par opposition aux rayons X, où les contrastes d'atténuation dépendent du nombre d'électrons associé aux atomes de la structure moléculaire et donc de leur position dans le système périodique, les neutrons non chargés interagissent directement avec le noyau atomique, délivrant un contraste qui dépend de la structure interne du noyau variant fortement entre des éléments voisins, et même parfois entre les isotopes d'un même élément (Kardjilov *et al.*, 2003 ; Winkler *et al.*, 2006 ; Tremsin *et al.*, 2014). Ainsi, les faisceaux neutroniques produisent un contraste très différent des rayons X et distinguent parfois des matériaux que la microtomographie classique échoue à discriminer (Sutton, 2008).

La microtomographie neutronique est encore peu exploitée en paléontologie des vertébrés (Schwarz *et al.*, 2005 ; Sutton, 2008 ; Grellet-Tinner *et al.*, 2011) et en paléontologie humaine (Zanolli *et al.*, 2013). La radioactivité induite pour le matériel exposé aux faisceaux, quoique modérée et de courte durée, représente une contrainte non négligeable mais qui peut être anticipée concrètement par un test rapide de radiographie neutronique qui active certains éléments pour quelques minutes et permet de déterminer le niveau de radioactivité qui résulterait d'une acquisition microtomographique complète.

Le spécimen fossile STS 1039 a été détaillé par microtomographie neutronique en 2014 par Burkhard Schillinger, Vladimira Vodopivec et Frikkie de Beer sur la plateforme d'imagerie neutronique ANTARES et en utilisant la ligne SR4a du *Heinz Maier-Leibnitz Center* (réacteur FRM II) de la *Technische Universität München*, en Allemagne, avec une résolution spatiale de 75 μm (Beaudet *et al.*, 2015b). L'énergie libérée par la source froide du réacteur est comprise entre 3 et 20 meV et une intensité de 6.4×10^7 n/cm²s (<http://www.mlz-garching.de/>).

3.2.2. Segmentation et reconstructions virtuelles

Prétraitement des images

Le registre virtuel de cette étude a subi un certain nombre de prétraitements spécifiques afin de corriger et améliorer le signal enregistré et d'optimiser le temps (informatique et humain) consacré aux analyses. Les images microtomographiques, générées en format 16 bits .vol lors des acquisitions (valeurs de gris s'échelonnant entre 0 et $2^{16}-1$), sont transformées en 8 bits .tiff (2^8 niveaux de gris) en utilisant un programme créé sous MATLAB R2013a v8.1 (The MathWorks Inc.) (programme réalisé par J. Dumoncel). En plus de réduire la taille des données à manipuler, l'opération permet de cibler un intervalle plus réduit dans les valeurs de gris et de réduire ainsi les effets des artefacts potentiels (*e.g.*, artefact induit par la présence d'un élément métallique dans les objets scannés) tout en améliorant les contrastes entre les différents matériaux.

Dans le cas des spécimens fossiles, les processus taphonomiques modifient parfois les propriétés physiques des matériaux biologiques de manière significative et altèrent le signal enregistré par les acquisitions microtomographiques. De ce fait, l'identification et la discrimination des matériaux peuvent s'avérer incertaines. Afin de pallier ce problème, nous avons appliqué, dans certains cas, différents filtres disponibles sur le logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) dans le but de rehausser la qualité des images (modules « Anisotropic Diffusions », « Median Filter », « Gaussian Filter ») et d'accentuer les contours, ce qui facilite la détection des changements de contrastes (modules « Edge-Preserving Smoothing » et « Sobel Filter ») (Toennies, 2012).

L'extraction virtuelle des endocrânes nécessitant la surface du crâne complet, nous avons été amenés à décomposer la numérisation d'un certain nombre de spécimens fossiles et actuels en plusieurs acquisitions microtomographiques lorsque la taille du détecteur n'était pas adaptée pour détailler l'ensemble du spécimen en une seule manipulation (cf. Tableau Annexe 8.3. et Tableau Annexe 8.4.). Dans ce cas, les acquisitions sont réalisées à la suite en translatant le spécimen selon l'axe z et en s'assurant que les piles d'images successives partagent entre elles une zone de recouvrement. Les séries d'images obtenues sont ensuite transformées en 8 bits .tiff et les surfaces 3D sont générées sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) (module « Isosurface »). À partir des modèles virtuels, les différentes parties du crâne sont tout d'abord manuellement remplacées entre elles (module « Transform Editor »). Les zones de recouvrement sont extraites (module « Extract Subvolume ») et un

recalage est réalisé entre ces sous-volumes (module « Register Images » avec l'option « Normalized Mutual Information »), permettant d'ajuster automatiquement le premier alignement manuel. La transformation géométrique opérée sur ces volumes est copiée et répétée sur l'ensemble des images via le module « Transform Editor ». Les différentes piles d'images réalignées sont alors rééchantillonnées selon leur nouvelle orientation (module « Resample Transformed Image ») et enregistrées en .tiff. Enfin, les images correspondant à la zone de recouvrement, identiques, sont supprimées dans l'une des deux piles d'images pour ne garder qu'un exemplaire. La série d'images obtenue correspond alors au spécimen complet, sans décalage ni lacune entre les différentes séries. Dans le cas où la taille du spécimen nécessitait le recours au CBCT pour compléter les images microtomographiques (Tableau Annexe 8.3.), les séries d'images ont été fusionnées en conservant la totalité des acquisitions microtomographiques et en ne gardant de la série issue du tomographe à faisceau conique que la partie du crâne manquante sur les coupes à haute résolution (*i.e.*, la partie frontale de l'endocrâne).

Segmentation

Une fois les images prétraitées, elles sont chargées dans le logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) pour procéder à l'étape de segmentation. Cette étape préliminaire à l'analyse des volumes 3D reconstruits consiste à discriminer les différents matériaux traversés par les rayons X pendant les acquisitions afin d'isoler virtuellement la structure d'intérêt (Toennies, 2012). Dans notre cas, nous cherchons à distinguer les différents tissus dentaires (émail, dentine, pulpe), à isoler l'oreille interne (canaux semi-circulaires, cochlée, vestibule) des autres structures anatomiques présentes dans l'os temporal et à extraire l'endocrâne en différenciant l'os de l'espace vide intracrânien (ou du sédiment dans le cas de remplissage).

Dans cette étude nous avons orienté nos efforts sur des outils qui minimisent autant que possible l'intervention de l'observateur et permettent d'optimiser l'automatisation du processus de segmentation ; néanmoins, quelque soit la méthode, des corrections manuelles sont fréquemment apportées avant de reconstruire l'objet final. La première méthode semi-automatique employée, appliquée sur le matériel dentaire et les labyrinthes osseux des spécimens fossiles et actuels, ainsi que pour l'extraction des endocrânes fossiles, repose sur le principe de « ligne de partage des eaux » dont l'algorithme est implémenté dans Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) (module « Watershed »). Développée en traitement d'images, cette méthode, dans notre cas, nécessite au préalable la création de « marqueurs »

sur quelques images identifiant grossièrement l'emplacement des différents matériaux à discriminer ainsi qu'une transformation de la pile d'images associant les ruptures dans la distribution des niveaux de gris (changement de contrastes) à une limite (on parle alors de gradient) (Fig. 3.7.). Les marqueurs initiaux constituent des points de départ à un processus de diffusion (inondation) qui se poursuit dans la pile d'images jusqu'à la détection des limites reconnues dans le gradient (Meyer et Beucher, 1990 ; Roerdink et Meijster, 2001).

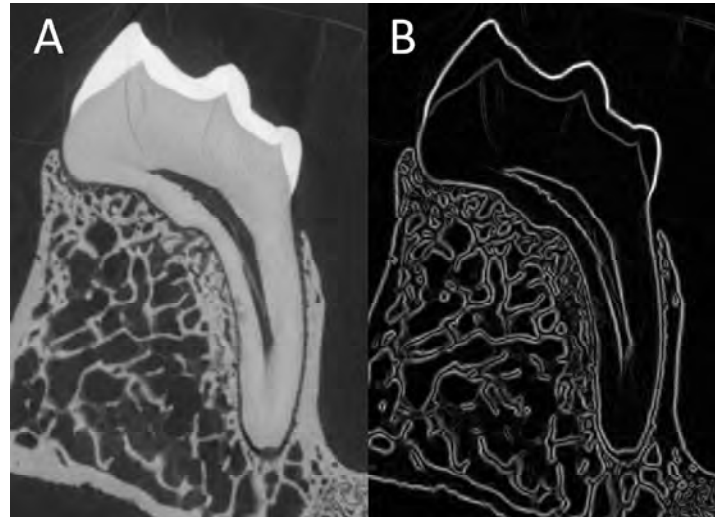


Fig. 3.7. Exemple d'une coupe (A) convertie en gradient (B).

La seconde méthode de segmentation utilisée dans cette étude a été spécifiquement développée pour l'extraction virtuelle automatique des endocrânes et est fournie par le logiciel Endex (Subsol *et al.*, 2010 ; <http://liris.cnrs.fr/gilles.gesquiere/wiki/doku.php?id=endex>). Une sphère représentée par un simple maillage est placée dans l'espace intracrânien et se déforme dans les trois dimensions jusqu'à atteindre les parties osseuses. Plus spécifiquement, nous réalisons une première étape qui consiste à segmenter l'ensemble de l'os du crâne sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.). À partir de cette segmentation, la surface du crâne est générée sans lissage et enregistrée en format .obj (Fig. 3.8.A). Le maillage de la surface est ensuite importé sous Endex et converti en nuage de points. La sphère est alors introduite à l'intérieur du nuage de points et positionnée au centre de l'espace intracrânien (Fig. 3.8.B). Elle subit par la suite plusieurs phases d'expansion afin de s'approcher au plus près de la surface interne de l'os. Une fois le développement de la sphère achevé (Fig. 3.8.C), le maillage est exporté en format .obj et converti en format .ply par le logiciel de traitement de maillages 3D MeshLab v1.3.2. (Visual Computing Lab-ISTI) (Fig. 3.8.D). La dernière étape consiste à affiner la segmentation automatique en convertissant la surface de l'endocrâne en coupes 2D sous Avizo v8.0. (Visualization Sciences Group Inc.)

(module « Scan Surface To Volume ») (Fig. 3.8.E). Ces coupes sont alors fusionnées avec celles de la segmentation de l'os (module « Arithmetic »), ce qui permet dans un premier temps de corriger les zones où la segmentation automatique a traversé des régions normalement closes (possible lorsque la structure de l'os est relativement fine). Dans un second temps, la segmentation automatique est sélectionnée pour être augmentée d'environ un ou deux pixels sur son ensemble ; ainsi les éventuels espaces non remplis car inaccessibles par la sphère sont recouverts et attribués au matériau représentant l'endocrâne.

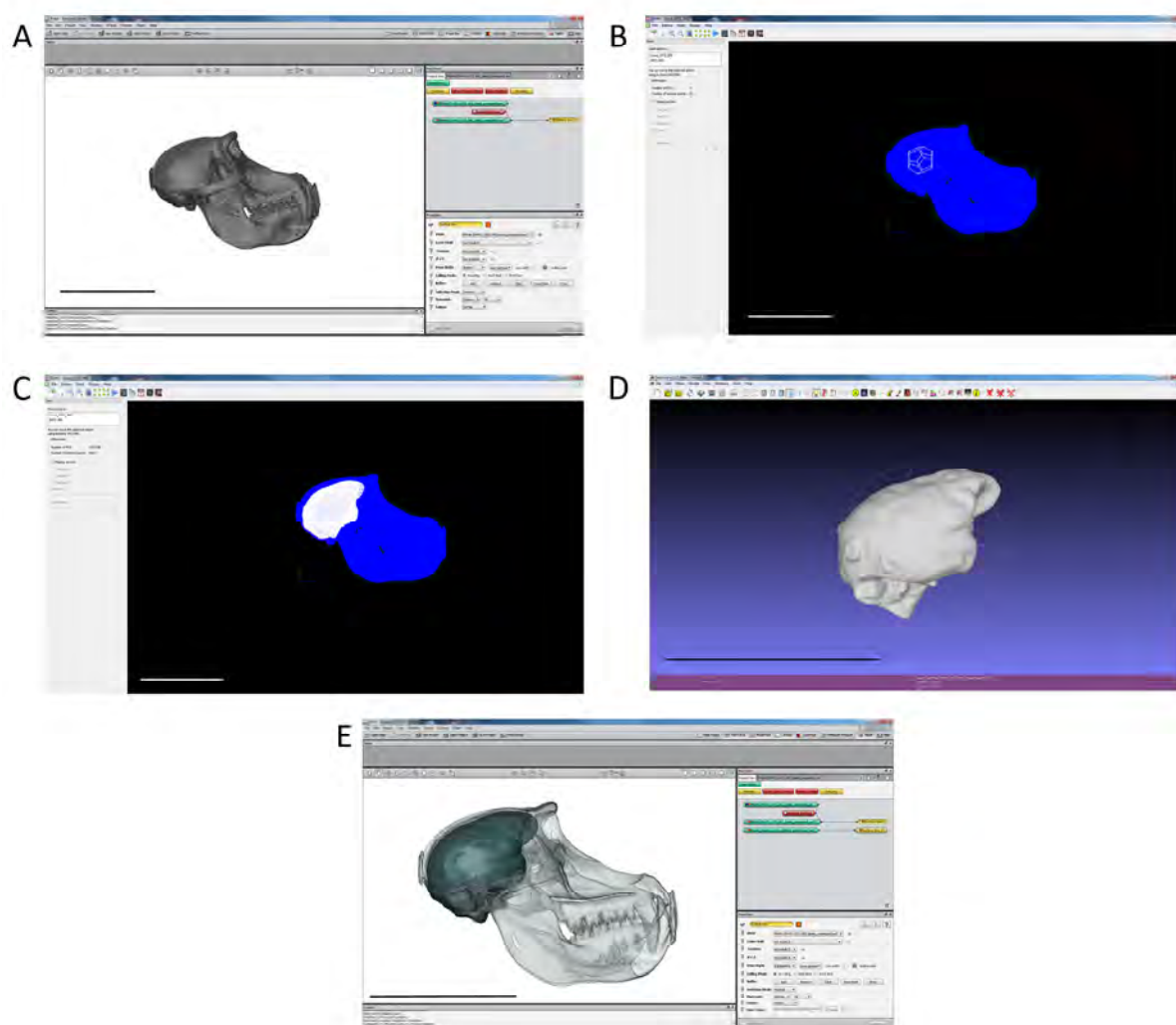


Fig. 3.8. Les différentes étapes de la segmentation automatique d'un endocrâne de *Theropithecus gelada* sous Endex. Échelles : 10 cm.

Les reconstructions virtuelles des différents objets d'études (*i.e.*, tissus dentaires, oreille interne, endocrâne) sont réalisées à partir des segmentations et par le module « Generate Surface » de Avizo v8.0. Dans le cas des études morphométriques, les surfaces sont générées en utilisant le paramètre de lissage « Constrained Smoothing » avec une valeur

de 3 et en utilisant l'option « Compactify », qui est un bon compromis en éliminant le bruit lié à la segmentation sans perdre d'informations sur les variations structurales. En revanche, lorsque les objets sont soumis à des mesures de surfaces et de volumes, nous avons généré des surfaces sans lissage dans la mesure où cette opération altère le nombre de pixels contenu dans l'objet et, par conséquent, est susceptible de biaiser les estimations (Zanolli, 2011).

L'ensemble des manipulations décrites dans la section 3.2.2. a été effectué sur une station de travail de 32 Go de RAM équipée d'un processeur Intel Xeon E5-1620 de fréquence 3.6GHz. Les corrections manuelles des segmentations ont été réalisées en utilisant une tablette graphique WACOM CINTIQ.

3.2.3. Cas particuliers de reconstruction virtuelle

Les reconstructions virtuelles des endocrânes sont réalisées à partir de l'empreinte imprimée sur la surface interne du neurocrâne ou bien par l'intermédiaire des moulages naturels formés pendant le processus de fossilisation lorsque les sédiments comblent l'espace intracrânien. Les méthodes classiques de segmentation (semi-automatiques et manuelles) ont été appliquées pour distinguer l'os des sédiments comblant le neurocrâne (ou bien du vide en l'absence de sédiments). Dans la plupart des cas, l'intervention de la segmentation manuelle est nécessaire, plus fréquemment pour la base du crâne où la finesse des structures implique une vigilance particulière.

La modélisation de l'endocrâne à partir des restes crâniens nécessite dans certains cas la correction des dommages occasionnés par les processus taphonomiques pour éliminer toute altération potentielle du signal taxonomique/phylogénétique (Zollikofer, 2002). Même si de telles corrections reposent sur des postulats forts, comme par exemple le degré de symétrie du crâne ou bien les propriétés physiques des matériaux, les biais introduits par l'intervention de l'opérateur sont préférables aux défauts de mesures associés à la distorsion des données brutes (*e.g.*, données manquantes) (Gunz *et al.*, 2009). Dans notre échantillon, nous avons apporté des corrections au neurocrâne ou à la surface de l'endocrâne extraite selon trois cas de figure : (i) la détection de lacunes dans le matériel osseux, (ii) la présence de fissures dont l'extension modérée permet d'envisager une reconstruction fiable, (iii) la nécessité de réassembler les pièces fragmentaires du neurocrâne recollés physiquement de façon approximative. L'impact de ces corrections sur nos mesures sera discuté dans nos résultats.

Les lacunes dans le neurocrâne ont été comblées automatiquement en respectant au mieux la morphologie globale du crâne. Après avoir découpé et nettoyé les rebords de ces

lacunes sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.), nous avons importé la surface sous le logiciel de modélisation 3D Rhinoceros v5.0 (R. McNeel & Associates) et comblé automatiquement l'ouverture (Benazzi *et al.*, 2011a). La fermeture proposée par ce logiciel permet la création d'un maillage pour lequel il est possible de régler les paramètres de rigidité et du nombre de mailles tout en prenant en compte la direction (par les tangentes) des rebords de l'ouverture afin d'assurer une continuité avec la surface attenante (Fig. 3.9.).

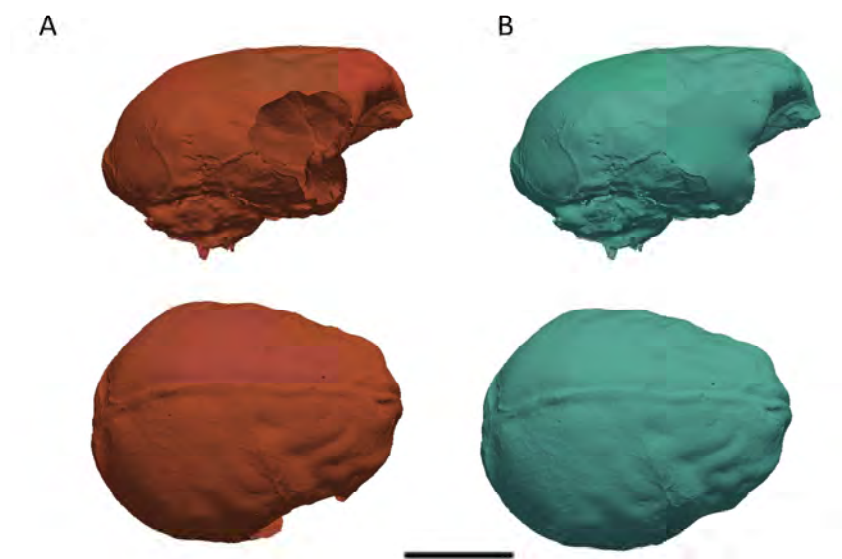


Fig. 3.9. Reconstruction de l'endocrâne du spécimen fossile MP 224 représenté en vue latérale droite (en haut) et supérieure (en bas) avant (A) et après (B) avoir corrigé la destruction partielle de l'hémisphère droit. Échelle : 3 cm.

Dans la perspective d'une comparaison directe de la morphologie endocrânienne entre les spécimens, nous avons réalisé un miroir de l'hémisphère droit pour reconstituer l'hémisphère gauche fortement affecté par les processus taphonomiques pour un des spécimens de l'échantillon (STS 564) (Gunz *et al.*, 2009) (Fig. 3.10.). Cette reconstruction limite les inférences sur les asymétries cérébrales mais permet de considérer l'endocrâne dans son ensemble.

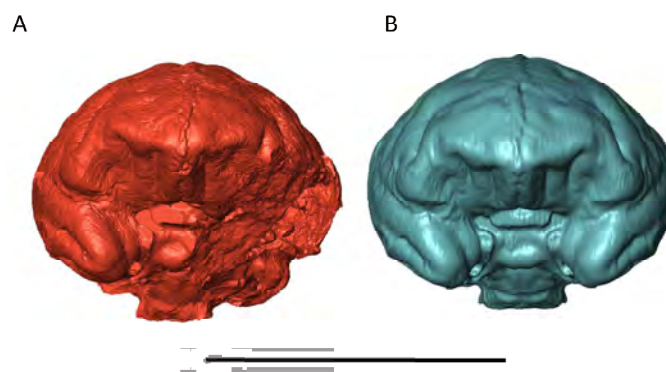


Fig. 3.10. Reconstruction de l'endocrâne du spécimen fossile STS 564 représenté en vue antérieure. Échelle : 7 cm.

En plus des lacunes dans le matériel osseux, certains spécimens sont également affectés par des fissures qui ont entraîné le mouvement relatif des deux volumes séparés, ce qui était notamment le cas pour l'endocrâne extrait du spécimen TP 8. La fissure s'étend du pôle frontal (au niveau de la scissure inter-hémisphérique) et parcourt la région pariétale en décrivant une courbe jusqu'au contact entre le lobe temporal et le lobe occipital (près du sillon occipital inférieur) et crée un décalage de l'ordre du demi-millimètre sans perte de matériel. Nous avons donc segmenté chacun des deux blocs et généré deux surfaces indépendantes que nous avons pu déplacer et mettre en contact avant de fusionner l'ensemble. Par cette opération, nous obtenons un endocrâne complet (Fig. 3.11.).

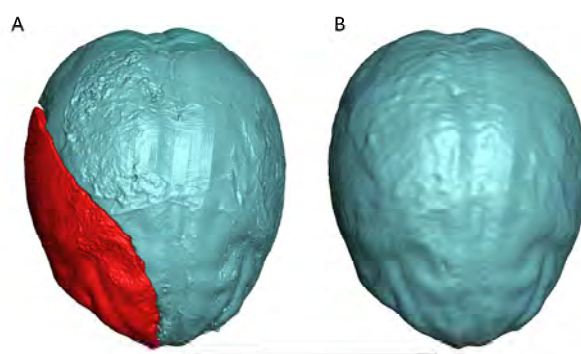


Fig. 3.11. Reconstruction de l'endocrâne en vue supérieure du spécimen fossile TP 7 avant (A) et après (B) la correction de la zone fracturée. Échelle : 6 cm.

Le neurocrâne original du spécimen SK 554 est constitué de divers fragments recollés (Szalay et Delson, 1979). À travers l'exploration virtuellement du crâne, les zones de contact entre les fragments apparaissent disjointes et incertaines pour une reconstruction de l'endocrâne. Étant donné la valeur de ce spécimen, qui constitue le représentant le plus complet de *Dinopithecus ingens* de notre échantillon (et également parmi les mieux préservés

de l'hypodigme de l'espèce), nous avons segmenté les fragments dont l'emplacement était discutable avant de les ajuster virtuelle au reste du crâne et d'extraire l'endocrâne (Fig. 3.12.).

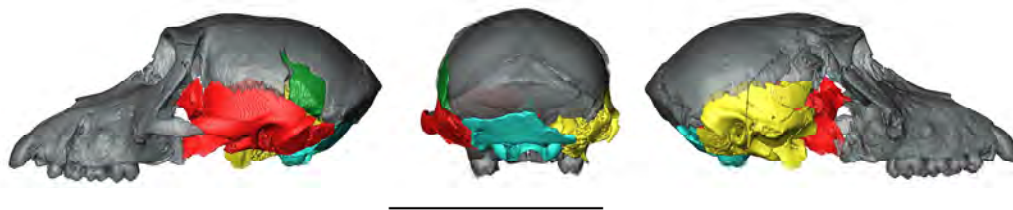


Fig. 3.12. Reconstruction du spécimen SK 554 par segmentation des fragments à repositionner sur l'ensemble du neurocrâne. Échelle : 10 cm.

3.3. Analyses morphométriques

Les outils d'analyses morphométriques sont propices à l'identification et la compréhension des phénomènes biologiques, comme par exemple les phénomènes de radiations adaptatives (Claude *et al.*, 2003, 2004). En particulier, étant donné la pertinence des informations délivrées par la caractérisation de la morphologie de l'oreille interne et de la jonction émail-dentine et de l'endocrâne pour argumenter les problématiques taxinomiques et phylogénétiques posés par les assemblages de primates fossiles (*e.g.*, Macchiarelli *et al.*, 2009, 2013 ; Braga *et al.*, 2010 ; Lebrun *et al.*, 2010 ; Zanolli *et al.*, 2010, 2012, 2014 ; Zanolli et Mazurier, 2013 ; Gunz *et al.*, 2012 ; Bruner, 2014 ; Neubauer, 2014 ; Zanolli, 2015), nous avons dédié une partie de notre analyse à la description de ces structures dans notre échantillon fossile. Dans cette section nous présentons les méthodes mises en place pour détecter les variations dans la morphologie des structures internes entre les taxons et quantifier comparativement la variabilité dans le registre fossile afin de proposer des patrons spécifiques pour les groupes analysés. Nous avons expérimenté les techniques de morphométrie géométrique « classique » (analyses Procruste), basées sur la pose de points repères, mais également une méthode basée sur la déformation globale des surfaces (modèles déformables).

3.3.1. Morphométrie géométrique

Afin de comparer objectivement la morphologie des labyrinthes osseux de notre échantillon, nous avons eu recours à l'analyse procrustéenne, ou méthode de superposition Procruste,

basée sur la détermination de coordonnées cartésiennes d'une série de points repères modélisant les surfaces à comparer (Bookstein, 1991 ; Claude, 2008). Après standardisation de la position, de l'orientation et de la taille globale de la configuration de chacune des séries, une conformation moyenne consensuelle est calculée, prenant en compte l'ensemble des individus de l'échantillon. Les écarts des coordonnées de chaque spécimen par rapport aux coordonnées de la forme moyenne (résidus) sont extraits et analysés statistiquement pour connaître la variation des conformations dans l'échantillon. Nous avons également appliqué la méthode de points repères à une partie de notre registre d'interfaces émail-dentine (troisièmes molaires supérieures).

Ici nous réservons le terme « points repères » pour désigner les points correspondant à des références anatomiques précises (*type 1 landmarks* selon Bookstein, 1991) et le terme de « points » seul pour désigner les points dont la localisation est définie en fonction de la position des autres points de la série dans laquelle ils s'intègrent (*semilandmarks* selon la définition de Bookstein, 1997).

Le labyrinthe osseux

Le labyrinthe osseux est représenté dans notre analyse par 104 points distribués en 5 séries (Fig. 3.13.). Nous avons développé notre protocole sur les exemples publiés par Lebrun *et al.* (2010), Gunz *et al.* (2012) et Braga *et al.* (2013, 2015). Suivant l'étude de Gunz *et al.* (2012) et sachant que les différences intra-individuelles observées dans la conformation du labyrinthe sont inférieures à la variation inter-individuelle (Speer, 1993), nous avons analysé systématiquement le labyrinthe osseux droit. Dans les cas où le labyrinthe droit n'est pas représenté ou endommagé, ce qui peut se rencontrer fréquemment dans le registre fossile, nous avons appliqué un miroir du labyrinthe gauche pour être intégré directement dans l'échantillon (Gunz *et al.*, 2012). Chaque série de points est déterminée par un point repère de départ et un point repère d'arrivée posés selon des références anatomiques précises localisées à l'aide des coupes 2D (Fig. 3.14.). À partir de ces points repères, un certain nombre de points est disposé à intervalle régulier selon le protocole décrit dans le paragraphe suivant. Une série de 40 points est placée le long de la circonférence externe de la cochlée, de l'apex (cupule) [1] jusqu'au point marquant l'origine du tour basal [2] à la jonction entre la partie cochléaire et le vestibule, au niveau de la marge inférieure de la fenêtre ronde, selon le modèle défini par Braga *et al.* (2015). Un total de 4 points est disposé le long de la croix commune, à partir du point le plus externe sur la dernière coupe parallèle au canal semi-circulaire latéral qui relie la

croix commune et le vestibule [3] jusqu'à la l'intersection des canaux semi-circulaires antérieur et postérieur [4]. Un ensemble de 20 points est disposé le long de la circonférence externe de chacun des canaux semi-circulaires. Les canaux semi-circulaires antérieur (ASC) et postérieur (PSC) partagent un même point de départ [4] situé à l'intersection avec la croix commune. Les deux séries de points s'achèvent à la base de l'ampoule respective, selon le dernier plan où l'ampoule est encore reliée au vestibule [5 et 6]. Le canal semi-circulaire latéral (LSC) est défini par un premier point repère au niveau de la jonction avec le vestibule [7], repéré par le plan parallèle au canal semi-circulaire antérieur où le canal est complètement isolé du vestibule, puis par un point repère final à la base de l'ampoule selon un plan parallèle au canal semi-circulaire antérieur où l'ampoule est isolée du vestibule [8].

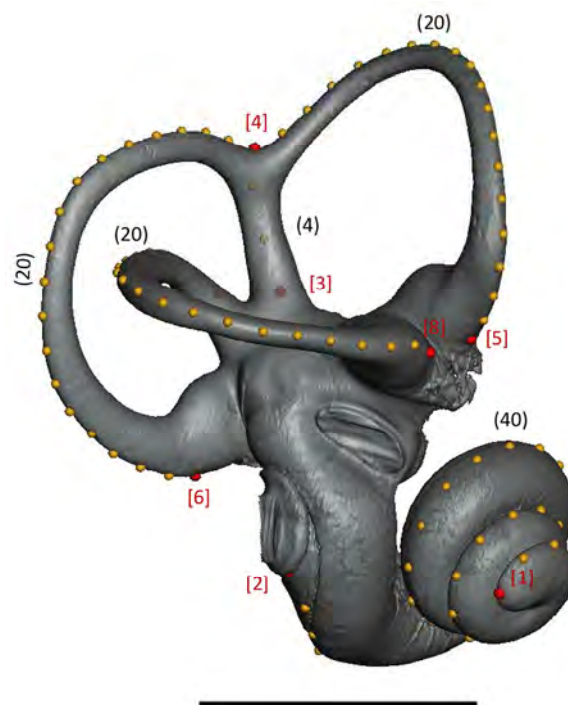


Fig. 3.13. Les 104 points disposés sur la surface externe du labyrinthe osseux de *Papio cynocephalus*. Les points repères délimitant les séries de points sont signalés en rouge. Se reporter au texte pour la signification des numéros. Échelle : 5 mm.

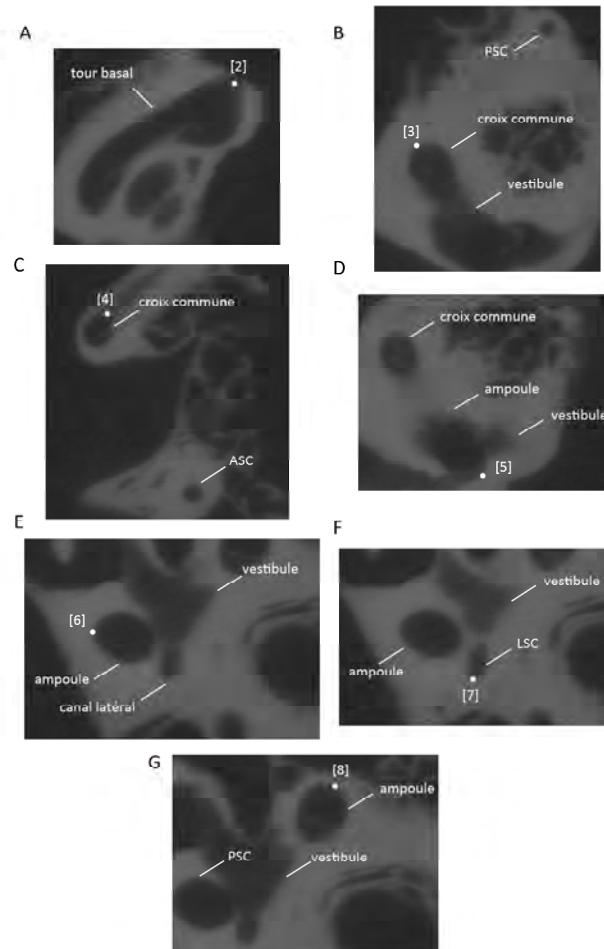


Fig. 3.14. Les points repères de la cochlée (A), de la croix commune (B et C), du canal semi-circulaire antérieur (D), du canal semi-circulaire postérieur (E) et du canal semi-circulaire latéral (F et G). Se reporter au texte pour la signification des numéros.

Les points repères sont tout d'abord posés avec l'outil « Landmarks » du logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) sur les surfaces générées à partir de la segmentation. Deux sections parallèles au canal semi-circulaire antérieur et latéral réalisées à partir de la pile d'images sont utilisées pour explorer les structures internes comme décrit précédemment. Pour cela, nous avons isolé les deux canaux semi-circulaires de la surface avec l'outil « Surface Editor » du logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) et déterminé les plans moyens de chacun d'eux avec l'option « Points To Fit » de l'outil « Slice ». Une fois les points repères disposés, nous avons créé 5 courbes en posant des séries de points entre les points repères avec le module « B-Spline » en indiquant un échantillon de 1000 points en mode « Approximation », qui permet d'approcher au mieux la surface. Les courbes sont enregistrées en format ASCII et importées sous le logiciel R 3.2.1 (R Development Core Team, 2015) afin de générer les points à intervalle régulier selon le nombre fixé (20 points pour les canaux semi-circulaires, 4 pour la croix commune et 40 pour

la cochlée) et d'en extraire les coordonnées (script créé par J. Dumoncel). Les coordonnées extraites pour chaque individu subissent une mise à l'échelle, puis des opérations de translation et de rotation afin de construire une conformation moyenne pour l'analyse Procruste. Les écarts des coordonnées par rapport aux coordonnées du consensus (résidus) sont calculés pour chaque individu. Le découpage des 104 points en 5 courbes distinctes permet d'analyser l'ensemble de la morphologie du labyrinthe et de tester également chacune des structures entre elles.

L'interface émail-dentine

Avec le développement des méthodes d'imagerie non invasive, l'utilisation des points repères pour caractériser les variations structurales internes dentaires s'est largement démocratisée en paléanthropologie (*e.g.*, Skinner *et al.*, 2008b, 2009 ; Skinner et Gunz, 2010 ; Braga *et al.*, 2010 ; Zanolli *et al.*, 2012, 2014 ; Zanolli, 2015). Étant donné le caractère discriminant de la morphologie de l'interface émail-dentine dans ces études, nous avons adapté une analyse procrustéenne sur notre échantillon de troisièmes molaires supérieures. Comme précisé plus haut, notre étude s'est orientée préférentiellement sur les troisièmes molaires, dont l'usure est moins importante que les autres éléments de la denture postcanine. Pour être directement comparable, toutes les dents ont été traitées comme des droites, en appliquant une symétrie dans le cas des dents gauches. Suivant la même méthodologie que celle développée pour le labyrinthe osseux, nous avons tout d'abord placé 4 points repères sur la surface de l'interface émail-dentine isolée au sommet des quatre cuspidés (protocone, hypocone, metacone, paracone) à l'aide de l'outil « Landmarks » du logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.). À partir de ces points repères, nous avons créé 6 courbes en posant des séries de points entre les points repères avec le module « B-Spline » en indiquant un échantillon de 1000 points en mode « Approximation ». Ces courbes représentent les crêtes distale, buccale, mésiale, linguale, ainsi que les deux crêtes transverses (Fig. 3.15.). Les courbes enregistrées en format ASCII sont importées sous le logiciel R 3.2.1 (R Development Core Team, 2015) afin de générer, pour chacune des 6 courbes, une série de points à intervalles réguliers (20 points pour les crêtes linguale, buccale et transverse et 30 points pour les crêtes médiale et distale).

En plus d'obtenir les coordonnées cartésiennes des points utilisés, le script réalisé dans le logiciel R 3.2.1 (R Development Core Team, 2015) pour traiter les points repères nous permet également d'obtenir la série de points en format lisible sous Avizo v8.0 (Visualization

Sciences Group Inc.). La visualisation de chacune des séries de points est nécessaire pour repérer les points dont l'emplacement est affecté par l'usure apicale dans notre échantillon. Par cet intermédiaire, nous pouvons décider de ne retenir que les points posés sur des zones non usées communes à l'ensemble des spécimens (*i.e.*, excluant le sommet des cuspides) et utiliser ainsi l'échantillon total. Nous avons composé un échantillon pour lequel nous avons exclus pour tous les spécimens les points compris dans les régions usées correspondant au stade 9C dans le système de score développé par Delson (1973). Nous avons également constitué un échantillon regroupant seulement les dents non usées, plus réduit, permettant de tester l'impact de l'information contenue dans le sommet des cuspides sur l'identification des similarités morphologiques. L'analyse Procruste est ensuite réalisée pour les deux jeux de données.

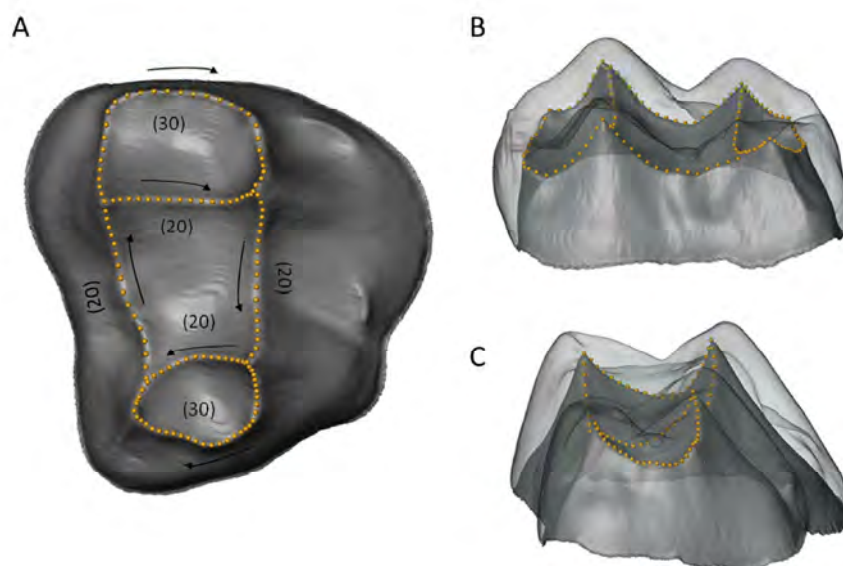


Fig. 3.15. Les 140 points disposés sur la surface de la jonction émail-dentine de la troisième molaire supérieure droite de *Papio anubis* en vue occlusale (A), buccale (B) et distale (C). L'émail est affiché en semi-transparence pour les vues buccale (B) et distale (C).

3.3.2. Modèles déformables

Dans ce projet de recherche nous avons appliqué et participé au développement, au travers différents tests de mise en pratique, d'une approche morphométrique innovante basée sur le principe des modèles déformables. Nous insisterons sur la potentialité de son application pour des problématiques de paléobiologie après une brève description des principes sans nous attarder sur les modèles mathématiques sous-jacents, explicités dans des travaux de référence (Miller *et al.*, 1993 ; Trouvé, 1998 ; Grenander and Miller, 1998 ; Durrleman, 2010, 2014).

Cadre théorique

Le processus de difféomorphisme, qui se traduit par une déformation d'un objet vers un autre dans un espace 3D lisse, inversible et qui comporte une inversibilité lisse, constitue un outil mathématique intéressant pour la modélisation des variations morphologiques dans les structures anatomiques (Glaunès et Joshi, 2006). La comparaison par difféomorphisme, ou méthode des modèles déformables, présente notamment un certain nombre d'avantages par rapport à l'approche procrustéenne classique des points repères dont les distances sont calculées dans l'espace Euclidien. Tout d'abord, cette méthode intègre l'ensemble des informations contenues dans la surface et ne repose pas sur une correspondance « point-à-point » des structures qui ne retranscrit que partiellement la complexité de l'objet. Les objets à comparer sont représentés par un ensemble de points et, plus spécifiquement par les tangentes et normes de ces points. L'intérêt premier de cette modélisation des surfaces est de rendre compte des variations locales fines des structures anatomiques, notamment à travers l'enregistrement des changements d'orientation des normales. Le calcul de résidus entre des points homologues dans l'analyse procrustéenne est ainsi remplacé par une comparaison de surfaces continues, ce qui permet de s'affranchir de la nécessité d'identifier des points de repères anatomiques présents dans l'ensemble de l'échantillon comparatif et par conséquent de limiter l'erreur inter- et intra-observateur inhérente à la méthode de pose de points. En particulier, la détermination de points repères peut s'avérer problématique dans le cas des surfaces anatomiques complexes (*e.g.*, endocrânes).

Plus spécifiquement, la méthode de modèles déformables est basée sur le calcul d'une forme moyenne globale (que nous appellerons ici FMG) à partir de la construction d'un atlas qui représente une estimation précise des déformations globales observées dans un échantillon. L'atlas récapitule la déformation de la forme moyenne vers chacun des individus de l'échantillon (ici appelée FMG>individus) (Fig. 3.16.). Les déformations de chacune des surfaces sont évaluées sur un ensemble de points de contrôle définis dans l'espace autour de ces surfaces et respectent un certain nombre de critères mathématiques décrit par Durrleman *et al.* (2012a, b).

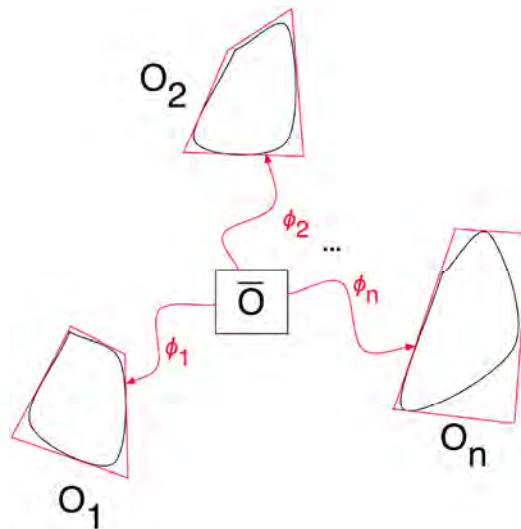


Fig. 3.16. Représentation schématique d'un atlas informatique dans la méthode des modèles déformables dont la forme moyenne $\bar{O}$ est calculée à partir des déformations Φ_i de la forme moyenne vers les objets O_i (d'après Dumoncel *et al.*, 2015).

Applications

Dans notre cas, nous avons appliqué la méthode des modèles déformables pour identifier des patrons spécifiques dans la morphologie de l'interface émail-dentine et de l'endocrâne. En ce qui concerne les structures dentaires, nous avons décidé d'appliquer la méthode par diffeomorphisme en plus de l'analyse procrustéenne quand nous avons constaté qu'une partie importante de l'information n'était pas retranscrite par les points repères. En effet, les descriptions traditionnelles de la surface occlusale des molaires chez les cercopithécidés actuels et fossiles mettent en avant l'intérêt dans la recherche des critères diagnostiques de la présence ou l'absence de certaines encoches/dépressions et de la dilatation/l'évasement plus ou moins important des surfaces buccales et linguales (Delson, 1975 ; Szalay et Delson, 1979 ; Swindler, 2002). Or, la série de points repères placée le long des crêtes ne permet pas d'accéder à ces caractères et aboutit à une perte non négligeable de l'information potentiellement taxonomique portée par l'interface émail-dentine. Après ce constat et à partir des résultats de la comparaison des deux méthodes pour les molaires supérieures, nous avons fait le choix de n'utiliser que la méthode des modèles déformables pour les troisièmes molaires inférieures.

Plus spécifiquement, nous avons tout d'abord procédé à un prétraitement des échantillons des interfaces émail-dentine et des endocrânes qui consiste à recalcr les surfaces selon une même référence. Pour cela, après sélection d'un individu considéré comme la référence, chacune des surfaces est alignée par le module « Align Surfaces » disponible sous

Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) qui est basé sur l'algorithme « iterative closest point ». Les différences morphologiques entre les individus sont par la suite calculées par diffeomorphisme à partir de cet alignement. La surface prototype, qui deviendra la forme moyenne globale de notre échantillon à partir de laquelle la déformation pour chaque individu est calculée, est une surface créée artificiellement (une demi-sphère pour les interfaces émail-dentine et une ellipsoïde pour les endocrânes) et est soumise au même alignement que les individus de l'échantillon. Au cours de cette opération d'alignement, les effets de taille sont supprimés par l'option « rigid + uniforme scale ». Les surfaces sont rééchantillonnées à 100 000 faces afin de réduire les temps de calculs tout en conservant un degré de précision élevé.

L'ensemble des surfaces alignées (*i.e.*, individus et prototype) converties en format .vtk, ainsi qu'un script comprenant les indications des calculs à effectuer pour générer la déformation et deux fichiers récapitulant les paramètres du calcul, sont déposés sur un serveur de calcul (ici nous avons eu recours au serveur Calcul en Midi-Pyrénées CALMIP, projet [P1440] porté par J. Dumoncel). Les calculs sont réalisés avec le logiciel Deformetrica (<http://www.deformetrica.org/>). La paramétrisation du calcul s'effectue principalement sur la base de deux variables : le « kernel-width », dont la valeur conditionne la taille des variations à prendre en compte ainsi que la rigidité de la déformation, et le « data sigma » qui est un terme de régularisation lié aux maillages. Après différents tests, nous avons retenu un « kernel-width » de 1 et de 5 respectivement pour les interfaces émail-dentine et les endocrânes et un « data sigma » de 0.1 pour les deux jeux de données.

Les calculs de diffeomorphisme génèrent la FMG intégrant la morphologie de l'ensemble de l'échantillon ainsi qu'un fichier récapitulant les déformations FMG>individus utilisé par la suite pour les analyses statistiques. La proximité morphologique des surfaces est également estimée par des cartes de distances récapitulant la distance parcourue pour chaque point de la surface le long de la déformation (Fig. 3.17.). Les vecteurs principaux des déformations peuvent également être visualisés sur chacune des surfaces et indiquent précisément les directions et la magnitude des modifications morphologiques (Fig. 3.17.).

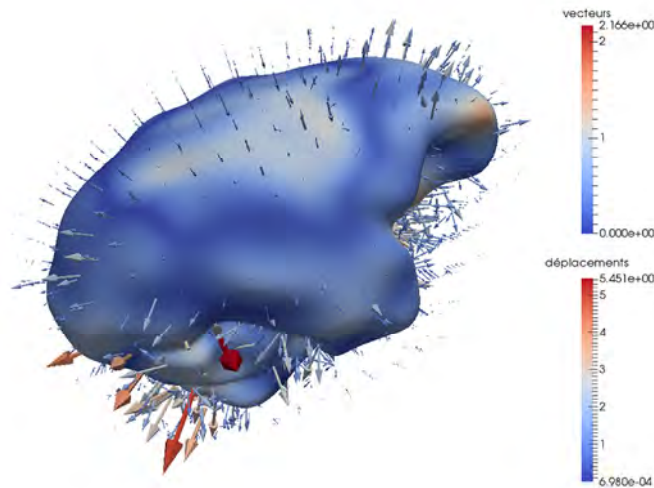


Fig. 3.17. Exemple de cartographies et vecteurs de déplacements générés par la comparaison FMG>individus pour l'endocrâne de *Cercopithecus cephus*.

À partir de cette base de données, les déformations FMG>individus sont réutilisées pour répondre à des questions plus spécifiques. Ainsi, pour caractériser au mieux les variations inter-spécifiques de notre échantillon, nous avons généré une forme moyenne pour chacun des taxons représentés (que nous appellerons FMT) à partir des déformations FMG>individus. La FMG est ensuite déformée vers les formes moyennes de chacun des taxons (processus de déformation nommé ici FMG>FMT) pour pouvoir décrire au mieux les changements morphologiques majeurs qui distinguent les groupes entre eux. Dans un second temps, nous quantifions la variabilité intra-spécifique en calculant une analyse en composante principale sur les déformations FMG>individus qui composent le taxon et en illustrant les changements morphologiques de la FMT le long des deux premiers axes (Durrleman, 2010).

Dans les cas des interfaces émail-dentine, comme pour les analyses procrustéennes des points repères, nous avons réalisé des tests sur deux échantillons. Un premier échantillon comporte uniquement les dents non usées et un second regroupe l'ensemble des dents, usées ou non, respectant néanmoins un seuil d'usure inférieur au stade 9C dans le système de score développé par Delson (1973) et qui représente une perte d'environ 5% de la surface de la jonction émail-dentine (estimation réalisée sur la base du spécimen fossile KA 194). Le processus de déformations a été réalisé sur les deux jeux de données. Afin de contrôler l'impact de l'inclusion des dents incomplètes dans notre atlas sur la forme moyenne et les déformations globales, nous avons réalisé un test qui consiste à découper le sommet des cuspidés à une même hauteur déterminée à partir de la dent la plus usée sur l'ensemble de nos individus, ne conservant de la surface que les parties communes (Dumoncel *et al.*, 2015).

En ce qui concerne plus spécifiquement le traitement des endocrânes, la qualité de conservation de certains spécimens fossiles pose le problème de l'altération de la forme moyenne globale par des individus incomplets ou déformés par les processus géologiques. Pour éviter tout biais dans l'interprétation des résultats des calculs et garder intact la qualité des données de l'échantillon comparatif actuel, nous avons choisi de calculer la FMG uniquement à partir des spécimens actuels. Par la suite, les surfaces des spécimens fossiles sont projetées dans l'atlas et les déformations entre la FMG et chacun des individus calculées.

3.4. Variables linéaires, surfaciques, angulaires et volumétriques

En plus de la morphologie globale, les variables linéaires, surfaciques, angulaires et volumétriques donnent des informations utiles sur la relation des structures entre elles, notamment dans le cadre de l'étude de l'oreille interne, ainsi que sur l'organisation endostructurale des tissus dentaires susceptibles de fournir des signaux taxinomiques et phylogénétiques (*e.g.*, Spoor, 1993 ; Spoor *et al.*, 2003 ; Kono, 2004 ; Olejniczak *et al.*, 2008a, b ; Bayle *et al.*, 2009, 2010 ; Bayle et Macchiarelli, 2012 ; Zanolli, 2011 ; Zanolli et Mazurier, 2013 ; Zanolli *et al.*, 2010 ; 2012 ; 2014). À partir de la segmentation des images, nous avons reconstruit virtuellement chacune des composantes des structures d'intérêt pour détailler leur agencement structural et leurs dimensions selon des protocoles adaptés à la complexité de l'objet d'étude.

3.4.1. Proportions et distribution des tissus dentaires (M3)

Dans notre étude de l'endostructure des troisièmes molaires, nous avons exclu les spécimens juvéniles dont la formation de la couronne n'était pas complète (jusqu'au stade E dans le diagramme de Swindler, 2002) afin d'éviter tout biais dans la mesure des proportions des tissus.

Les tissus des troisièmes molaires (*i.e.*, émail, dentine, pulpe) ont été virtuellement séparés par segmentation à partir du registre virtuel microtomographique et reconstruit en 3D (Fig. 3.18.A-G). La plupart des études de quantification des proportions des tissus dentaires repose sur l'individualisation de la couronne par le positionnement d'un plan intermédiaire entre le plan le plus apical présentant un anneau continu d'émail et le plan comprenant la dernière apparition d'émail en direction de l'apex radicaire (*e.g.*, Kono, 2004 ; Olejniczak *et al.*, 2008a ; Zanolli, 2011 ; Zanolli et Mazurier, 2013 ; Zanolli *et al.*, 2010, 2012, 2014).

Afin de respecter au mieux la sinuosité du collet, nous avons développé une méthode de fermeture automatique des couronnes à partir de la morphologie de la ligne cervicale sur l'exemple du protocole expérimenté par Benazzi *et al.* (2014). Pour cela, nous avons tout d'abord reconstruit la surface de l'interface émail-dentine en utilisant le module « Generate Surface » du logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) sur l'ensemble de la segmentation puis en éliminant les différentes interfaces dentine/extérieur, émail/extérieur, pulpe/dentine avec l'outil « Surface Editor ». Une fois la surface émail-dentine isolée, l'ouverture que représente la base est automatiquement comblée par le module « Fill hole ». Ce volume créé est converti en éléments de segmentation (module « Scan Surface To Volume ») pour être superposé à la segmentation de la dent complète. La fermeture artificielle appliquée sur le volume est ainsi imprimée sur les différents matériaux qui composent la segmentation globale, traçant une limite virtuelle entre les racines et la couronne. Nous retenons alors uniquement les matériaux qui représentent la couronne en supprimant les éléments des racines (Fig. 3.18.F).

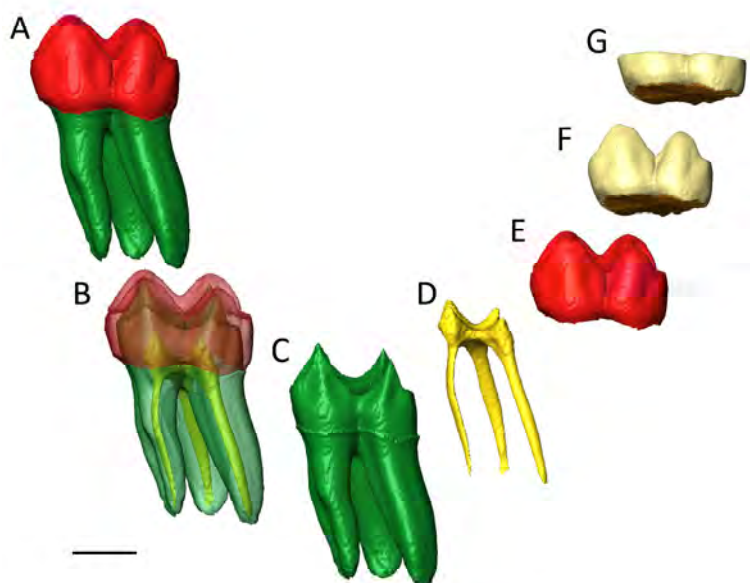


Fig. 3.18. Exemples d'exploration de la structure interne dentaire par transparence (A et B) et séparation virtuelle de la dentine (C), de la pulpe (D), de l'émail (E), de la couronne complète (F) et de la portion latérale de la couronne (G) de la troisième molaire supérieure (UM3) de *Colobus guereza*. Échelle : 3 mm.

Étant donné le degré variable d'usure dans notre échantillon, nous avons également entrepris de réaliser un test de mesures de proportions des tissus dentaires sur la portion latérale de la couronne. Dans un premier temps, nous avons disposé une série de points repères sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) avec l'outil « Landmarks » le

long de la ligne cervicale des couronnes individualisées par le processus décrit ci-dessus. Un plan moyen est calculé à partir de cette série de points par l'outil « Point To Fit » appliqué sur une section de type « Slice » puis déplacé jusqu'à localiser le point le plus bas de la jonction émail-dentine (Toussaint *et al.*, 2010 ; Benazzi *et al.*, 2011b ; Macchiarelli *et al.*, 2013). Par l'intermédiaire de la segmentation, nous avons éliminé les matériaux présents au dessus de cette limite et qui correspondent globalement aux cuspidés (Fig. 3.18.G).

Nous avons donc mener des mesures de proportions des tissus sur deux échantillons : un groupe comprenant uniquement les couronnes non usées et un groupe comprenant toutes les couronnes à notre disposition sur lesquelles nous avons éliminé les cuspidés pour ne conserver que la portion latéral des tissus (cf. *supra*). À partir des segmentations et reconstructions 3D non lissées des couronnes totales et de leurs portions latérales, nous avons mesuré les huit variables surfaciques et volumétriques suivantes dans notre échantillon : V_e , le volume de l'émail (mm^3) ; V_{cd} , le volume de dentine sous la couronne (mm^3) ; V_{cp} , le volume de pulpe sous la couronne (mm^3) ; V_{cdp} , le volume de dentine et de pulpe sous la couronne (mm^3) ; V_c , le volume total de la couronne, incluant toutes ces composantes, émail, dentine et pulpe (mm^3) ; SEDJ, l'aire de la jonction émail-dentine (mm^2) ; 3D AET ($=V_e/\text{SEDJ}$), l'épaisseur moyenne tridimensionnelle de l'émail (mm) ; 3D RET ($=3\text{D AET}/(V_{cdp})^{1/3}$), l'épaisseur relative tridimensionnelle de l'émail (sans unité) (Tab. 3.1.). Les épaisseurs moyennes (3D AET) et relatives d'émail (3D RET) permettent de s'affranchir de l'effet de taille et de procéder à des comparaisons inter-taxinomiques (Kono, 2004 ; Olejniczak et al, 2008a ; Bayle et Macchiarelli, 2012 ; Bayle *et al.*, 2009, 2010 ; Zanolli, 2011 ; Zanolli et Mazurier, 2013 ; Zanolli *et al.*, 2010, 2012, 2014). Ces variables sont estimées à travers l'application des différents outils de mesures de volumes disponibles sous le logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.).

abréviations	définitions	unités
Ve	volume de l'émail	mm ³
Vcd	volume de dentine sous la couronne	mm ³
Vcp	volume de pulpe sous la couronne	mm ³
Vcdp	volume de dentine et de pulpe sous la couronne	mm ³
Vc	volume total de la couronne, incluant toutes ces composantes, émail, dentine et pulpe	mm ³
SEDJ	aire de la jonction émail-dentine	mm ²
3D AET	épaisseur moyenne tridimensionnelle de l'émail (=Ve/SEDJ)	mm
3D RET	l'épaisseur relative tridimensionnelle de l'émail (=3D AET/(Vcdp) ^{1/3})	-

Tab. 3.1. Résumé des mesures volumiques, surfaciques et des indices estimés sur les couronnes de la troisième molaire.

Afin d'apprécier visuellement la variation topographique de l'épaisseur de l'émail en 3D dans les couronnes complètes, nous avons généré des cartographies calculant les distances minimales entre les points de l'interface émail-dentine et les points de la surface occlusale à partir de l'outil « Surface Distance » du logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) (e.g., Kono, 2004 ; Macchiarelli *et al.*, 2007, 2008 ; Olejniczak *et al.*, 2008b ; Bayle *et al.*, 2010 ; Zanolli, 2015 ; Zanolli *et al.*, 2010, 2012, 2014). La répartition des épaisseurs d'émail est illustrée par une échelle chromatique variant des couleurs froides (valeurs les plus faibles) aux couleurs chaudes (valeurs les plus fortes) (Fig. 3.19.).

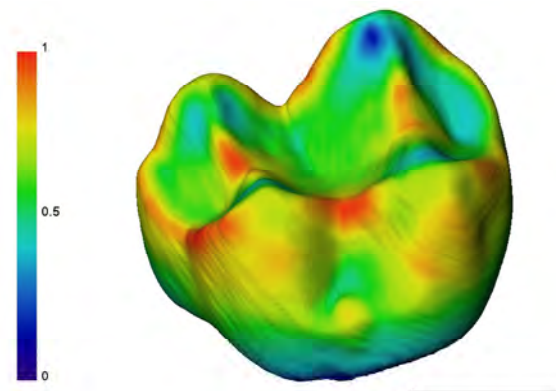


Fig. 3.19. Cartographie des variations topographiques de l'émail de *Colobus guereza*. Échelle : 3 mm.

La reproductibilité de ces mesures a été testée par de précédentes études et l'erreur estimée n'excède jamais les 5% (Kono, 2004 ; Suwa et Kono, 2005 ; Zanolli, 2011, 2015).

3.4.2. Dimensions absolues et relatives des canaux semi-circulaires et de la cochlée

Dans notre étude de l'oreille interne, nous avons inclus des spécimens adultes mais également juvéniles, notamment provenant du registre constitué par le laboratoire AMIS (Braga *et al.*, 2015). En effet, puisque sa structure n'est pas affectée par le développement et la croissance post-natale (Richard *et al.*, 2010 ; Jeffery and Spoor, 2004), les conditions juvéniles et adultes sont directement comparables (Braga *et al.*, 2015).

Les canaux semi-circulaires

La conformation des canaux semi-circulaires a été décrite à travers les mesures linéaires et indices définis dans Spoor (1993) et Spoor et Zonneveld (1995, 1998) illustrés par la Figure 3.20. et détaillées dans le Tableau 3.2. Chacune des dimensions correspond à la distance entre deux points repères placés sur des coupes 2D suivant le protocole décrit dans Spoor (1993) (Chapitre 4, Figure 4-4, p. 38). Les deux plans de référence pour l'exploration des structures internes et la localisation des points repères correspondent à un plan parallèle au canal semi-circulaire latéral (plan transversal, T) et à un plan parallèle au canal semi-circulaire postérieur (plan sagittal, S). Pour déterminer ces deux plans, nous avons généré la surface 3D du labyrinthe osseux et séparé les canaux semi-circulaires latéral et postérieur du vestibule par l'outil « Surface Editor » du logiciel Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.). Deux plans sont créés sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) avec l'outil « Slice » et sont automatiquement alignés sur les deux canaux par l'option « Point To Fit » de l'objet « Slice ». Les deux plans de référence sont ensuite déplacés dans la pile d'images jusqu'à localiser les repères anatomiques recherchés (Tab. 3.2.). En suivant les descriptions de Spoor (1993), nous avons placé des points sur ces repères anatomiques avec l'outil « Landmarks » de Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.). Les coordonnées de ces points sont données par l'option « Query » proposée pour les objets « Landmarks » et utilisés pour calculer les distances Euclidiennes.

Les mesures linéaires sont utilisées pour déterminer différents indices utiles pour la description de la conformation des canaux semi-circulaires (Spoor, 1993). L'indice sagittal SLI est défini par le pourcentage de la largeur du canal semi-circulaire postérieur situé sous le plan passant par le canal semi-circulaire latéral et perpendiculaire au plan sagittal (Fig. 3.20.). Cet indice retranscrit la division du canal semi-circulaire postérieur par le canal semi-circulaire latéral (Spoor, 1993). Les rapports entre la hauteur (h) et la largeur (w) de chacun

des canaux semi-circulaires constituent également des indices pertinents pour la discrimination des taxons (Spoor, 1993).

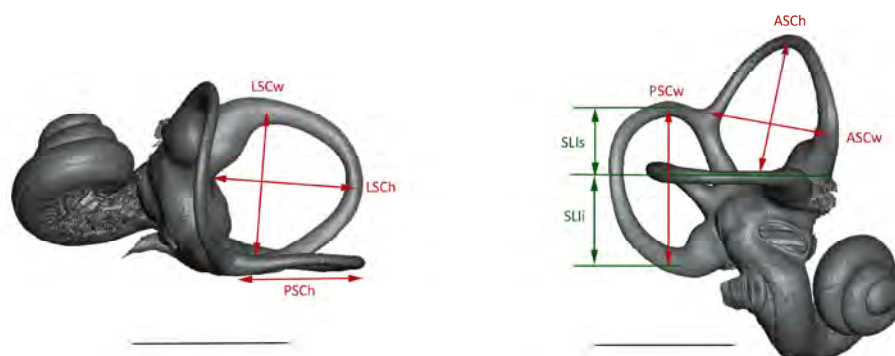


Fig. 3.20. Représentation graphique des dimensions estimées sur les canaux semi-circulaires de *Papio cynocephalus*. Se reporter au Tableau 3.2. pour les abréviations des mesures. Échelles : 5 mm.

abréviations	définitions	plan	unités
ASCh	hauteur de l'arc du canal semi-circulaire antérieur	S	mm
ASCw	largeur de l'arc du canal semi-circulaire antérieur	T	mm
PSCch	hauteur de l'arc du canal semi-circulaire postérieur	T	mm
PSCw	largeur de l'arc du canal semi-circulaire postérieur	S	mm
LSCch	hauteur de l'arc du canal semi-circulaire latéral	T	mm
LSCw	largeur de l'arc du canal semi-circulaire latéral	T	mm
SLIi	longueur de la ligne reliant la partie inférieure du canal semi-circulaire postérieur au canal semi-circulaire latéral sur une coupe sagittale	S	mm
SLIs	longueur de la ligne reliant le canal semi-circulaire latéral à la partie supérieure du canal semi-circulaire postérieur sur une coupe sagittale	S	mm
SLI	indice sagittal ($=SLIi/(SLIs+SLIi)*100$)	S	%

Tab. 3.2. Résumé des mesures linéaires et des indices estimés sur les canaux semi-circulaires. T : plan transversal ; S : plan sagittal.

L'erreur maximale estimée par Spoor *et al.* (2003) pour ces mesures à partir des images CT est de +/- 0.1 mm. Sachant que notre étude bénéficie d'acquisitions à haute résolution, l'erreur observée est inférieure à ce seuil (Spoor *et al.*, 2003).

La cochlée

La conformation de la cochlée est traduite ici par différentes mesures linéaires et indices détaillés dans Braga *et al.* (2013, 2015) et calculés sous le logiciel MATLAB R2013a v8.1 (Mathworks) à partir des points repères placés sur la longueur externe de la cochlée (cf.

section 3.3.1.). La longueur externe de la cochlée (ECL) correspond à la longueur entre l'apex et le point de départ du tour basal près de la marge inférieure de la fenêtre ronde (cf. section 3.2.1) (Fig. 3.21.). Les équations de deux cercles moyens sont déterminées en fonction de la position des points repères placés sur le premier et dernier tour et du calcul du centre de la spirale (noté A dans la Fig. 3.21.) (Braga *et al.*, 2015). Les rayons de ces deux cercles sont calculés et notés respectivement R1 pour le tour apical et R2 pour le tour basal (Fig. 3.21.). Le rapport entre ces deux rayons permet d'estimer la conicité de la cochlée ($CUR=R2/R1$). Deux segments joignant le point A aux deux extrémités de la cochlée notées B (apex) et D (origine du tour basal) sont identifiés pour calculer le nombre de tours (TUR) qui correspond à la somme du nombre de demi-tours enregistré entre B et D et la portion de tour compris entre C et D (Fig. 3.21.). La longueur relative de la cochlée (RCL) est donnée par le rapport entre la longueur externe et le nombre de tours (ECL/TUR). L'ensemble de ces mesures est résumé dans le Tableau 3.3.

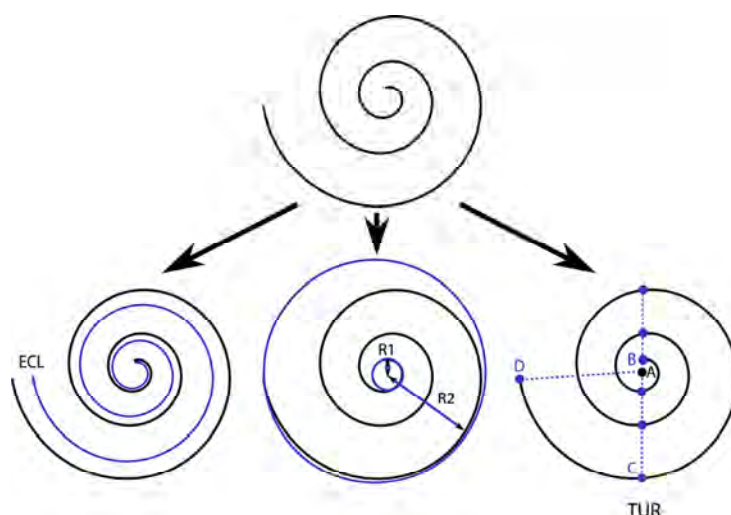


Fig. 3.21. Représentation graphique des mesures linéaires et indices réalisés sur la cochlée (modifié d'après J. Dumoncel).

abréviations	définitions	unités
ECL	longueur externe	mm
TUR	nombre de tours	-
R1	rayon du tour apical	mm
R2	rayon du tour basal	mm
$CUR (=R2/R1)$	conicité	-
$RCL (=ECL/TUR)$	longueur relative	mm^{-1}

Tab. 3.3. Résumé des mesures linéaires et indices estimés sur la cochlée.

3.4.3. Variations angulaires des éléments du labyrinthe osseux

Pour une exploration complète de la morphologie du labyrinthe osseux, nous avons calculé les angles formés par les différentes composantes du système de l'oreille interne. À la différence des protocoles élaborés par Spoor (1993) et Spoor et Zonneveld (1995, 1998) ; qui utilisent la projection de structures sur des plans de référence, les angles ont été mesurés directement en 3D (El Khoury *et al.*, 2014). Des plans moyens ont été calculés à partir des séries de points repères posées sur les canaux semi-circulaires et sur la cochlée (cf. section 3.3.1.) et les angles déterminés entre chaque paire possible par le logiciel Scilab v5.5.1 (Scilab Entreprises) (Fig. 3.22.). Dans le cas de la cochlée, devant la complexité de la structure, nous avons choisi de calculer le plan moyen sur les points localisés le long du tour basal uniquement. Les mesures et leurs abréviations sont listées dans le Tableau 3.4.

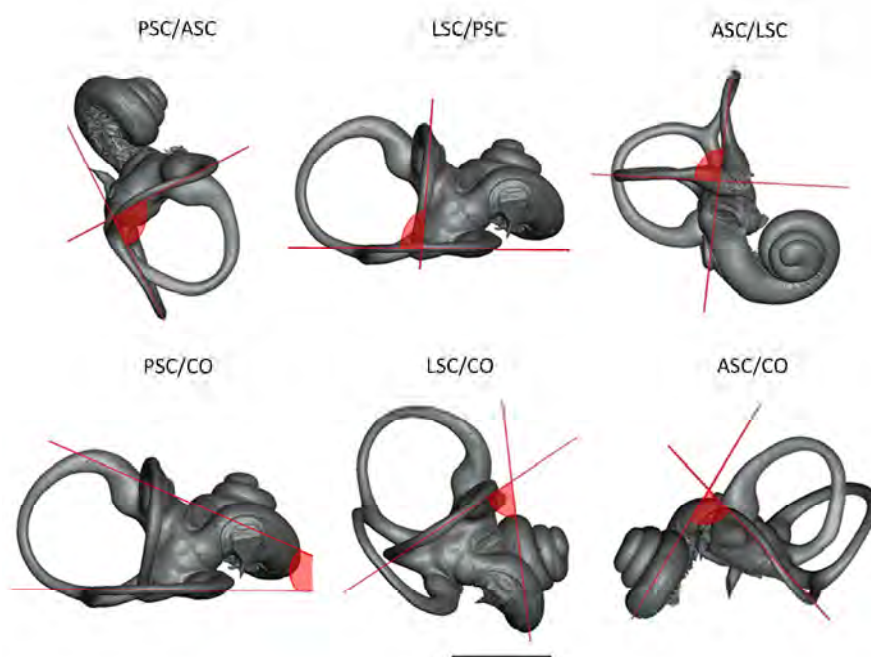


Fig. 3.22. Représentation graphique des angles mesurés entre les différents éléments composant le labyrinthe osseux de *Papio cynocephalus*. Échelle : 5 mm.

abréviations	définitions
LSC/ASC	angle formé par les canaux semi-circulaires antérieur et latéral
ASC/PSC	angle formé par les canaux semi-circulaires postérieur et antérieur
PSC/LSC	angle formé par les canaux semi-circulaires latéral et postérieur
CO/LSC	angle formé par le canal semi-circulaire latéral et le tour basal de la cochlée
CO/ASC	angle formé par le canal semi-circulaire antérieur et le tour basal de la cochlée
CO/PSC	angle formé par le canal semi-circulaire postérieur et le tour basal de la cochlée

Tab. 3.4. Résumé des mesures d'angles estimées entre les différents éléments composant le labyrinthe osseux. Toutes les mesures sont données en degrés.

La reproductibilité de ce protocole a été testée et validée par El Khoury *et al.* (2014) avec une erreur moyenne estimée à $0.48^{\circ} \pm 0.30$.

3.4.4. Aires de la fenêtre ovale

L'empreinte de la fenêtre ovale est clairement identifiable sur les reconstructions virtuelles 3D des labyrinthes osseux (Fig. 3.23.). Nous avons suivi la méthodologie mise en place par Braga *et al.* (2013, 2015) pour mesurer l'extension topographique de la fenêtre ovale (OWA) dans notre échantillon. Une surface de l'os a été générée à partir des piles d'images en utilisant le module « Isosurface » disponible sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) et le volume a été réduit en ciblant spécifiquement la région comprenant la fenêtre (module « Crop Editor »). Une fois la surface réduite, le relief de la fenêtre ovale est accessible et nous avons disposé un ensemble de points repères via le module « Landmarks » le long de son contour. Un plan moyen à cette série de points est ensuite créée par l'outil « Slice » et sa position ajustée manuellement jusqu'à obtenir en 2D la section complète de la OWA qui est extraite par l'outil « Extract Image ». L'ouverture de la fenêtre est segmentée sur cette coupe et son aire, notée OWA, mesurée (en mm^2) par le module « Material Statistics ». Les valeurs présentées dans les résultats correspondent à la moyenne de deux prises de mesures par le même observateur.



Fig. 3.23. Localisation de la fenêtre ovale sur le labyrinthe osseux de *Papio cynocephalus*.
Échelle : 5 mm.

3.5. Détection automatique des sillons cérébraux

Les acquisitions microtomographiques à haute résolution assurent un niveau de précision qui autorise l'identification des sillons cérébraux sur les surfaces de l'endocrâne. Afin de nous affranchir de la part de subjectivité dans la description de ces structures, nous avons développé une méthode pour détecter automatiquement les plis corticaux sur les volumes endocrâniens. La méthode de détection automatique des sillons cérébraux employée dans cette étude est basée sur la recherche de reliefs, et notamment de « lignes de crêtes » et de « bassins », dans le maillage 3D de la surface. Mathématiquement, les variations topographiques correspondent à des changements d'orientation des normales des points qui constituent la surface. Nous avons suivi ici la méthode décrite dans Yoshizawa *et al.* (2007, 2008).

Les surfaces sont générées avec un lissage de type « Constrained Smoothing » de degré 3 et en utilisant l'option « Compactify » sous Avizo v8.0 (Visualization Sciences Group Inc.) à partir des segmentations réalisées sous le logiciel Endex et réduites à 1 000 000 de faces, ce qui représente un bon compromis entre la qualité des informations retenues et le temps de calcul imposé pour la détection des reliefs. Afin de faciliter les comparaisons inter- et intra-spécifiques dans notre échantillon, nous avons réutilisé les surfaces alignées pour les besoins de l'étude morphologique par déformations sur un même référentiel (cf. section 3.3.2.).

Malgré l'automatisation du processus, une étape manuelle finale est introduite pour « nettoyer » les structures détectées. En effet, certaines structures non anatomiques (*e.g.*, défaut de la segmentation, os endommagé) sont intégrées dans les données et doivent être éliminées pour ne pas biaiser les interprétations biologiques. Pour cela, nous avons utilisé une interface créée sous MATLAB R2013a v8.1 (Mathworks) (J. Dumoncel) (Fig. 3.24.) afin d'améliorer les résultats de la détection automatique en supprimant les éléments artificiels et en ajoutant, si besoin, des liens réels qui n'ont pas été identifiés entre les structures anatomiques (Fig. 3.25.). Ces corrections sont réalisées en se référant aux modèles réels fournis par la base de données en ligne *The Primate Brain Bank* (www.primatebrainbank.org) et dans l'étude séminale de Connolly (1950) ainsi que la bibliographie disponible sur l'étude des endocrânes de cercopithécidés fossiles (*e.g.*, Radinsky, 1974, 1975, 1977 ; Falk, 1978, 1981).

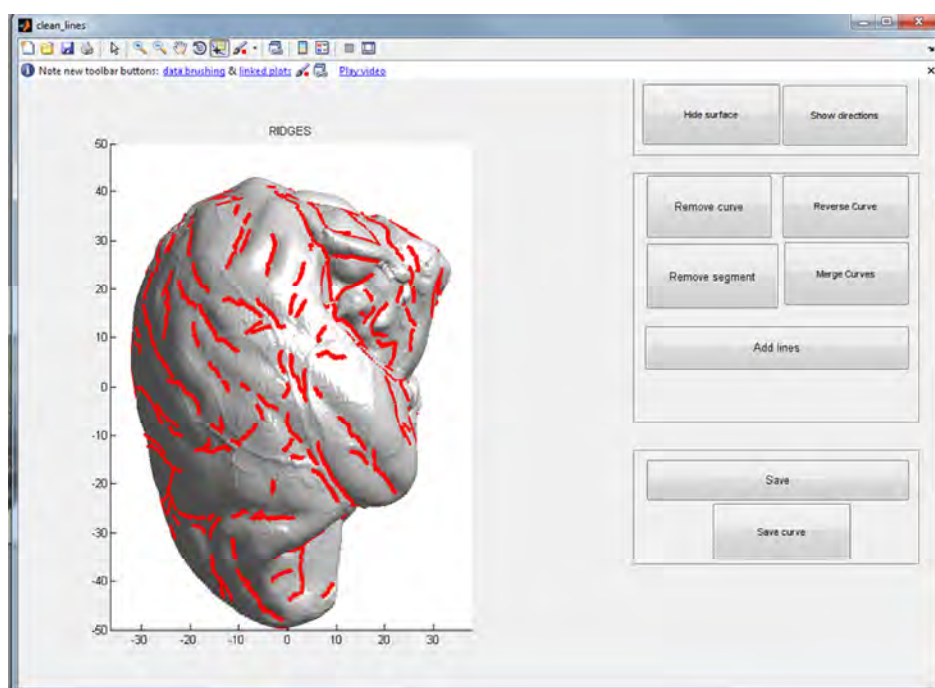


Fig. 3.24. Illustration de l'interface utilisée pour améliorer les résultats de la détection automatique des reliefs cérébraux (interface créée par J. Dumoncel).



Fig. 3.25. Les différentes étapes de l'identification des sillons cérébraux sur un endocrâne de *Colobus guereza* à partir de la reconstruction du volume (A), des résultats de la détection automatique des reliefs (B) et de la correction manuelle (C). Échelle : 5 cm.

3.6. Analyses multivariées

Les données quantitatives générées par les différentes phases de notre protocole d'étude ont été testées et interprétées par des analyses multivariées. Afin de répondre au mieux aux problématiques posées dans ce travail, nous avons retenu différents types d'analyses selon leur pertinence pour le sujet traité (*e.g.*, description, classification, discrimination).

L'analyse en composantes principales (PCA) est utilisée pour décrire une série de données (X avec I individus et K variables) en utilisant un minimum ($<K$) de variables tout en retenant le plus d'information possible. Cette réduction est achevée en transformant les données en une suite de variables continues appelées composantes principales.

L'analyse en composantes principales inter-groupe (bgPCA) est basée sur la projection des données selon les composantes principales des moyennes des groupes, ce qui permet d'accentuer la différence entre les groupes par l'ordination des distances Euclidiennes. Au contraire de la PCA classique, cette analyse nécessite une connaissance *a priori* des groupes (*i.e.*, l'appartenance des individus à une classe doit être connue) (Mitteroecker et Bookstein, 2011). À partir de la distribution des groupes comparatifs connus, des individus indéterminés peuvent être ajoutés *a posteriori* (projection) et leurs affinités avec des groupes prédéfinis décrites.

L'analyse canonique (*Canonical Variate Analysis*, CVA) est une méthode de classification multivariée qui maximise la variance inter-groupe par rapport à la variance intra-groupe. Cette analyse repose sur une classification *a priori* des spécimens inclus. La visualisation des scores de la CVA autorise des descriptions sur les tendances dans la distribution des groupes et l'identification de similarités entre les taxons (Gittins, 1985).

La classification hiérarchique sur composantes principales (HCPC) permet une classification avec ou sans connaissance *a priori* des classes des spécimens. Les données sont tout d'abord soumises une analyse factorielle (*e.g.*, PCA, bgPCA) puis la variance totale (inertie) est décomposée en variances inter- et intra-groupe. Selon le critère de Ward, les individus sont regroupés de façon à minimiser l'augmentation de l'inertie intra-groupe à chaque étape de l'algorithme. La hiérarchie est représentée par un dendrogramme indexé par le gain d'inertie intra-groupe et généré par le package FactoMineR de R (Lê *et al.*, 2008).

4. RÉSULTATS

Par l'intermédiaire des différentes méthodes d'exploration non invasives développées dans ce travail, nous décrivons ici les résultats des analyses comparatives de la condition crânio-dentaire interne que nous avons pu détailler pour 45 spécimens de notre échantillon de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et 80 représentants actuels. La caractérisation de l'endostructure dentaire (*i.e.*, proportions des tissus, distribution topographique de l'émail, analyses morphométriques de l'EDJ) sera en premier lieu exposée avant de détailler les variations de dimensions et de morphologies mesurées au niveau de l'oreille interne (*i.e.*, dimensions, angles, analyses morphométriques) et l'organisation cérébrale telle qu'elle est accessible dans les reconstructions virtuelles de l'endocrâne (*i.e.*, descriptions de l'organisation sulcale et analyses morphométriques). Dans la dernière section de ce chapitre nous présenterons également trois exemples d'application à du matériel inédit issu du registre fossile sud-africain (Sterkfontein et Kromdraai B) et est-africain (Melka Kunture) mettant en jeu une série de critères diagnostiques identifiée dans ces travaux (Beaudet *et al.*, 2015a, b ; Thackeray et Braga, 2015).

4.1. Les troisième molaires (M3)

Dans cette section nous présentons les résultats de l'investigation de la structure dentaire interne, révélée propice à l'extraction de caractères discriminants pour les taxons de primates fossiles et de signaux phylogénétiques (*e.g.*, Olejniczak *et al.*, 2008a, b ; Skinner *et al.*, 2008a, b ; Macchiarelli *et al.*, 2009, 2013 ; Zanolli *et al.*, 2012). Nous avons analysé la condition endostructurale des troisièmes molaires supérieures et inférieures qui sont généralement moins affectées par des facteurs taphonomiques et biologiques (notamment l'usure occlusale liée à la consommation d'aliments) que les autres molaires (cf. section 3). Dans notre échantillon fossile, nous avons exploré puis sélectionné les troisièmes molaires sans fractures ni perte de matériel et dont la couronne est complètement formée afin de représenter au mieux la paléobiodiversité dans les différents taxons et sites paléontologiques (cf. section 3).

Pour ce qui concerne les troisièmes molaires supérieures, parmi notre échantillon de cercopithécidés fossiles, nous avons pu mesurer la proportion des tissus pour 15 spécimens et décrire quantitativement la morphologie de l'interface émail-dentine sur 17 spécimens au total représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Papio angusticeps*, *P. robinsoni*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti*, *Cercopithecoides williamsi* et

Gorgopithecus major provenant des sites de Kromdraai A, Swartkrans, Makapansgat et Sterkfontein (Tab. 4.1.) (Beaudet *al.*, 2014a, b ; 2015b, c). Les phénomènes taphonomiques ont provoqué la destruction et l'altération de la couronne des spécimens ST 266, TP 4 et TvI. 211 et MP 3a qui nécessiteraient dans le futur l'intervention de méthodes de reconstructions virtuelles (*e.g.*, modèles déformables pour la reconstruction des parties manquantes) pour mener des analyses qualitatives et quantitatives similaires à celles développées ici. La condition fossile pour ces caractères a été comparée directement à un échantillon de 33 dents pour lesquelles les proportions des tissus ont été quantifiées et à 35 surfaces de l'interface émail-dentine d'individus appartenant aux genres actuels *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*.

Dans le cas des troisièmes molaires inférieures, nous avons pu caractériser dans notre échantillon 10 spécimens fossiles des sites de Sterkfontein, Swartkrans et Kromdraai A, représentant les taxons *Parapapio broomi*, *Pp. whitei*, *Papio robinsoni*, *Papio angusticeps*, *Theropithecus oswaldi darti*, *Dinopithecus ingens* et *Gorgopithecus major* ainsi que de 29 représentants actuels des genres *Cercocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus*, *Erythrocebus*, *Piliocolobus*, *Lophocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Papio* et *Theropithecus* (Tab. 4.2.). Les couronnes des spécimens TP 3, SK 402, SK 411, STS 394B et MP 3b ont subi des dégradations importantes pendant le processus de fossilisation et n'ont pas pu être intégrés dans l'échantillon. De même, l'usure importante des spécimens SB 7 et SK 405 a entraîné une perte importante de matériel et n'autorise pas de caractérisation fiable de la structure interne. La couronne de SK 403 n'a pas complètement achevé sa formation et ne peut donc pas être comparée directement au reste de l'échantillon dans le cadre de ces analyses. Enfin, le spécimen SK 455 présente une morphologie particulière par la présence d'une cuspidé accessoire fortement développée qui doit être considérée spécifiquement. Nous avons orienté préférentiellement l'étude des troisièmes molaires inférieures vers la morphologie de l'interface émail-dentine, révélée particulièrement informatives dans notre étude des troisièmes molaires supérieures (Beaudet *et al.*, 2015b, c). La proportion des tissus pour cet échantillon sera explorée dans le futur afin de caractériser la condition fossile et comparer les signaux taxinomiques et évolutifs potentiels avec ceux détectés pour les troisièmes molaires supérieures (Beaudet *et al.*, 2015b, c).

spécimen/échantillon	PTC	PTL	cartographies émail	EDJ total	EDJ non usées
taxons fossiles					
<i>Pp. jonesi</i> STS 565		X	X		
<i>Pp. broomi</i> STS 251				X	X
STS 266			nc		
STS 354				X	X
STS 544	X	X	X	X	X
MP 224	X	X	X	X	X
<i>Pp. whitei</i> MP 221		X	X	X	
STS 370B				X	X
<i>P. angusticeps</i> KA 194		X	X	X	
<i>P. robinsoni</i> SK 536	X	X	X	X	X
SK 602	X	X	X	X	X
SK 555		X	X	X	
SK 562		X	X	X	
<i>P. izodi</i> TP 4			nc		
<i>P. spelaeus</i> TvI. 211			nc		
<i>P. sp</i> Swartkrans 3	X	X	X	X	X
<i>T. o. oswaldi</i> SK 561		X	X	X	
<i>T. o. darti</i> MP 222		X	X	X	
M 3073				X	X
<i>C. williamsi</i> M 3055	X	X	X	X	X
MP 3a			nc		
<i>G. major</i> KA 192		X	X	X	
KA 193		X	X		
taxons actuels					
<i>Papio</i>	4	7	1	7	5
<i>Theropithecus</i>		2	1	2	
<i>Lophocebus</i>	3	4	1	4	4
<i>Mandrillus</i>	1	2	1	2	2
<i>Cercocebus</i>	3	3	1	2	2
<i>Macaca</i>	2	3	1	3	2
<i>Cercopithecus</i>		1	1	1**	
<i>Erythrocebus</i>		1	1	2	1
<i>Chlorocebus</i>	4	4	1	3*/4**	3*/4**
<i>Colobus</i>	2	5	1	7	7
<i>Piliocolobus</i>		1	1	1	

Tab. 4.1. Nombre de spécimens cercopithécidés composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans les troisièmes molaires supérieures. PTC : proportions des tissus de la couronne ; PTL : proportions des tissus de la portion latérale de la couronne ; EDJ : interface émail-dentine ; nc : non considéré (cf. texte). Sauf indications contraires, les spécimens ont été analysés à la fois par morphométrie à partir de points repères et par modèles déformables. *analyses morphométriques à partir de points repères seulement ; **analyses morphométriques par modèles déformables seulement.

spécimen/échantillon		EDJ total	EDJ non usées
taxons fossiles			
<i>Pp. broomi</i>	STS 562	X	
<i>Pp. whitei</i>	STS 563	X	X
<i>Pp. antiquus</i>	TP 3		nc
<i>P. robinsoni</i>	SK 407	X	
	SK 408	X	X
	SK 409	X	
	SK 14083	X	
<i>P. angusticeps</i>	KA 179	X	X
<i>D. ingens</i>	SK 404	X	X
	SK 455		nc
	SB 7		nc
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 402		nc
	SK 403		nc
	SK 405		nc
<i>T. o. darti</i>	SK 569	X	
	SK 411		nc
<i>C. williamsi</i>	STS 394B		nc
	MP 3b		nc
<i>G. major</i>	KA 152	X	X
taxons actuels			
<i>Papio</i>		7	4
<i>Theropithecus</i>		2	
<i>Lophocebus</i>		3	3
<i>Mandrillus</i>		2	2
<i>Cercocebus</i>		2	2
<i>Macaca</i>		3	2
<i>Erythrocebus</i>		1	
<i>Chlorocebus</i>		5	2
<i>Colobus</i>		3	
<i>Piliocolobus</i>		1	

Tab. 4.2. Nombre de spécimens cercopithécidés composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans les troisièmes molaires inférieures. EDJ : interface émail-dentine ; nc : non considéré (cf. texte).

4.1.1. Proportions des tissus dentaires

Dans un premier temps, nous avons quantifié les proportions des tissus dans les troisièmes molaires supérieures afin de détecter des spécificités et/ou des affinités potentielles dans les taxons fossiles et actuels. Les proportions des tissus dentaires ont été mesurées à la fois sur la couronne totale (dans le cas des dents dont les cornes de dentine ne sont pas atteintes par l'usure) et sur l'aspect latéral de la couronne (cf. section 3.4.1.) et les estimations sont présentées dans les Tableaux 4.3-4.4. et le graphique Figure 4.1. Les estimations individuelles pour l'échantillon actuel de référence ainsi que le détail des variables pour les spécimens fossiles sont reportés en Annexes (8.5.-8.8.). Les valeurs du spécimen non attribué spécifiquement Swartkrans 3 sont indiquées dans le tableau de mesures mais n'ont pas été pris en compte dans le graphique.

Dans le cas de la couronne totale, la distribution de l'épaisseur moyenne de l'émail (3D AET) distingue, d'une part, les taxons fossiles et actuels de *Papio* et les spécimens de *Parapapio*, caractérisés par de fortes valeurs (autour de 1 mm), et, d'autre part, les représentants actuels des genres *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Macaca*, *Erythrocebus*, *Ptilocolobus*, *Colobus* et *Mandrillus*, dont l'épaisseur est en moyenne inférieure à 1 mm. Excepté pour *Mandrillus*, la distribution observée suggère intuitivement une distinction en fonction de la masse corporelle. Nous avons donc testé cette hypothèse en calculant un coefficient de régression linéaire entre l'épaisseur de l'émail et la masse corporelle moyenne décrite dans la littérature pour les spécimens fossiles et actuels (Smith et Jungers, 1997 ; Delson *et al.*, 2000 ; Scott, 2011) (Annexe 8.9.). Notre test révèle une corrélation significative des deux jeux de données avec un coefficient calculé de 0.7126 (p-value < 0.01). Parmi les fossiles, le spécimen M 3055 est compris dans la variabilité des macaques et mangabeys actuels alors que Swartkrans 3, qui est indiqué dans le Tableau 4.3., est proche de la condition de *Papio robinsoni*.

spécimen/échantillon		Ve (mm ³)	Vcdp (mm ³)	SEDJ (mm ²)	3D AET (mm)	3D RET
taxons fossiles						
<i>Pp. broomi</i>	STS 544	191.8	238.0	215.0	0.9	14.4
	MP 224	248.2	254.7	218.1	1.1	18.0
	moyenne	220.0	246.4	216.5	1.0	16.2
<i>P. robinsoni</i>	SK 536	427.7	541.5	374.0	1.1	14.0
	SK 602	343.2	447.0	321.2	1.1	14.0
	moyenne	385.4	494.3	347.6	1.1	14.0
<i>Papio</i> sp.	Swartkrans 3	282.1	372.7	286.5	1.0	13.7
<i>C. williamsi</i>	M 3055	129.9	196.3	177.6	0.7	12.6
taxons actuels						
<i>Papio</i> (n=4)	moyenne	232.4	237.2	205.9	1.1	18.2
	variation	163.6-285.4	159.0-281.0	167.4-231.5	1.0-1.2	17.3-18.8
<i>Lophocebus</i> (n=3)	moyenne	44.3	48.8	64.6	0.7	18.7
	variation	37.6-50.5	42.3-54.2	58.7-69.1	0.6-0.7	18.3-19.3
<i>Mandrillus</i> (n=1)	moyenne	159.5	198.7	204.1	0.8	13.4
<i>Cercocebus</i> (n=3)	moyenne	98.6	107.1	119.0	0.8	17.4
	variation	80.3-118.7	90.1-132.2	110.0-134.3	0.7-0.9	15.9-19.1
<i>Macaca</i> (n=2)	moyenne	90.4	100.5	123.8	0.7	15.8
	variation	75.0-105.8	74.7-126.3	106.8-140.7	0.7-0.8	15.0-16.7

spécimen/échantillon (suite)		Ve (mm ³)	Vcdp (mm ³)	SEDJ (mm ²)	3D AET (mm)	3D RET
taxons actuels (suite)						
<i>Chlorocebus</i> (n=4)	moyenne	33.6	45.1	66.3	0.5	14.3
	variation	27.3-40.4	32.6-50.4	53.5-72.6	0.4-0.6	11.5-16.0
<i>Colobus</i> (n=2)	moyenne	49.8	58.0	81.1	0.6	16.0
	variation	49.5-50.1	52.5-63.5	74.7-87.6	0.6-0.7	14.3-17.7

Tab. 4.3. Estimations 3D des proportions des tissus des couronnes des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Pliocène sud-africain comparées à celles de sept taxons actuels.

spécimen/échantillon		Vle (mm ³)	Vlcdp (mm ³)	SEDJL (mm ²)	3D LAET (mm)	3D LRET
taxons fossiles						
<i>Pp. jonesi</i>	STS 565	47.3	114.3	77.3	0.6	12.6
<i>Pp. broomi</i>	STS 544	53.8	179.8	98.3	0.5	9.7
	MP 224	74.6	195.9	105.9	0.7	12.1
	moyenne	64.2	187.8	102.1	0.6	10.9
<i>Pp. whitei</i>	MP 221	86.6	240.3	127.4	0.7	10.9
<i>P. angusticeps</i>	KA 194	59.5	171.7	99.1	0.6	10.8
<i>P. robinsoni</i>	SK 536	121.5	394.5	160.6	0.8	10.3
	SK 555	139.0	475.6	191.1	0.7	9.3
	SK 562	80.0	268.9	125.3	0.6	9.9
	SK 602	109.5	339.1	151.5	0.7	10.4
	moyenne	115.5	366.8	156.0	0.7	10.3
<i>Papio</i> sp.	Swartkrans 3	71.3	262.4	121.0	0.6	9.2
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561	221.7	649.2	270.9	0.8	9.5
<i>T. o. darti</i>	MP 222	147.7	537.9	209.2	0.7	8.7
<i>C. williamsi</i>	M 3055	36.7	142.2	75.1	0.5	9.4
<i>G. major</i>	KA 192	159.1	512.1	211.8	0.8	9.4
	KA 193	106.9	481.0	183.1	0.6	7.4
	moyenne	133.0	497.6	197.5	0.7	8.4

spécimen/échantillon (suite)		Vle (mm ³)	Vlcdp (mm ³)	SEDJL (mm ²)	3D LAET (mm)	3D LRET
taxons actuels						
<i>Papio</i> (n=7)	moyenne	63.2	210.4	103.1	0.6	10.3
	variation	44.4-96.7	126.9-303.0	80.6-129.2	0.5-0.8	8.5-12.2
<i>Theropithecus</i> (n=2)	moyenne	70.8	219.0	110.0	0.6	10.8
	variation	63.2-78.4	180.7-257.3	95.8-124.2	0.6-0.7	9.9-11.7
<i>Lophocebus</i> (n=4)	moyenne	16.5	45.0	39.2	0.4	11.7
	variation	10.6-21.6	35.0-54.3	30.0-45.6	0.4-0.5	10.9-12.9
<i>Mandrillus</i> (n=2)	moyenne	49.2	216.5	111.2	0.4	7.7
	variation	35.9-62.5	139.2-293.7	79.2-143.1	0.4-0.5	6.6-8.7
<i>Cercocebus</i> (n=3)	moyenne	33.1	92.1	68.2	0.5	10.6
	variation	22.1-39.2	72.7-114.0	57.6-77.4	0.4-0.5	9.2-12.2
<i>Macaca</i> (n=3)	moyenne	24.4	85.7	57.1	0.4	9.3
	variation	9.3-35.2	43.3-113.5	29.9-74.8	0.3-0.5	8.8-9.7
<i>Cercopithecus</i> (n=1)		9.2	31.8	29.8	0.3	9.8
<i>Erythrocebus</i> (n=1)		16.8	66.8	51.4	0.3	8.0
<i>Chlorocebus</i> (n=4)	moyenne	11.3	37.3	34.3	0.3	10.0
	variation	9.1-12.8	26.1-42.3	25.8-39.0	0.3-0.4	8.0-11.9
<i>Colobus</i> (n=5)	moyenne	15.0	48.3	38.6	0.4	10.8
	variation	12.4-18.5	36.9-62.7	29.4-49.7	-	9.4-12.7

spécimen/échantillon (suite)	Vle (mm ³)	Vlcdp (mm ³)	SEDJL (mm ²)	3D LAET (mm)	3D LRET
taxons actuels (suite)					
<i>Piliocolobus</i> (n=1)	8.2	33.1	28.0	0.3	9.1

Tab. 4.4. Estimations 3D des proportions des tissus de la portion latérale des couronnes des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels.

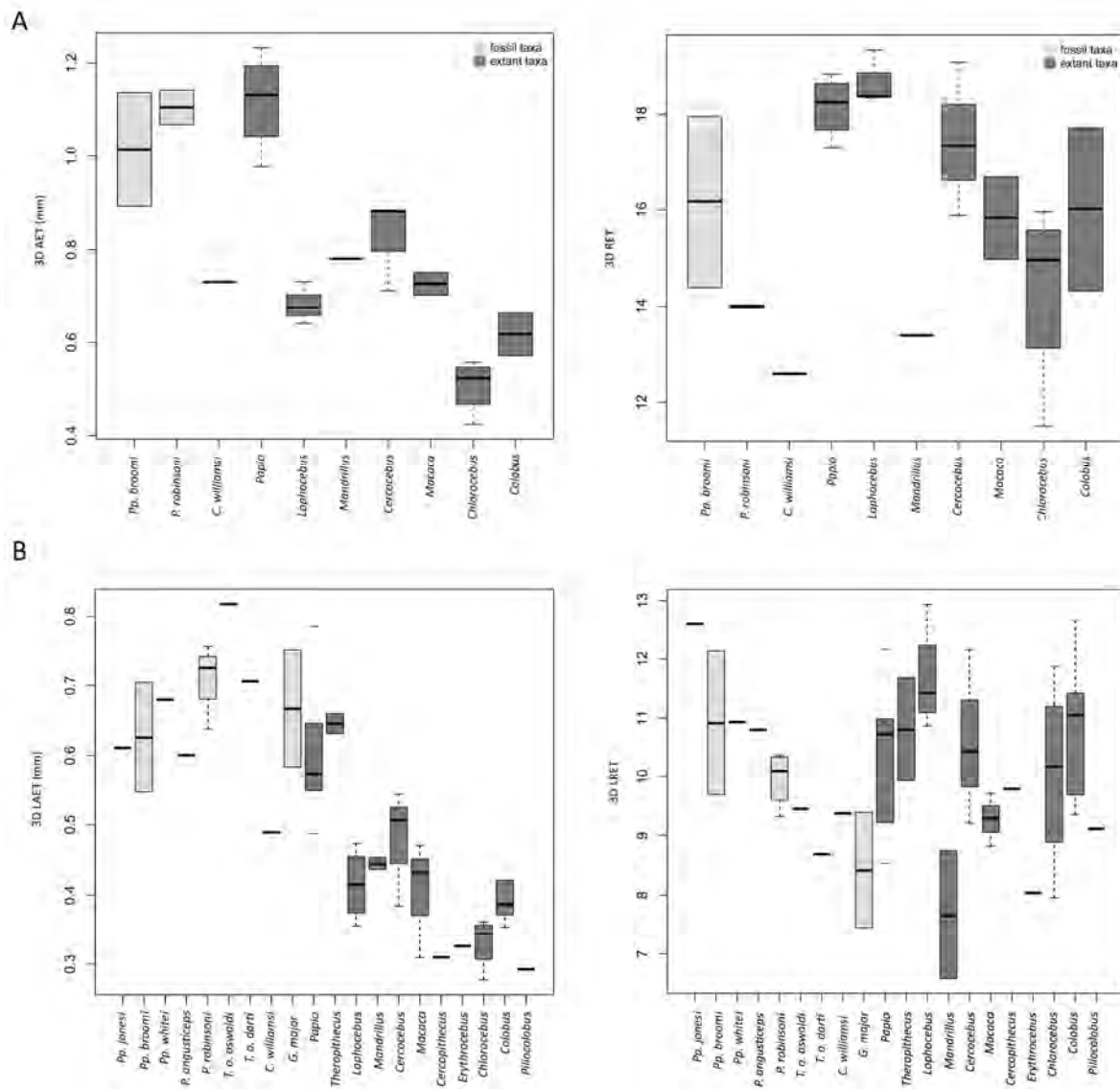


Fig. 4.1. Épaisseurs moyennes (3D AET) et relatives (3D RET) de la couronne complète (A) et de la portion latérale de la couronne (B) des troisièmes molaires supérieures de spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.

L'épaisseur relative (3D RET) est globalement plus élevée pour les papionines actuels des genres *Papio*, *Lophocebus* et *Cercocebus* (environ 18) par rapport aux spécimens fossiles attribués à *Papio*, *Parapapio* et *Cercopithecoides* (en moyenne entre environ 13 et 16) ; excepté pour MP 224, qui montre une valeur plus proche de la variabilité moderne. Le spécimen M 3055 présente aussi un émail plus fin que les autres taxons fossiles et se rapproche de la condition de *Chlorocebus*. Globalement, la condition des taxons fossiles correspond à la catégorie d'épaisseur d'émail « intermédiaire/fin » défini par Martin (1985), alors que les papionines actuels tombent dans la variation de la catégorie « intermédiaire/épais ».

Les variations d'épaisseur de l'émail latéral présentent une distribution moins nette que pour l'émail total, même si on retrouve de nouveau une distinction en fonction de la masse corporelle entre les taxons cercopithécidés inclus dans notre étude pour l'indice 3D LAET. Ainsi, les genres *Theropithecus*, *Papio*, *Parapapio* et *Gorgopithecus* (3D LAET en moyenne entre 0.6 et 0.8 mm pour ces taxons) se séparent des autres taxons, tous de petite taille excepté *Mandrillus* (dont l'indice 3D AET se situe plutôt entre 0.4 et 0.5 mm). Le coefficient de régression linéaire calculé entre les distributions de la masse corporelle et l'épaisseur absolue de l'émail est de 0.6201 et est statistiquement significatif ($p\text{-value} < 0.01$).

L'épaisseur relative 3D de l'émail latéral (3D LRET) assure une discrimination entre les espèces fossiles de *Parapapio* et *Papio* par rapport à *Theropithecus* fossile et *Gorgopithecus*, globalement plus fin. De nouveau, Swartkrans 3 se rapproche de la condition décrite pour *Papio robinsoni*.

Quelque soit le paramètre exploré, aucune tendance n'est remarquable ou n'amène à considérer une distinction en fonction des sites paléontologiques d'origine.

Même si les méthodes ne sont pas directement comparables (*e.g.*, types de molaires, sections 2D virtuels ou physiques, mesures à partir des dents usées etc.), dans les Tableaux 4.5- 4.6. nous avons résumé les différentes mesures comparatives issues de la littérature en sélectionnant les taxons en communs avec notre étude. Nos résultats sont cohérents avec les épaisseurs décrites pour les cercopithécidés par Kay (1981) et de Shellis *et al.* (1998), et également compatibles avec la variabilité décrite pour les macaques par Kato *et al.* (2014). En revanche, nos mesures sont supérieures à celles présentées par Olejniczak *et al.* (2008c) pour les molaires de *Papio ursinus* et de *Macaca*. La différence observée pour les indices AET et RET pourrait s'expliquer soit (i) par l'échantillonnage (plus faible dans leur étude), soit (ii) par des différences dans les méthodes analytiques (*e.g.*, séparation de la couronne par un plan de section vs. fermeture automatique de la ligne cervicale) ou encore (iii) par des différences

d'ordre métamérique dans les proportions des tissus des différentes molaires (dans leur étude, les trois types de molaires sont considérées).

Kay (1981)			
LM2	n	épaisseur émail (mm)	sd
<i>Cercopithecus cephus</i>	10	0.5	0.04
<i>Chlorocebus aethiops</i>	25	0.6	0.02
<i>Erythrocebus patas</i>	7	0.6	0.04
<i>Lophocebus albigena</i>	44	0.8	0.01
<i>Cercocebus torquatus</i>	10	1.0	0.04
<i>Papio</i> sp.	41	1.2	0.03
<i>Mandrillus sphinx</i>	8	1.1	0.05
<i>Colobus angolensis</i>	10	0.6	0.30
Shellis <i>et al.</i> (1998)			
LM1	n	AET (mm)	
<i>Cercopithecus</i> sp.	1	0.4	
<i>Papio cynocephalus</i>	1	0.9	
LM2			
<i>Cercopithecus mona</i>	1	0.4	
<i>Erythrocebus patas</i>	2	0.5	
<i>Macaca mulatta</i>	3	0.6	
<i>Papio cynocephalus</i>	1	0.6	
LM3			
<i>Macaca mulatta</i>	1	0.5	
UM3			
<i>Papio cynocephalus</i>	2	1.2	

Tab. 4.5. Valeurs comparatives des épaisseurs d'émail ponctuelles et moyennes (AET) des molaires de cercopithécidés actuels issues de la littérature. LM : molaires inférieures ; UM : molaires supérieures ; n : nombre de spécimens ; sd : écart-type.

Olejniczak <i>et al.</i> (2008c)						
M	n	AET (mm)	variation	n	RET	variation
<i>Cercocebus</i>	4	0.8	0.6-0.9	4	17.6	15.4-18.5
<i>Macaca</i>	1	0.7		1	13.7	
<i>Papio ursinus</i>	3	0.9	0.6-1.2	3	14.8	13.1-16.7
Kato <i>et al.</i> (2014)						
UM1	n	AET (mm)	variation	n	RET	variation
<i>Macaca mulatta</i>	19	0.6	0.5-0.6	19	12.2	9.7-13.5
UM2						
<i>Macaca mulatta</i>	14	0.7	0.6-0.8		12.3	10.8-14.5
UM3						
<i>Macaca mulatta</i>	5	0.7	0.6-0.8	5	12.6	11.3-14.4
LM1						
<i>Macaca mulatta</i>	18	0.5	0.5-0.6		13.2	10.0-16.2
LM2						
<i>Macaca mulatta</i>	14	0.7	0.6-0.8	14	13.1	10.8-15.3
LM3						
<i>Macaca mulatta</i>	7	0.7	0.6-0.8	7	14.1	11.8-16.5

Tab. 4.6. Valeurs comparatives des épaisseurs d'émail moyennes (AET) et relatives (RET) des molaires de cercopithécidés actuels issues de la littérature. LM : molaires inférieures ; UM : molaires supérieures ; n : nombre de spécimens ; sd : écart-type.

4.1.2. Cartographies des variations de l'épaisseur de l'émail

Les cartographies de la distribution de l'épaisseur de l'émail générées pour notre échantillon fossile sont présentées dans les Figures 4.2-4.3. Cette méthode de visualisation est propice à l'identification de patrons dans les groupes taxinomiques et permet d'établir des comparaisons entre les conditions fossiles et actuelles. Les fortes valeurs sont représentées par des couleurs « chaudes » (épais) et les plus faibles valeurs par des couleurs « froides » (fins). Nous avons associé une échelle chromatique individuelle pour chaque spécimen analysé afin de rendre compte des patrons spécifiques dans la localisation des variations topographiques d'épaisseur. Nous avons présenté ici les résultats pour l'ensemble des troisièmes molaires supérieures fossiles à notre disposition pour lesquelles l'émail est conservé sur toute la couronne. En ce qui concerne les spécimens actuels, en l'absence de cartographies consensuelles, nous avons sélectionné un individu pour représenter la condition du taxon. Indépendamment de leur position d'origine, toutes les molaires sont représentées ici en tant que droites pour une comparaison directe entre les individus.

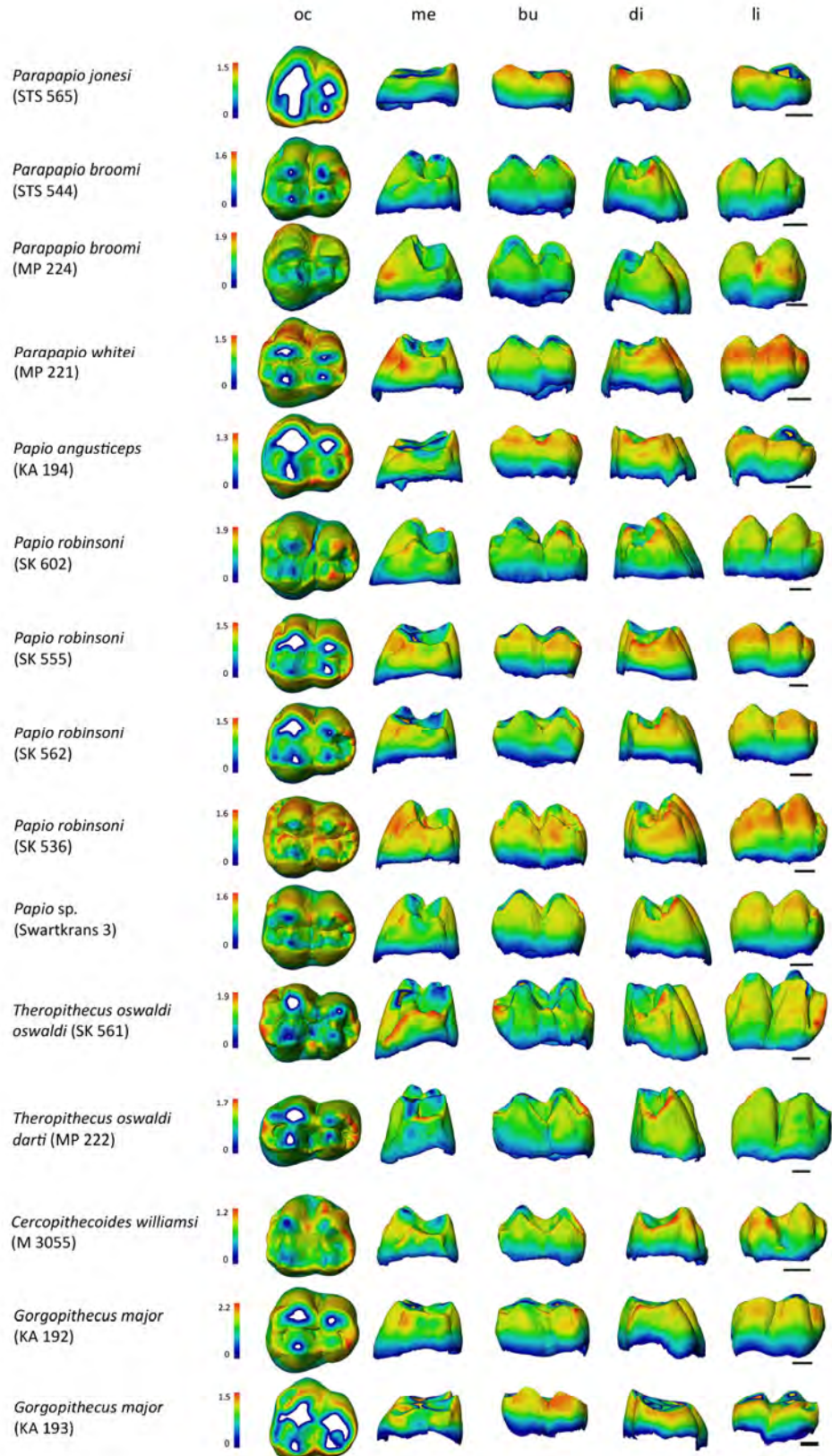


Fig. 4.2. Variations topographiques de l'épaisseur de l'émail (mm) des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Échelle : 3 mm.

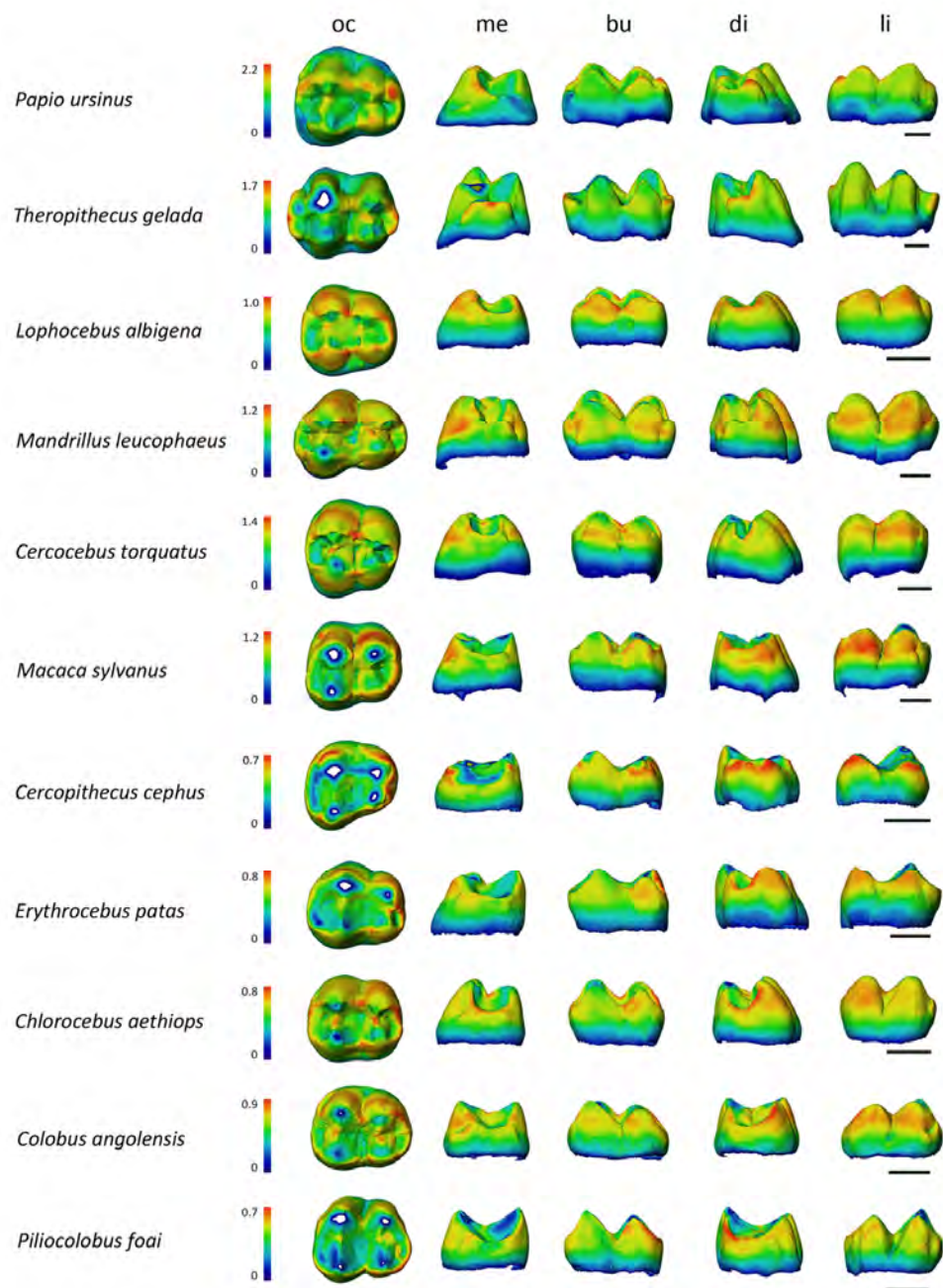


Fig. 4.3. Variations topographiques de l'épaisseur de l'émail (mm) des troisièmes molaires supérieures de spécimens représentatifs de taxons cercopithécidés actuels. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Échelle : 3 mm.

Globalement, il est possible de définir un modèle général pour les taxons fossiles *Papio angusticeps* (KA 194), *Parapapio* (STS 565, STS 544, MP 224, MP 221) et *Papio robinsoni* (SK 602, SK 555, SK 562, SK 536), malgré l'usure prononcée de certains spécimens (e.g., STS 565, KA 193), que nous avons tout de même inclus pour apprécier la distribution latérale de l'épaisseur de l'email. Ces assemblages partagent un email relativement épais au niveau latéral (notamment lingual), cohérent avec les valeurs relatives relevées par l'indice 3D LRET. Sur les spécimens peu affectés par l'usure apicale (i.e., STS 544, SK 602, SK 562, Swarktrans 3), un épaissement est observé au niveau de l'hypocone et se retrouve également dans la condition actuelle de *Papio*. Les spécimens de *Parapapio broomi* STS 544 et MP 224 présentent tous deux un email relativement fin le long de la surface buccale par rapport à la surface linguale, alors que pour le spécimen de *Papio robinsoni* SK 536 l'email conserve une épaisseur globalement constante à travers la couronne.

Les représentants fossiles du genre *Theropithecus* convergent avec leurs homologues actuels dans leur distribution de l'email qui se définit par un épaissement marqué sur les marges distale et mésiale. L'usure prononcée des cuspidés de KA 192 et KA 193 ne permet pas de décrire avec précision les variations de l'épaisseur de l'email de *Gorgopithecus major* mais il est possible de distinguer une zone localement plus épaisse pour KA 192 sur la partie distale, commune avec *Theropithecus*. Le spécimen M 3055, assigné au taxon *Cercopithecoides*, est très proche de la condition actuelle des genres *Colobus* et *Piliocolobus* et se caractérise par un email très fin.

Pour l'ensemble des cercopithécidés actuels, un épaissement de l'email est observé le long des lophes transversaux reliant les cuspidés mésiales entre elles et distales entre elles, même si moins accentué pour *Macaca* et *Cercopithecus*. Cette caractéristique n'est pas clairement retrouvée parmi l'échantillon fossile et est à peine perceptible pour le spécimen Swarktrans 3.

4.1.3. Morphologie de la jonction email-dentine

Nous décrivons ici les variations dans la morphologie de la couronne, et plus spécifiquement de l'interface email-dentine, qui sont considérées comme une source d'informations utile pour la reconstruction des statuts taxinomiques et phylogénétiques des spécimens fossiles. Les méthodes employées permettent de localiser le plus finement possible les différences susceptibles de différencier les groupes de cercopithécidés actuels et fossiles.

Les troisièmes molaires supérieures

Comme anticipé dans la section 3.3., nous avons tout d'abord réalisé des enregistrements de la variation dans la morphologie de l'interface émail-dentine à partir de la méthode de morphométrie géométrique basée sur la pose de points repères (Bookstein, 1991 ; Skinner *et al.*, 2008a, 2009; Braga *et al.*, 2010 ; Zanolli, 2015 ; Zanolli *et al.*, 2012, 2014) sur deux échantillons distincts ; l'un incorporant les dents dont l'usure apicale n'excède par le stade 9C dans le système de score développé par Delson (1973) et où les points affectés par l'usure sont exclus pour l'ensemble des spécimens, et l'autre incluant seulement les dents dont l'usure n'atteint pas les cornes de dentine (cf. section 3.3.1.). Quelque soit la position d'origine, toutes les molaires sont traitées comme des molaires droites pour pouvoir être directement comparées (les molaires gauches de l'échantillon ont été symétrisées) (cf. section 3.3.).

Les résultats de la caractérisation comparatives des interfaces émail-dentine inclus dans le groupe autorisant un certain stade d'usure sont illustrés par une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.4). Dans notre échantillon fossile, nous avons donc exclu les spécimens STS 565 (*Parapapio jonesi*) et KA 193 (*Gorgopithecus major*) qui ne respectent pas les critères d'usure. Au total, 33 dents ont été retenues pour l'échantillon actuel comparatif (Tab. 4.1.). Dans ce cas, en excluant les régions affectées par l'usure, nous avons retenu une série de 88 points au total. Les conformations extrêmes traduisant les tendances des variations morphologiques dans l'échantillon sont affichées pour chacun des axes.

La distribution des groupes fossiles et actuels dans l'espace des conformations montre une discrimination forte de *Theropithecus* fossile selon l'axe bgPC1 (et, dans une moindre mesure, des geladas), dont l'EDJ est fortement contractée bucco-lingualement et allongée mesio-distalement, et des colobines actuels (*Colobus* et *Piliocolobus*) qui présentent une largeur mésiale plus importante que la largeur distale selon l'axe bgPC2. Dans ce contexte, dans les valeurs positives de bgPC1 se regroupent les spécimens fossiles de *Papio* et de *Parapapio* ainsi que les représentants actuels de *Mandrillus*. Les groupes actuels de *Papio*, *Lophocebus*, *Cercocebus* et *Macaca* sont localisés dans les valeurs négatives, représentés par un bassin distal plus large par rapport aux autres conformations. Le spécimen représentant la condition de *Cercopithecoides williamsi* est proche de *Chlorocebus*.

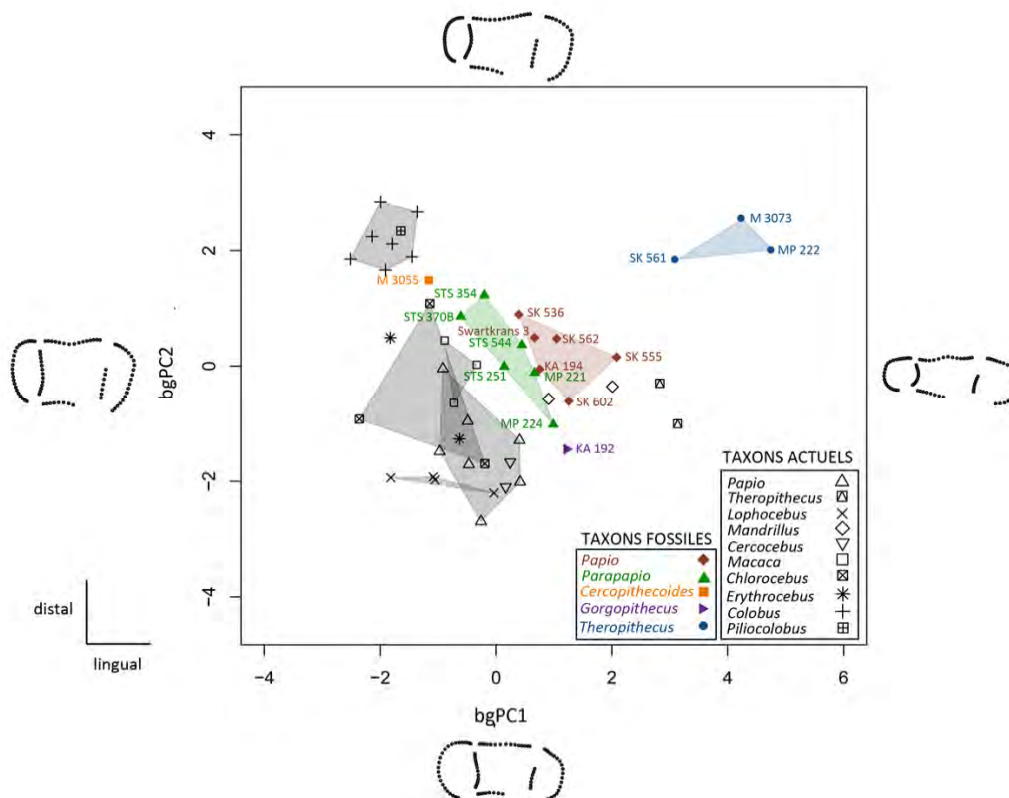


Fig. 4.4. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Les conformations extrêmes illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes et sont affichées en vue occlusale.

Les résultats des analyses de morphométrie géométrique sur l'échantillon de dents non usées (Tab. 4.1) sont présentés dans une l'analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.5.) et sont similaires à ceux obtenus pour les couronnes complètes. Ainsi, les spécimens fossiles de *Theropithecus* et les colobines actuels (*Colobus*) se distinguent du reste de l'échantillon dans les valeurs négatives et positives de l'axe bgPC1, respectivement, tandis que les groupes de *Parapapio* et *Papio* fossiles sont proches entre eux et séparés des papionines actuels. *Cercopithecoides williamsi* est localisé entre les variabilités de *Colobus* et *Chlorocebus*. Morphologiquement, les cuspides sont relativement plus hautes pour les genres *Papio*, *Chlorocebus* et *Lophocebus* et également les papionines fossiles, tandis que les colobines présentent une couronne plus basse.

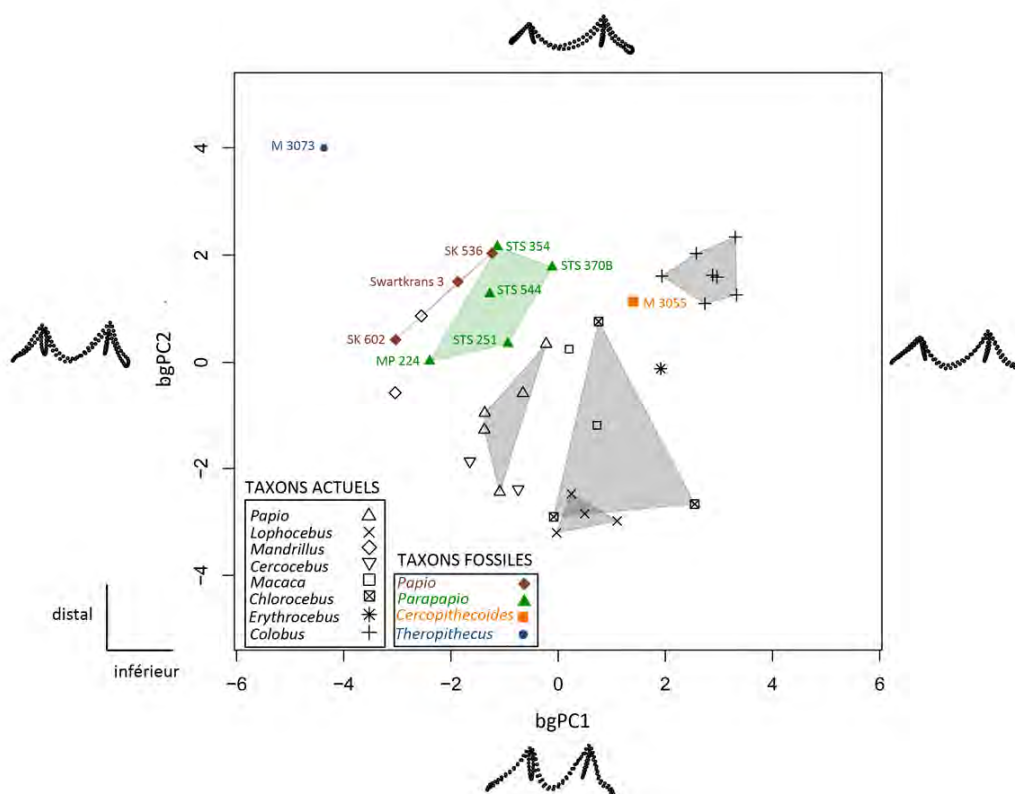


Fig. 4.5. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures non utilisées des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Les conformations extrêmes illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes et sont affichées vue linguale.

Nous avons également appliqué à notre échantillon la méthode des modèles déformables (Glaunès and Joshi, 2006 ; Durrleman, 2010 ; Durrleman *et al.*, 2012a, b ; Dumoncel *et al.*, 2014, 2015) afin de comparer et comprendre au mieux la variabilité morphologique de l'interface émail-dentine entre les taxons mais également au sein d'un même groupe (genre, espèce ou assemblage testé) (cf. section 3.3.2.). Comme dans le cas des points repères, nous avons testé deux groupes de dents ; l'un ne retenant que les surfaces complètes sans usure apicale des cornes de dentine et l'autre contenant un échantillon plus important dont l'usure n'excède par le stade 9C (Delson, 1973) (cf. section 3.3.). Quelque soit la position d'origine, toutes les molaires sont traitées comme des molaires droites pour pouvoir être directement comparables (les molaires gauches de l'échantillon ont été symétrisées) (cf. section 3.3.). Nous avons pu inclure les individus OST.AC.533 (*Cercopithecus cephus*) et 37477 (*Chlorocebus pygerythrus*), exclus de l'échantillon soumis à l'analyse Procruste car ils ne présentent pas de crête reconnaissable entre l'hypocone et le metacone (cas fréquent chez les membres de la tribu Cercopithecini ; Swindler, 2002).

Les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les individus sont utilisées pour générer des analyses en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.6.). En plus des graphiques classiques, nous avons également réalisé des cartographies de distribution des déformations sur les formes moyennes de chacun des taxons/groupes (FMT) représentés dans l'échantillon total afin de localiser précisément les régions participant le plus à la discrimination des taxons et proposer des interprétations biologiques (Fig. 4.7.). Les déformations dont les magnitudes sont les plus fortes sont représentées par des couleurs « chaudes » et les plus faibles par des couleurs « froides ». Dans notre échelle chromatique, la valeur la plus élevée correspond à la valeur maximale de déformation enregistrée pendant le processus de déformation qui est fixée par le groupe des spécimens fossiles de *Theropithecus*.

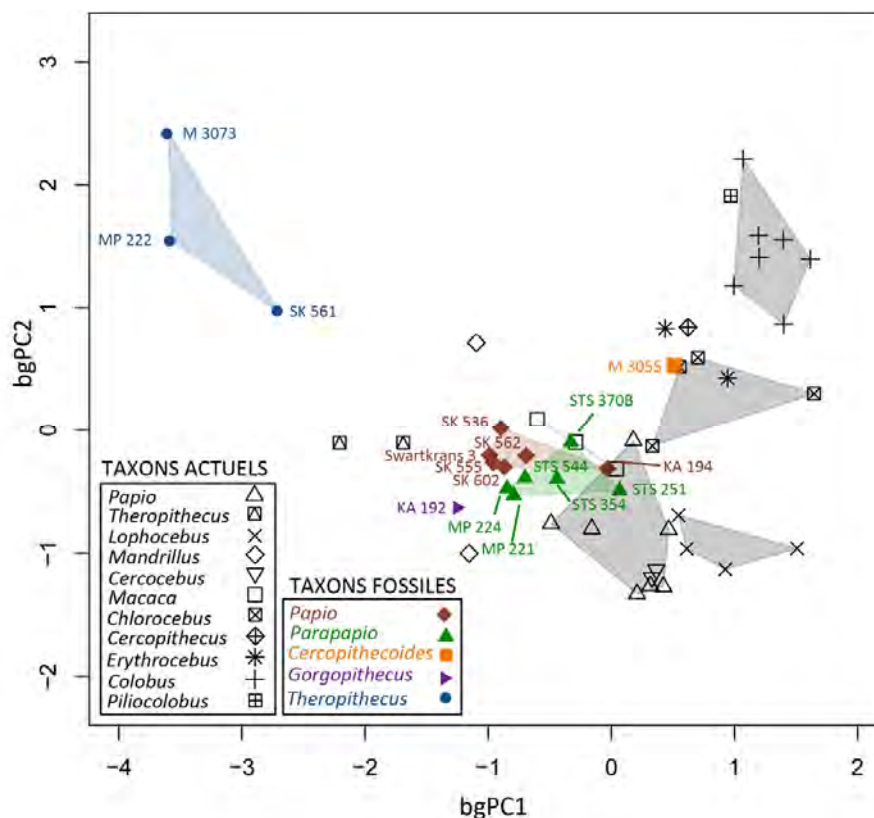


Fig. 4.6. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures.

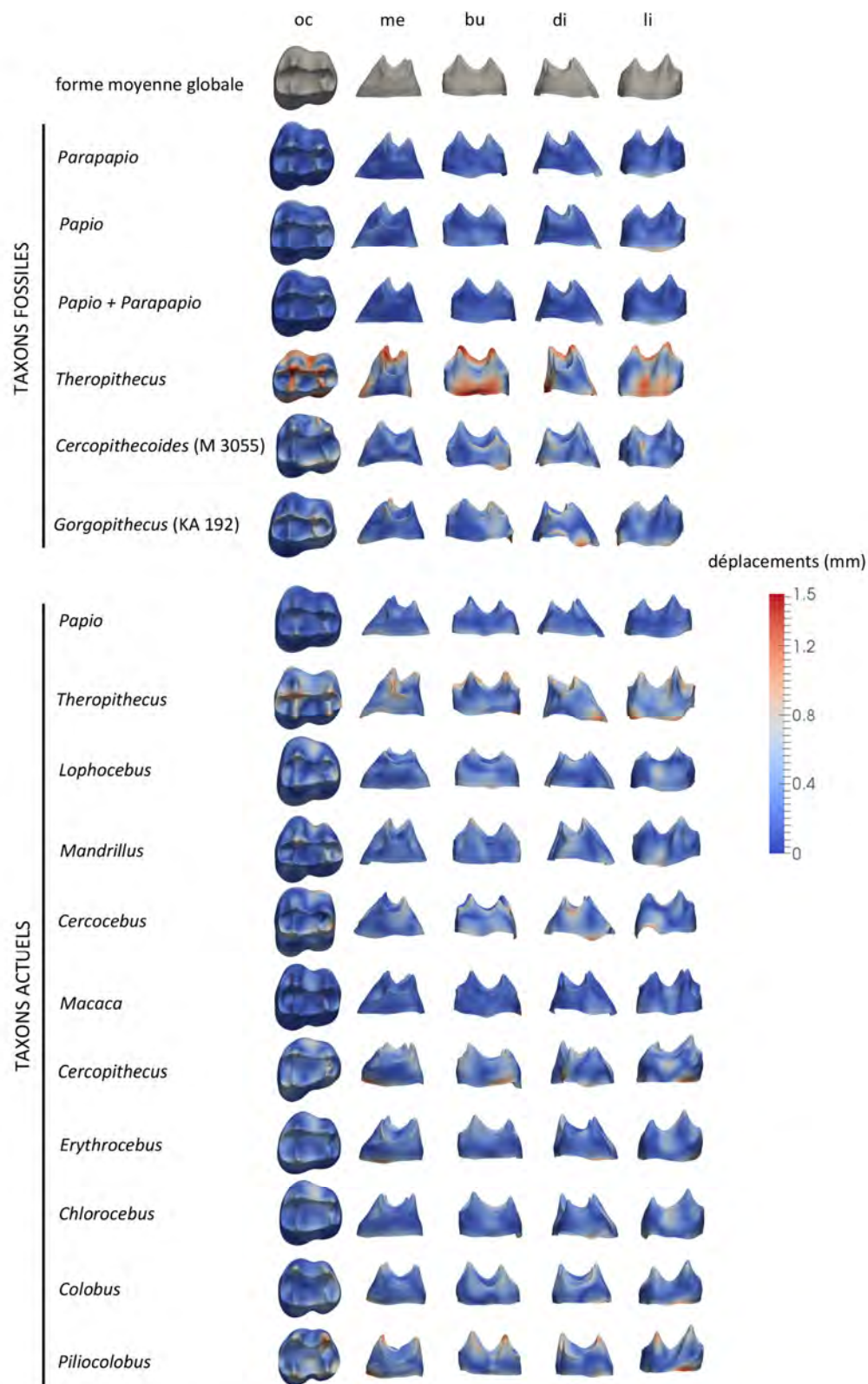


Fig. 4.7. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) vers les formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT) inclus dans l'étude et établies à partir des déformations calculées pour l'échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Images non à l'échelle.

La première composante de la bgPCA réalisée sur l'échantillon autorisant un certain degré d'usure discrimine les *Theropithecus* fossiles qui montrent une morphologie de l'EDJ mésio-distalement allongée et bucco-lingualement contractée dont les reliefs (*i.e.*, crêtes et cuspides) sont également plus hauts et marqués que la FMG. Des tendances similaires sont observées dans le groupe de *Theropithecus* actuels avec cependant des déplacements moins prononcés en termes de magnitude que pour leurs homologues fossiles, ce qui les rapprochent des autres groupes dans l'espace de conformation de la bgPCA. Ces descriptions sont conformes aux remarques sur la morphologie externe des molaires du genre *Theropithecus* (Jolly, 1972 ; Jablonski, 1993).

Les groupes fossiles de *Papio* et *Parapapio* se superposent et sont approchés par les spécimens actuels de *Mandrillus*, *Papio* et *Macaca*. Globalement, la forme de l'EDJ de ces groupes est très proche de la FMG mais s'en distingue cependant par des cuspides légèrement plus hautes. Afin de tester plus précisément la composition des taxons fossiles de *Papio* et *Parapapio*, nous avons réuni les spécimens dans un même groupe et généré une forme moyenne comparée à la FMG. Ce test nous permet de constater que l'incorporation des deux taxons dans un même ensemble n'entraîne pas une augmentation excessive de la magnitude des déformations et donc de la variabilité mais, au contraire, conserve le patron déjà observé séparément dans chacun des groupes, ce qui suggère une relative stabilité dans la morphologie de l'EDJ.

Le long de l'axe bgPC1, *Gorgopithecus* se rapproche de *Theropithecus* et *Mandrillus*, ces trois taxons ayant en commun un bassin distal contracté par rapport au modèle global. Le seul taxon fossile de colobine inclus dans cette étude, *Cercopithecoides*, est positionné proche des colobines modernes mais également de *Cholorocebus*, *Erythrocebus* et *Cercopithecus*, et se caractérise morphologiquement par des reliefs marqués sur la face linguale et un bassin distal particulièrement large par rapport à la FMG.

En ce qui concerne les taxons actuels, alors qu'ils se superposent le long de la première composante, l'axe bgPC2 discrimine clairement les colobines des autres groupes de cercopithécidés présents dans l'analyse. La distinction observée dans le graphique s'explique morphologiquement par des distances plus importantes entre les paires de cuspides mésiale et distale par rapport à la FMG, ce qui se traduit par l'allongement des crêtes transversales et l'augmentation de l'aire des bassins occlusaux. Les spécimens de *Lophocebus* forment un groupe distinct du reste de l'échantillon selon l'axe bgPC1, proche de *Cercocebus*, et les deux groupes de mangabey présentent en commun des bassins distal et mésial relativement réduits et des cuspides plus basses par rapport à la FMG. Comme précédemment remarqué sur la

surface externe de l'émail (Delson, 1975), l'évasement de la face linguale observé sur l'EDJ est plus fortement exprimé par les papionines, et plus particulièrement par le genre *Cercocebus*, alors qu'il est moins prononcé pour les colobines. Les individus représentant les genres *Erythrocebus* et *Cercopithecus* se rapprochent du groupe de *Chlorocebus* et sont définis ici par des crêtes et un paracone plus hauts par rapport à l'EDJ moyenne de référence.

La distribution observée pour l'échantillon des dents dont les cornes de dentine ne sont pas affectées par l'usure est très proche des résultats obtenus pour l'échantillon complet, d'après les résultats des calculs de déformations représentées par une analyse en composantes principales inter-groupes (Fig. 4.8.). Cependant, la variabilité calculée pour *Parapapio* est plus réduite car représentée par un nombre moins important d'individus et se distingue plus clairement du groupe de *Papio* fossiles. Cette tendance pourrait se traduire par une hauteur plus importante des cuspides pour ce dernier qui se révèle lorsque les dents non usées sont considérées. À ce détail près, les interprétations sur les relations entre les groupes ne sont pas modifiées et nous pouvons supposer que notre méthode, relativement robuste, autorise l'inclusion de dents usées jusqu'à un certain stade et que les caractères discriminants portés par l'interface émail-dentine ne se limitent pas à des variations dans les hauteurs des cuspides.

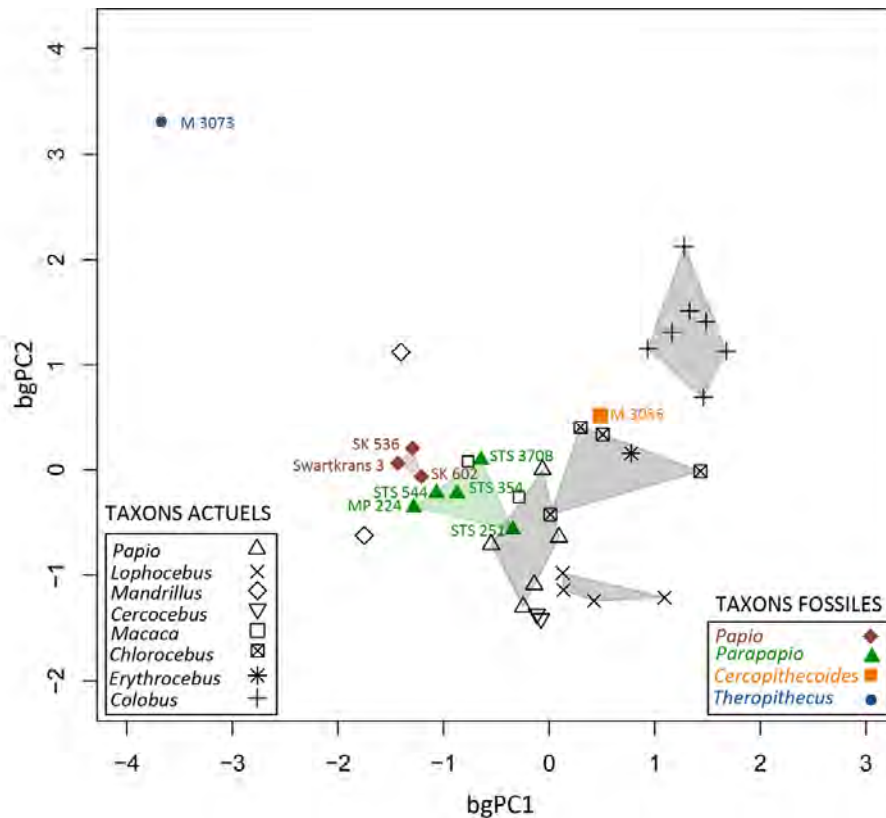


Fig. 4.8. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures non usées.

À partir du calcul des déformations entre la FMG et les individus, nous avons calculé une analyse en composantes principales et généré des cartographies représentant la variabilité intra-groupe exprimée par la variation de la forme moyenne du groupe le long des deux premiers axes pour chaque taxon fossile et actuel comprenant plus de deux individus (Fig. 4.9.) (cf. section 3.3.2.). Les échelles chromatiques représentent la magnitude des déformations enregistrées par la déformation de la forme moyenne le long de chacun des axes pour une déviation standard (un sigma). Afin de tester plus précisément la variation des spécimens inclus dans les genres *Parapapio* et *Papio* fossiles, nous avons également composé un ensemble comprenant les deux échantillons. Alors que selon le premier axe les déformations du groupe fossile de *Papio* se localisent avant tout sur le sommet du protocone, qui peut s'expliquer par l'usure de certains spécimens, le deuxième axe montre une variabilité qui affecte l'ensemble de la couronne mais avec une magnitude très faible (la plus basse enregistrée dans l'échantillon), de même pour le groupe de *Parapapio*. Une fois combinés, les deux échantillons montrent des magnitudes et distributions de déplacement compatibles avec la variabilité des *Papio* actuels. Pour l'ensemble des groupes explorés, la variabilité intra-

générique selon la première composante peut s'expliquer par la variation dans la hauteur des cuspides, probablement liée à l'usure, alors que pour la seconde composante les déformations affectent plutôt la conformation du bassin distal ainsi que le degré de « gonflement » de la surface linguale au niveau mésial. Cette tendance s'observe également dans notre groupe composite *Papio-Parapapio*.

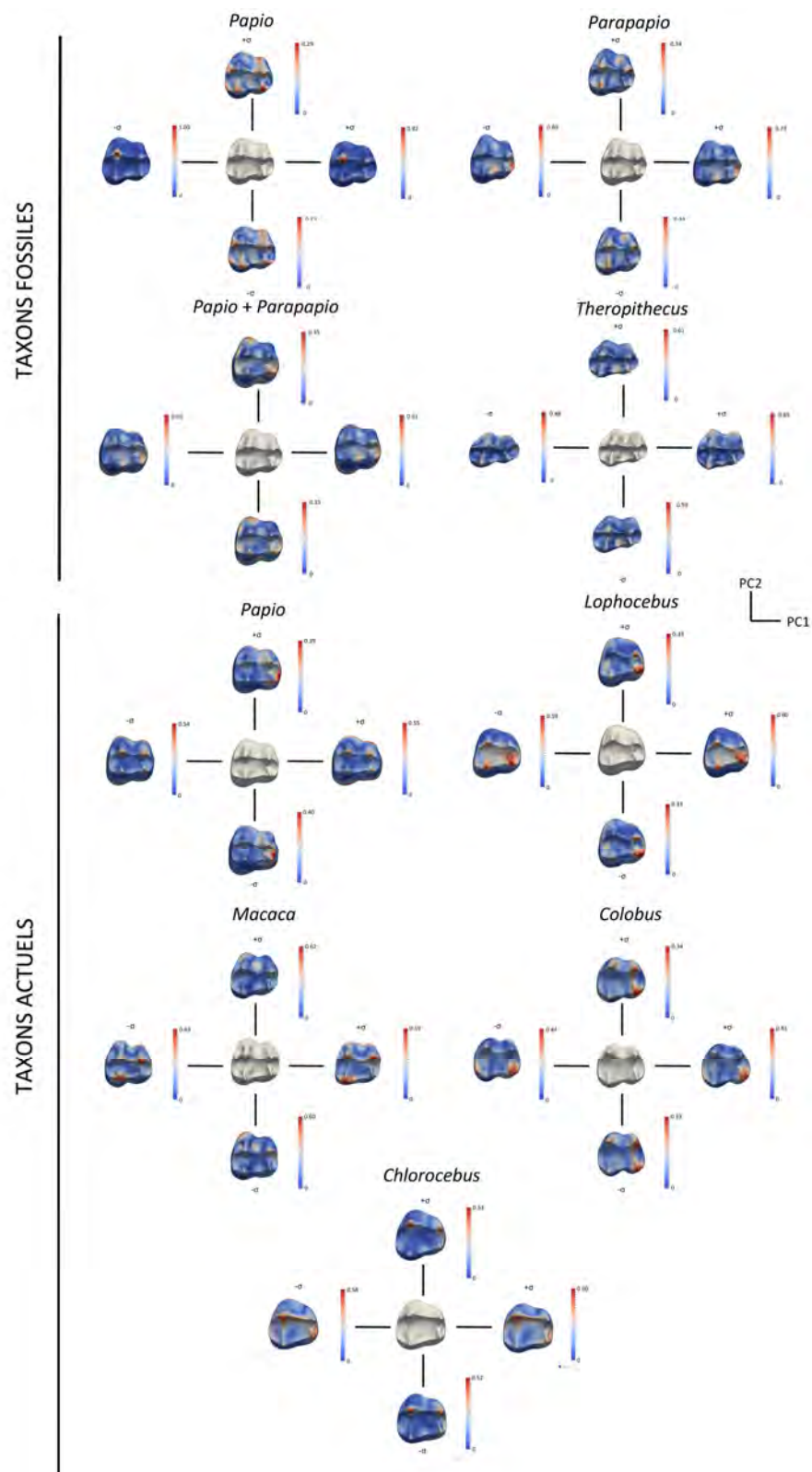


Fig. 4.9. Cartographies en vue occlusale de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans notre échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Images non à l'échelle.

Le cladogramme généré par la méthode de HCPC à partir d'une analyse en composante principale réalisée sur l'ensemble des individus permet de définir 7 groupes au total selon la hauteur des nœuds (Fig. 4.10.). La structure de l'arbre amène à constater en premier lieu la distinction entre les tribus Colobini (groupe A), Cercopithecini (groupe B) et Papionini (groupes C à G). À partir de cette division, on observe la classification de M 3055 (*Cercopithecoides williamsi*) parmi le groupe des colobines actuels et la séparation marquée des deux spécimens de *T. o. darti* MP 222 et M 3073 par rapport aux autres groupes de papionines. Le taxon *T. o. oswaldi*, représenté par SK 561, se distingue des autres représentants fossiles du genre en étant classé parmi le groupe de *Theropithecus* actuels. Les deux taxons actuels de mangabey *Cercocebus* et *Lophocebus* forment un clade séparé des autres papionines (groupe C). En revanche, la plupart des spécimens fossiles sont réunis sans distinction particulière, que ce soit taxinomique ou relatif au site de provenance, dans les groupes de papionines actuels E et F comprenant les genres *Papio*, *Macaca* et *Mandrillus* (un spécimen), excepté STS 251, qui est classé parmi les mangabeys. Néanmoins, il est intéressant de noter la proximité relative des spécimens de *Papio* fossiles de Swartkrans (SK 602, SK 536, SK 562, SK 555, Swartkrans 3).

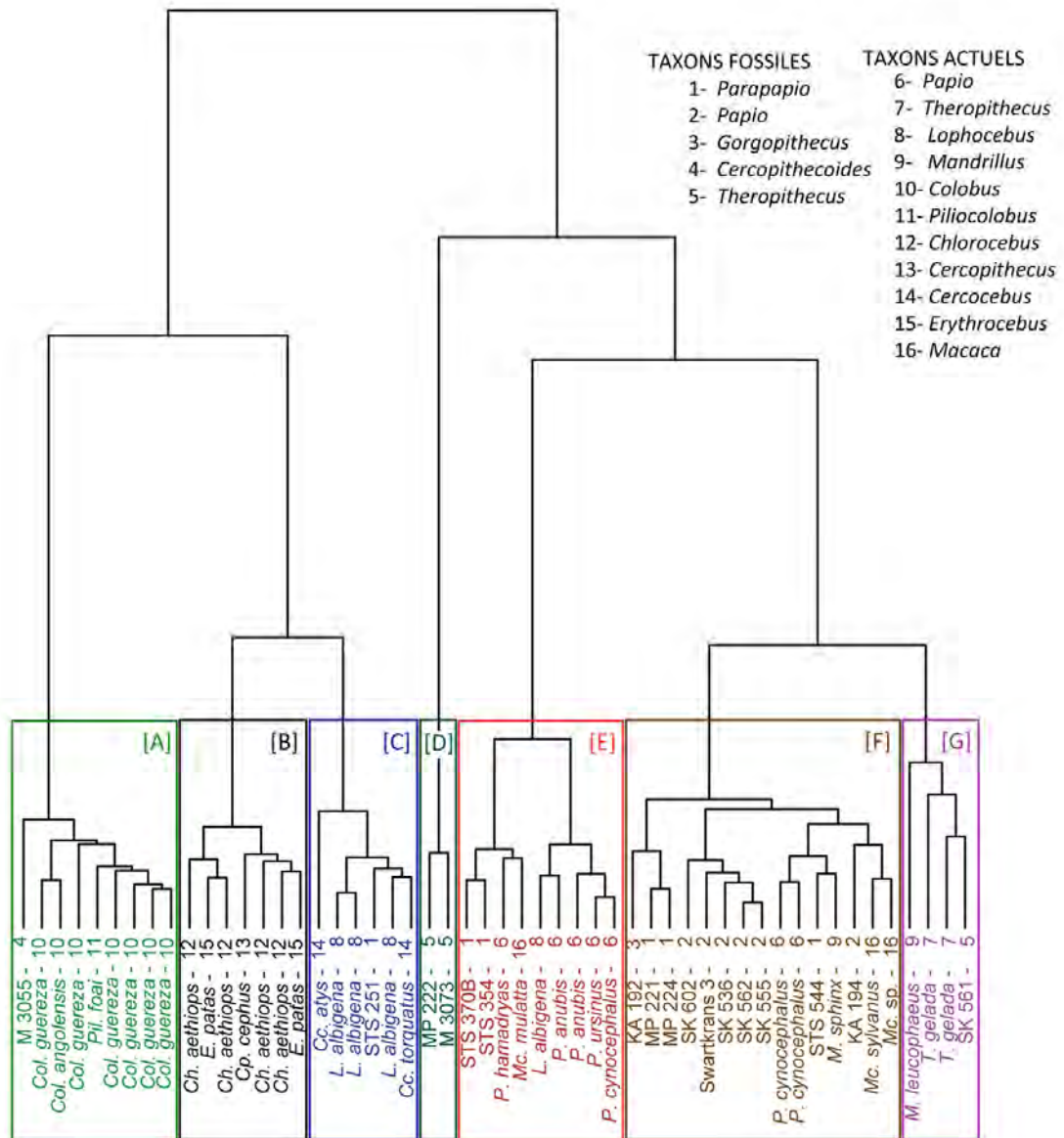


Fig. 4.10. Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels par la méthode des modèles déformables appliquées aux interfaces émail-dentine des troisièmes molaires supérieures. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au dessus).

Les troisièmes molaires inférieures

Nous avons retenu la méthode des modèles déformables pour caractériser la morphologie de l'interface émail-dentine des troisièmes molaires inférieures quand nous avons constaté qu'une partie importante de l'information n'était pas retranscrite par les points repères (cf. section 3.3.2.). Comme pour les troisièmes molaires supérieures, un groupe incluant les dents dont l'usure n'excède pas le stade 9C (Delson, 1973) et un groupe comprenant uniquement les dents dont les cornes de dentine ne sont pas affectées par l'usure ont été distingués dans notre échantillon.

Les résultats des analyses menées sur le groupe autorisant un certain degré d'usure sont illustrés par une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.11.) ainsi que par des cartographies de distribution des déformations relevées entre la forme moyenne globale (FMG) et les formes moyennes pour chacun des taxons/groupes considérés (Fig. 4.12.). Les déformations les plus fortes sont représentées par des couleurs « chaudes » et les plus faibles par des couleurs « froides ». Pour l'ensemble de l'échantillon, à l'exception de *Chlorocebus* et *Erythrocebus* qui sont associés à une échelle distincte étant donné la forte déformation localisée sur la partie distale, nous avons utilisé une échelle chromatique dont la valeur la plus élevée correspond à la valeur maximale de déplacement enregistrée pendant le processus de déformation (et correspond au groupe de spécimens fossiles de *Theropithecus*).

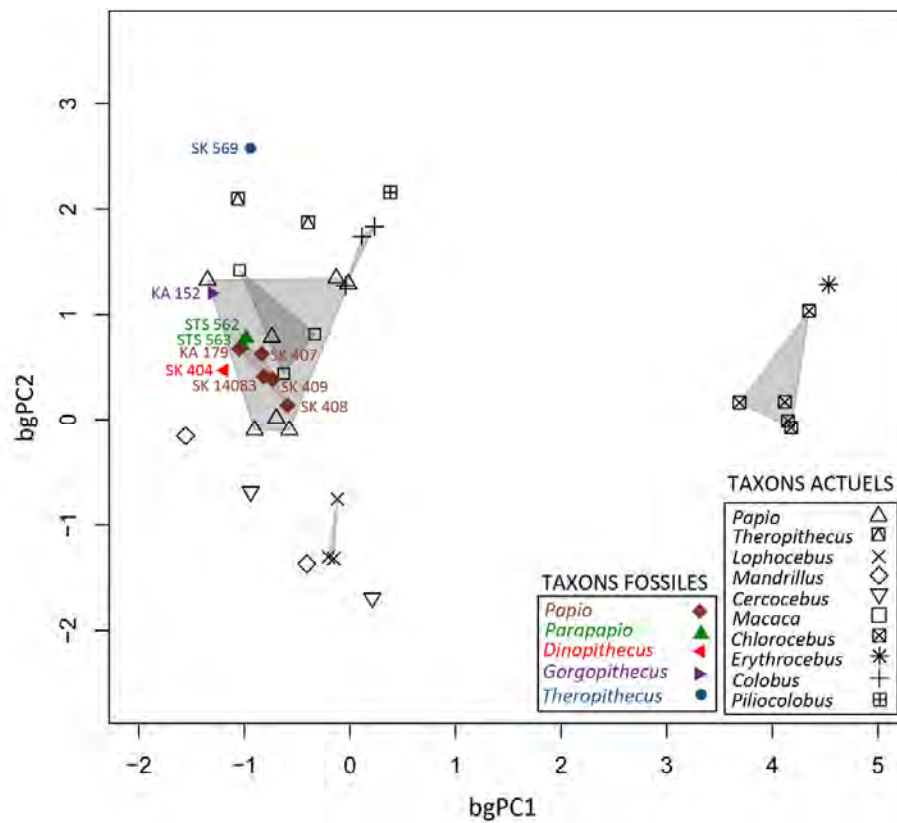


Fig. 4.11. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures.

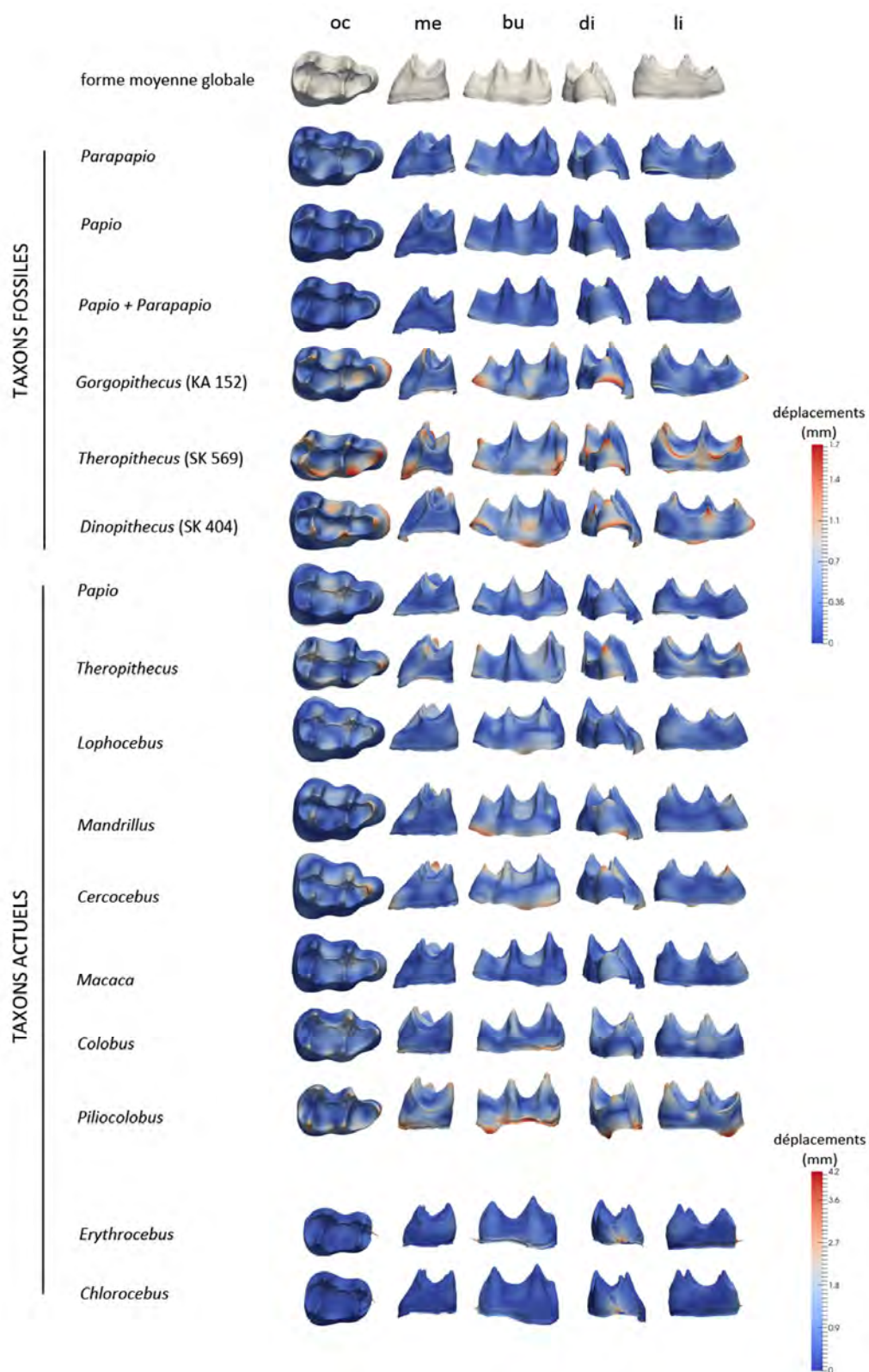


Fig. 4.12. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) vers les formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT) inclus dans l'étude et établies à partir des déformations calculées pour l'échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures des spécimens de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. oc : occlusal ; me : mésial ; bu : buccal ; di : distal ; li : lingual. Images non à l'échelle.

Selon la première composante de la bgPCA, les spécimens de *Chlorocebus* et *Erythrocebus* se distinguent clairement des autres taxons de cercopithécidés ; résultat attendu étant donné l'absence de l'hypoconulide (Swindler, 2002) et qui se retrouve dans la localisation des déformations concentrées spécifiquement sur la partie distale. Le long du deuxième axe bgPC2 se distinguent trois groupes avec, dans les valeurs négatives, les genres *Cercocebus*, *Lophocebus* et *Mandrillus*, dans les valeurs positives les plus hautes, les représentants fossiles et actuels de *Theropithecus* ainsi que les colobines *Colobus* et *Piliocolobus*. Enfin, entre ces deux grandes divisions se situent les représentants des genres *Gorgopithecus*, *Dinopithecus*, *Parapapio*, les spécimens du Plio-Pléistocène et actuels de *Papio* ainsi que *Macaca*.

Morphologiquement, la distinction des mangabeys et de *Mandrillus* par rapport aux autres papionines se traduit par une hauteur plus importante de l'hypoconulide par rapport à la forme moyenne globale exprimée par *Cercocebus* et *Mandrillus*. Ceux-ci partagent également avec *Lophocebus* un « gonflement » plus prononcé de la surface buccale localisée plutôt sur la partie mésiale, comme remarqué par Delson (1973, 1975) pour la surface occlusale. Les cartographies mettent également en évidence un décalage médial de l'hypoconulide pour *Cercocebus*, relevé également dans la morphologie externe par Eisenhart (1974) dans sa recherche de traits diagnostiques pour l'identification de spécimens affiliés à ce genre dans le registre fossile sud-africain.

Les représentants fossiles et actuels de *Theropithecus* se distinguent de la forme de référence par une interface émail-dentine contractée bucco-lingualement et plus allongée mésio-distalement, avec des cuspides relativement plus élevées. Ces caractéristiques sont également partagées avec les colobines actuels *Colobus* et *Piliocolobus*, convergence précédemment signalée par Szalay et Delson (1979) sur la morphologie de la surface externe des couronnes des molaires. Les colobines présentent également un espacement bucco-lingual plus important entre les cuspides par rapport aux autres taxons, ce qui a également été noté dans l'étude de l'EDJ sur des coupes 2D par Olejniczak *et al.* (2004).

Les genres *Papio* (comprenant les spécimens fossiles et actuels), *Macaca* et *Parapapio* sont globalement proches de la forme moyenne globale et en diffèrent principalement par des hauteurs de cuspides variables, comme pour les troisièmes molaires supérieures. Les spécimens de *Dinopithecus* et *Gorgopithecus* inclus dans l'étude se distinguent de la FMG par un entoconide très réduit pour le premier et, au contraire, un protocone particulièrement haut pour le second, les deux individus présentant également un allongement mésio-distal par le développement marqué de l'hypocone. Le spécimen de *Gorgopithecus* se rapproche

d'avantage des valeurs positives de la seconde composante occupée par *Theropithecus* que des autres taxons fossiles.

Comme pour les molaires supérieures, nous avons également regroupé les molaires inférieures des spécimens fossiles de *Papio* et *Parapapio* dans un même groupe afin de générer une forme moyenne et d'évaluer les déformations par rapport à la forme globale par les cartographies de déplacements. À la fois en termes de magnitude et de distribution, les déformations sont minimales entre les deux surfaces et révèlent une importante proximité.

La caractérisation de l'interface émail-dentine par les modèles déformables a également été conduite sur un échantillon plus réduit incluant uniquement des surfaces non usées et les résultats sont présentés dans une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.13.). Comme pour l'échantillon de l'analyse globale, de nouveau, *Chlorocebus* se sépare distinctement des autres taxons de cercopithécidés. En revanche, dans ce contexte-ci, le spécimen de *Parapapio* STS 563 se rapproche du groupe de papionines *Lophocebus*, *Cercocebus* et *Mandrillus* alors que les *Papio* fossiles sont localisés près des représentants actuels de *Papio* et *Macaca* ainsi que des autres taxons fossiles considérés dans l'étude.

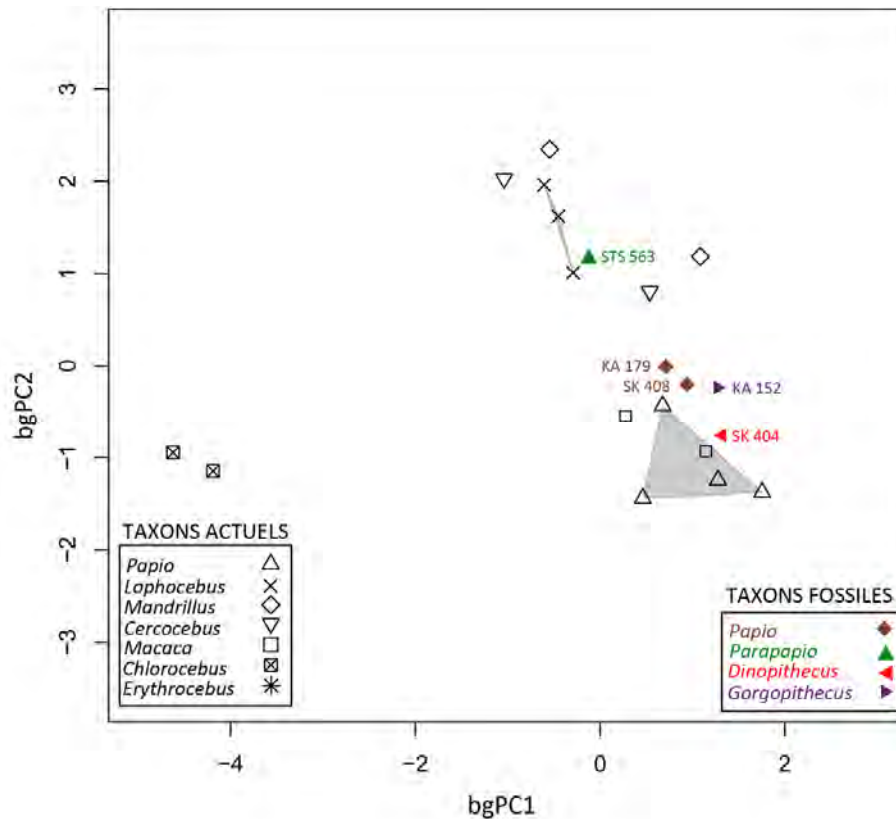


Fig. 4.13. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures non usées.

La représentation de la variabilité intra-groupe par l'analyse en composante principale générée à partir des résultats du calcul de déformation sur l'échantillon total est illustrée pour les taxons/groupes de plus de deux individus (Fig. 4.14). Les échelles chromatiques représentent les distances enregistrées par la déformation de la forme moyenne le long de chacun des axes pour une déviation standard (un sigma). Les variations dans la hauteur des cuspides (pour lesquelles l'usure apicale est certainement impliquée) et dans l'expression de l'hypoconulide constituent les principales sources de variabilité dans l'échantillon total. Le taxon fossile de *Papio* et le groupe constitué à la fois des spécimens fossiles de *Papio* et *Parapapio* sont globalement moins variables que le groupe de *Papio* actuel en termes de magnitude même si la variabilité affecte, en plus des sommets des cuspides, des surfaces plus larges de l'interface émail-dentine. Alors que les cartographies semblent indiquer une importante variabilité pour le genre *Colobus*, en réalité les déformations sont plus faibles en intensité que n'importe quel autre taxon représenté dans notre échantillon (cf. valeurs maximales des échelles de distances).

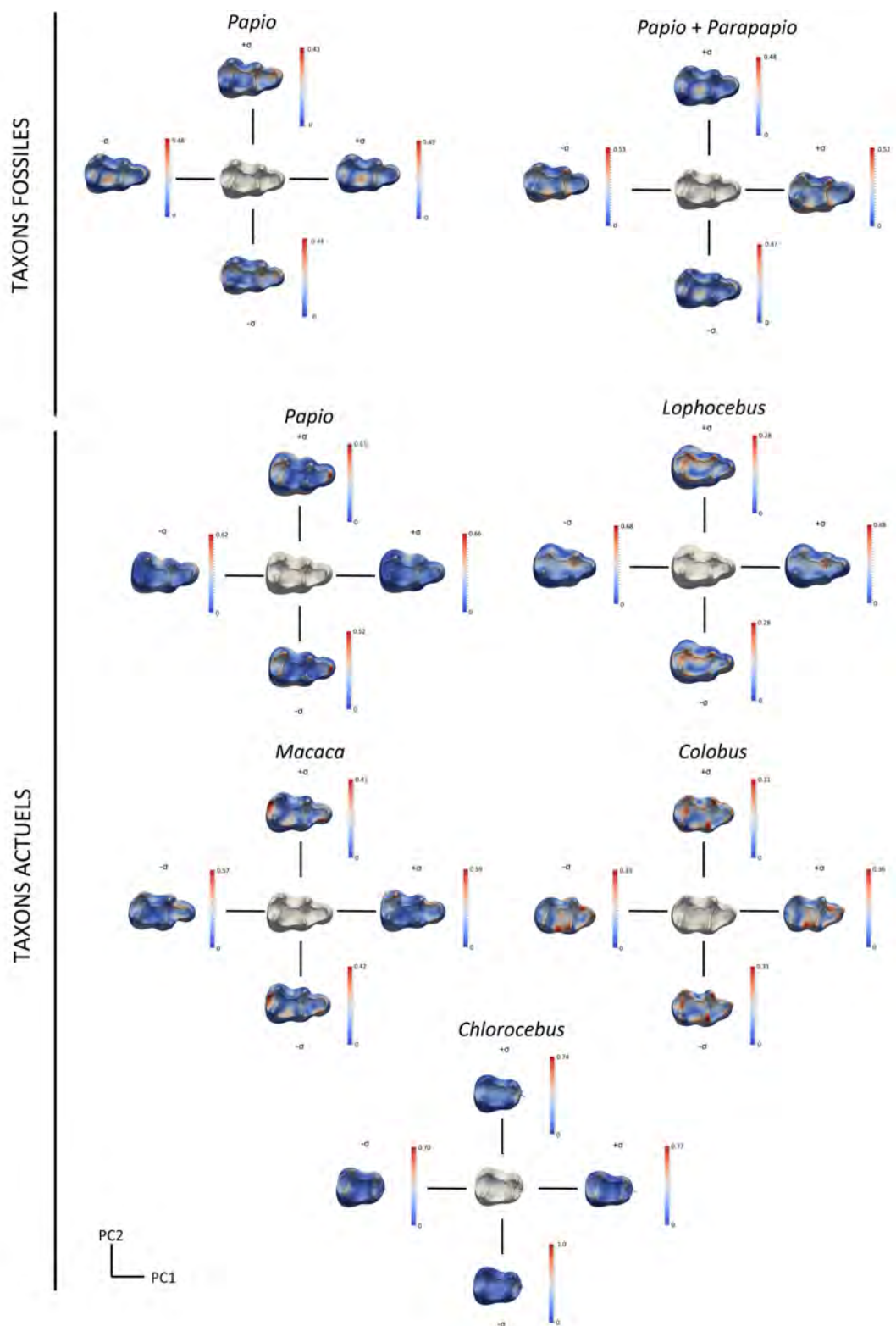


Fig. 4.14. Cartographies en vue occlusale de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon/groupe (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans notre échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels. Images non à l'échelle.

Le cladogramme généré à partir de l'analyse en composantes principales réalisée sur les résultats des déformations entre la forme moyenne globale et les individus propose une interprétation plus fine de la distribution des spécimens dans notre échantillon et des affinités qu'ils entretiennent (Fig. 4.15.). En plus de la distinction majeure entre les tribus Cercopithecini (groupes A et B), d'un côté, et Colobini (groupe E) et Papionini (groupes C à I en excluant le groupe E) de l'autre, on observe une séparation marquée de *Lophocebus* et *Cercocebus*, réunis dans un même clade (groupe C), des autres papionines présents dans l'analyse. De plus, à l'exception d'un spécimen, tous les représentants actuels de *Papio* sont réunis dans le groupe D et, de la même façon, l'ensemble des colobines est compris dans le groupe E.

Le spécimen fossile de *T. o. oswaldi* SK 569 est inclus dans le groupe F, qui contient également les représentants actuels de *Theropithecus*. Les deux spécimens des taxons *Gorgopithecus* (KA 152) et *Dinopithecus* (SK 404) sont contenus ici dans le groupe G, dont l'embranchement dans le cladogramme suit celui de *Theropithecus*, avec un individu de la forme de *Papio* présente à Swartkrans (SK 14083). Les spécimens de Swartkrans SK 407, SK 408 et SK 409, attribués à l'espèce *Papio robinsoni*, sont inclus dans le groupe H, qui contient également deux spécimens de *Mandrillus* et *Papio* actuel. Le groupe I rassemble le genre *Macaca* ainsi que le spécimen KA 179, assigné à *Papio angusticeps*, et les spécimens STS 563 et STS 562, représentants respectivement la condition de *Parapapio whitei* et *Parapapio broomi*. De part leur statut de morphotype ancestral des papionines (Delson, 1975), le regroupement des trois spécimens de *Macaca* au sein d'un même clade est informatif pour définir l'état des caractères des taxons fossiles associés, ici les spécimens de *Parapapio* et *Papio* de Sterkfontein et Kromdraai A (cf. section 5).

La distinction suggérée ici entre les individus de *Papio* de Swartkrans et *Parapapio* de Sterkfontein indiquent une séparation potentielle entre les deux genres, malgré de fortes similitudes morphologiques. L'analyse des formes moyennes de chacun des deux taxons en question (Fig. 4.12.) explique potentiellement cette différence par des cuspidés légèrement plus hautes et plus rapprochées entre elles pour *Papio* par rapport à *Parapapio*.

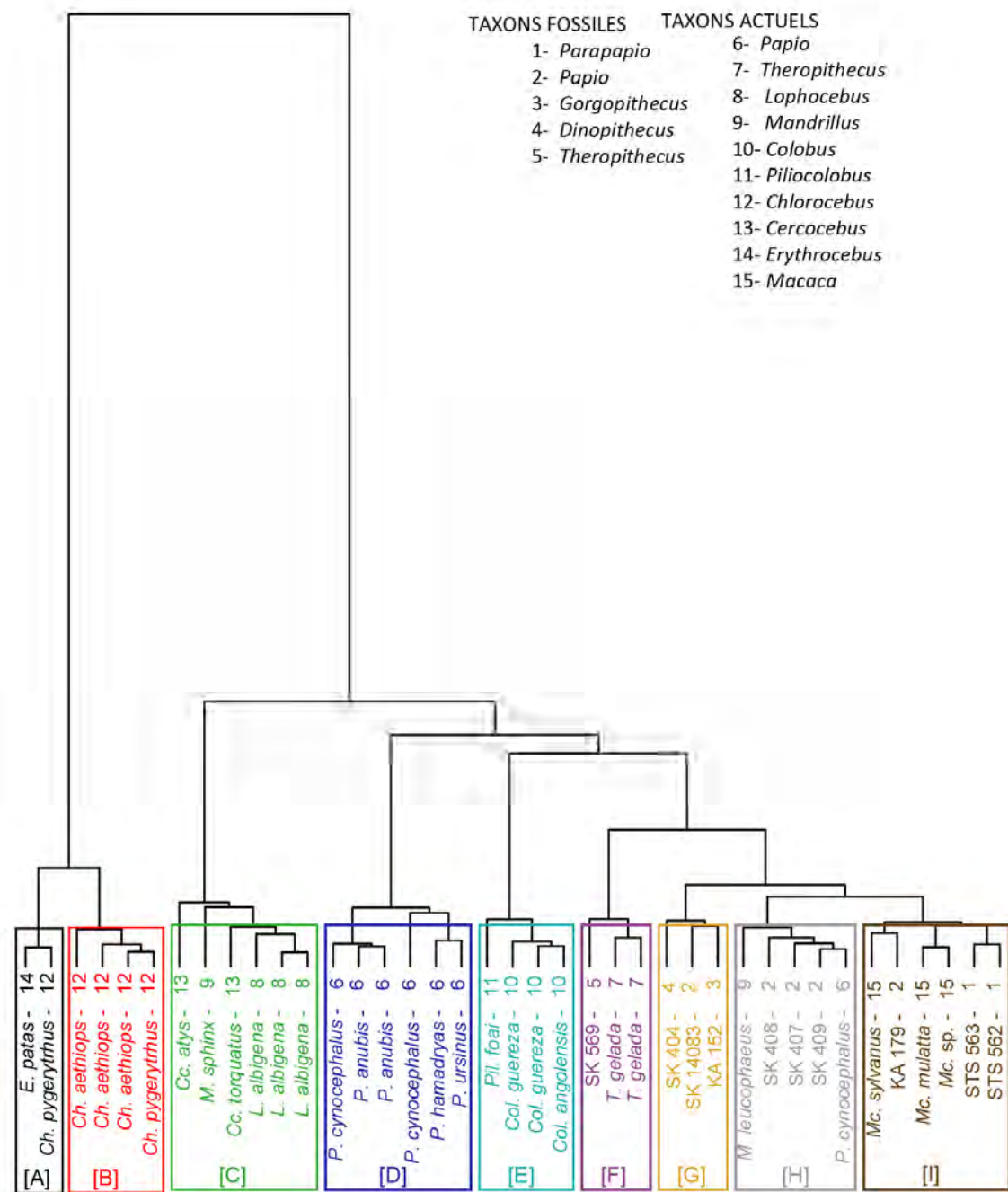


Fig. 4.15. Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés fossiles du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels par la méthode des modèles déformables appliquées aux interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au-dessus).

Les résultats de la caractérisation de la structure interne de la troisième molaire supérieure des spécimens fossiles de Kromdraai A, Makapansgat, Swartkrans et Sterkfontein incluant la proportion des tissus et les analyses Procruste de la jonction émail-dentine ont été présentés dans des communications à l'occasion du *86rd Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists* tenu à Calgary du 8 au 12 Avril 2014 (cf. résumé ci-après); ainsi que pour le *4rd Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution*, organisé à Florence du 18 au 20 Septembre 2014 (cf. résumé ci-après). Les résultats de la quantification de la proportion des tissus et des analyses morphométriques par la méthode des modèles déformables font également l'objet d'une publication en cours soumise au *Journal of Human Evolution*.

Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Bam, L., Hoffman, J., De Beer, F., Braga, J., 2014. Full sequence dating of South African early hominins units based on new cercopithecoid chronological markers. Am. J. Phys. Anthropol. 153, suppl. 56, 58: 74 (résumé).

were collected by interview and hemoglobin concentration was measured noninvasively (Masimo Pronto-7™).

The average western age was 55 + 10.5 (SD) years, number of pregnancies was 6.5 + 2.9 (SD). The average hemoglobin concentration was 13.9 + 1.47 gm/dl (n=566). Hemoglobin concentration did not increase with altitude; it increased slightly with age ($r=0.085$, $p=0.04$). It did not associate with number of pregnancies, living children, infant deaths, or prenatal deaths when age at marriage and age were also considered. These findings suggest that either hemoglobin concentration may not be under selection presently or that control over additional direct and indirect socioeconomic factors influencing fertility is required to detect an association.

This research was funded by National Science Foundation award number 1153911 to CMB.

Age and sex related cortical bone loss in two Imperial Roman skeletal populations: Exploring the interplay between gender, social status and the life course

PATRICK BEAUCHESNE and SABRINA C. AGARWAL. Department of Anthropology, UC Berkeley.

This poster compares age- and sex-related patterns of cortical bone loss, assessed by metacarpal radiogrammetry from two Roman skeletal samples, Velia (1st and 2nd centuries AD) and Isola Sacra (1st to 3rd centuries AD). Patterns of bone loss at Isola Sacra have been reported previously, but not using radiogrammetry. The purpose of this research was to expand the available data for bone loss at Isola Sacra, and also to examine how differing patterns of activity and diet between the two populations contributed to patterns of bone maintenance and loss. It was hypothesized, based on previous work, that patterns of age and sex-related bone loss in the Isola Sacra sample (N = 85) would mirror those reported in modern populations and thus show significant sex differences with age. The Velia sample (N = 70) has previously been shown to not have sex differences with age, although significant age-related changes with the metacarpal index were noted. As hypothesized, the Isola Sacra sample shows significant differences in the quantity of cortical bone between three age groups (18-29 yrs., 30-49 yrs., 50+ yrs.) for both sexes, as well as significant sex differences in the metacarpal cortical index in the 30-49 and 50+ age groups. While Velia and Isola Sacra are similar in many respects, the results of this research suggest important social differences may have contributed to the observed sex differences. We emphasize the possible biocultural and gender-related factors over the life course that may have contributed to the patterns of bone maintenance.

Full sequence dating of South African early hominins units based on new cercopithecoid chronological markers

AMÉLIE BEAUDET¹, LAURENT BRUXELLES^{2,3}, ROBERTO MACCHIARELLI^{4,5}, JEAN DUMONCEL¹, JOHN FRANCIS THACKERAY⁶, LUNGA

BAM⁷, JAKOBUS HOFFMAN⁷, FRIKKIE DE BEER⁷ and JOSÉ BRAGA^{1,6,8}. ¹Computer-Assisted Palaeoanthropology Team, UMR 5288 CNRS, Université de Toulouse, France, ²INRAP, TRACES, UMR 5608 CNRS, Université de Toulouse, France, ³GAES, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa, ⁴Département de Préhistoire, UMR 7194 CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, ⁵Département Géosciences, Université de Poitiers, France, ⁶Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa, ⁷Radiation Science, South African Nuclear Energy Corporation, Pretoria, South Africa, ⁸Vertebrates Department, Plio-Pleistocene Palaeontology Section, Ditsong National Museum of Natural History, Pretoria, South Africa.

Opportunities to assess the age of South African Plio-Pleistocene sites by absolute radiochronological methods are limited by the nature of the cave deposits and the complex related stratigraphy. Although faunal dating has certain limitations, biostratigraphic comparisons carefully performed at regional scale still represent one of the most reliable methods for temporal seriation of the South African paleocaves. Given the high density of their remains and their stratigraphical co-occurrence with hominin remains, cercopithecoids are among the best candidates as temporal biomarkers for dating such paleontological sites.

Our sample investigated so far consists of cranial specimens representing eleven fossil papionin and colobine taxa from different stratigraphic units at Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai and Makapansgat, and a representative sample of seven extant cercopithecoid species. The fossil remains (n>100) were detailed by X-ray microCT at the South African Nuclear Energy Corporation (Necsa). A number of craniodental features describing the endocranium, the middle/inner ear cavity, the inner facial morphology, and tooth endostructural organization have been virtually extracted in both fossil and extant specimens and comparatively assessed by methods of geometric morphometrics (original deformation-based models) and phylogenetic analysis, among other methods.

Besides providing new quantitative evidence for clarifying the still debated taxonomic and phylogenetic status of some South African fossil cercopithecoids, our results assess for the first time the variability of the geometry and dimensions of the bony labyrinth, of the enamel-dentine junction, of tooth tissue proportions (including enamel thickness topographic variation) which, together with the occurrence of the maxillary sinuses, behave as efficient taxon-related chronological markers.

Funded by the Center of Research and Higher Education (PRES) of Toulouse, the Midi-Pyrénées Region, the French Ministry of Foreign Affairs.

Intrasite variability in subadult burial during the Iberian Copper Age

JESS BECK. Department of Anthropology, University of Michigan.

Subadult burials during European late prehistory have the potential to shed light on

issues of ancient demography, identity formation, social organization and lived experience in the past. However, they remain relatively under-explored in the literature. Here, I focus on the case of Marroquíes Bajos, a 113 hectare Copper Age enclosure site in Andalusia that was salvage-excavated in advance of urban expansion of the city of Jaén during the last two decades. The internal organization of the site, with a series of concentric ditches as well as an adobe wall around the fifth ditch, is evidence for the investment of a great amount of communal labor in site construction and maintenance. Importantly, excavations of Marroquíes Bajos have revealed seven discrete mortuary areas, including individual or communal burial in subterranean domes, tombs located in artificial caves, and inhumation in the concentric ditches themselves. Here, I compare the proportion, categorical age and formal treatment of subadults from Necropolis 3 and Communal Burial 5 to my recent investigation of an additional two necropolises from the site. My bioarchaeological analysis of Necropolis 1 and Necropolis 2 provides a more extensive formal, spatial and temporal backdrop against which to examine variation in the treatment of subadults at the site. Results suggest significant intrasite variability in the form and practice of subadult burial in Copper Age Iberia. This variability has important implications for social organization and the construction of community identity at large-scale centers during the Chalcolithic in southern Spain.

Supported by a James B. Griffin scholarship from the University of Michigan Museum of Anthropology.

Isotopic analysis of diet among Archaic (10,000-2,000BP) and Early Ceramic (2000-1500BP) prehistoric groups in North-Central Chile

CRISTIAN BECKER¹, MARTA P. ALFONSO-DURRUTY², NICOLE MISARTI³ and ANDRÉS TRONCOSO⁴. ¹Department of Anthropology, Museo Nacional Historia Natural, ²Sociology, Anthropology and Social Work Department, Kansas State University, ³Water and Environmental Research Center, University of Alaska, Fairbanks, ⁴Department of Anthropology, Universidad de Chile.

Archaic archaeological sites (10,000-2,000 BP) in Chile's Semiarid North are characterized by the presence of hunter-gatherers groups that focused mostly on coastal resources. Due to climatic changes, local groups intensified their exploitation of marine and plant resources towards the Late Archaic (4000-2000 BP). This initial manipulation of plants would culminate with their domestication during the Early Ceramic period (2000-1500 BP). In fact, the presence of mortars and grinders at Early Ceramic sites, suggests that the diet of these groups was supplemented with cultigens such as maize and quinoa, although it was still composed mostly of marine resources. To date, most of the evidence used to reconstruct the diet of these groups is indirect, and their interpretation is informed by a cultural-evolution model that interprets change as the result of a continuous and successful adaptive process. By using isotopic analysis, the goal of this study is to

Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., De Beer, F., Braga, J., 2014. Time-related changes in fossil cercopithecoid inner craniodental structures and chronological seriation of South African hominin-bearing sites. Proc. Europ. Soc. Hum. Evol. 3, 37 (résumé).

Podium Presentation: Session 10, Sa (14:00)

Time-related changes in fossil cercopithecoid inner craniodental structures and chronological seriation of South African hominin-bearing sites

Amélie Beaudet¹, Laurent Bruxelles^{2,3,4}, Roberto Macchiarelli^{5,6}, Jean Dumoncel^{1,7}, John Francis Thackeray⁸, Frikkie De Beer⁹, José Braga^{1,10}

1 - Laboratoire d'Anthropologie Moléculaire et Imagerie de Synthèse, UMR 5288 CNRS, Université de Toulouse, France · 2 - TRACES, UMR 5608 CNRS, Université de Toulouse, France · 3 - GAES, University of the Witwatersrand, South Africa · 4 - INRAP, France · 5 - UMR 7194 CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France · 6 - Département Géosciences, Université de Poitiers, France · 7 - Institut de Recherche en Informatique de Toulouse, UMR 5505 CNRS, Université de Toulouse, France · 8 - Evolutionary Studies Institute, University of the Witwatersrand, South Africa · 9 - South African Nuclear Energy Corporation · 10 - Ditsong National Museum of Natural History, South Africa

Phylogenetic and evolutionary reconstructions of southern African fossil hominin assemblages are limited by difficulties related to direct application of chronometric methods because of the nature itself of the karst deposits and of their complex stratigraphy [1]. As yet, biostratigraphic comparisons and inter-sites correlations are among the most reliable methods for temporal seriation of the paleocaves [2, 3]. Given the relative high density of their remains occurring in eastern and southern African sites, their large geographic distribution and common stratigraphical association with hominin remains, cercopithecoids are among the best candidates in the search for temporal biomarkers suitable for dating South African paleontological sites [4]. In this perspective, refinement in the characterization of their time-related evolutionary changes and morphostructural variation patterns is necessary. We investigated the craniodental remains (N>80) from ten fossil papionin and colobine taxa selected from different stratigraphic units at Sterkfontein, Swartkrans, Kromdraai and Makapansgat, and also considered for comparison a representative sample of seven extant species. The fossil remains were detailed by X-ray microCT at a spatial resolution ranging from 20 to 120 µm at the South African Nuclear Energy Corporation (Necsa) and the Evolutionary Studies Institute at the University of the Wits, Johannesburg. Depending on the preservation quality and degree of completeness of each specimen, we detailed for their subtle morphology four inner craniodental structures considered as rather effective in discriminating among extant hominid and fossil hominin taxa, but that have not been extensively reported for their variation patterns in other primate clades and, mostly, have not been taken simultaneously into account in a comparative perspective. More specifically, we assessed tooth endostructural organization and the morphology of the bony labyrinth, the inner facial skeleton, and of the endocranium. Following 3D virtual reconstruction, the geometry, morphology and dimensions of these structures have been comparatively assessed on the fossil and modern specimens by linear, surfacic and volumetric variables, as well as by geometric morphometrics methods (semilandmarks and deformation-based models). Currently available results show that the morphologies of the enamel-dentine junction and of the semi-circular canal are particularly efficient in discriminating at specific level among the cercopithecoid taxa considered in this study, thus allowing for some taxonomic and phylogenetic refinement (e.g., in the case of the large papionin taxa *Dinopithecus ingens* and *Gorgopithecus major*). In addition, they reveal that the investigated structures are time-sensitive and show evolutionary changes in fossil taxa. By using different states of these indicators as chronological markers, we thus preliminary revised the sequences of the cited South African sites showing that, with the only exception of Kromdraai A, our temporal attributions are consistent with the biozones proposed by Heaton [5].

Acknowledgements: S. Potze, C. Steininger and B. Zipfeld for access to fossil material; J. Cuisin for comparative material; G. Clément and M. Garcia-Sanz for acquisitions at the MNHN, L. Bam and J. Hoffman at Necsa, and T. Jashashvili and K. Carlson at the Univ. of the Wits; E. Delson and N. Jablonski for scientific collaboration; D. Ginibriere and C. Zanolli for contribution to data processing; the National Research Foundation (NRF) and the Dept. of Science and Technology (DST) of South Africa. Research supported by the Center of Research and Higher Education (PRES) of Toulouse, the Midi-Pyrénées Region, the French Ministry of Foreign Affairs.

References: [1] Herries, A.I.R., Curnoe, D., Adams, J.W., 2009. A multi-disciplinary seriation of early *Homo* and *Paranthropus* bearing paleocaves in Southern Africa. *Quat. Int.* 202, 14-28. [2] Delson, E., 1984. Cercopithecoid biochronology of the African Plio-Pleistocene: Correlation among eastern and southern hominid-bearing localities. *Cour. Forsch. Inst. Senck.* 69, 199-218. [3] Delson, E., 1988. Chronology of South African australopithecine site units. In: Grine, F. (Ed.), *Evolutionary History of the "Robust" Australopithecines*. Aldine, New York, pp. 317-324. [4] Jablonski, N.G., Frost, S., 2010. Cercopithecoidae. In: Wederlin, L., Sanders, W.J. (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, London, pp. 394-428. [5] Heaton, J.L., 2006. *Taxonomy of the Sterkfontein Fossil Cercopithecoidae: the Papionini of Members 2 and 4* (Gauteng, South Africa). Ph. D. Dissertation, Indiana University.

4.2. Le labyrinthe osseux

Dans cette section nous présentons les résultats de l'investigation du labyrinthe osseux qui constitue une source importante d'indices pour les reconstructions phylogénétiques et la discrimination des taxons (*e.g.*, Spoor, 1993 ; Spoor *et al.*, 2003 ; Lebrun *et al.*, 2010 ; Gunz *et al.*, 2012; Braga *et al.*, 2013, 2015). Nous avons détaillé les composantes du labyrinthe osseux conservées dans 19 spécimens de cercopithécidés des sites sud-africains du Plio-Pléistocène (sur 23 effectivement reconstruits) comparés à 78 individus actuels en caractérisant leur agencement les uns par rapport aux autres et également les conformations de chacune par des protocoles adaptés à la complexité des structures (Beaudet *et al.*, 2014a, b, c ; 2015c). La composition de l'échantillon fossile pour chacun des paramètres quantifié est dépendante du degré de conservation du labyrinthe osseux dans les spécimens (Tab. 4.7.). Dans le cadre de nos études, la préservation du labyrinthe osseux est considérée suffisante pour nos analyses lorsqu'il est possible d'identifier les repères anatomiques nécessaires à la quantification des variables avec fiabilité (cf. sections 3.3. et 3.4.). Selon ces critères, nous avons exclu 4 spécimens fossiles de nos analyses. Le spécimen KA 192 (*G. major*) ne conserve que la croix commune et le début des canaux semi-circulaires antérieur et postérieur pour le côté droit et des fragments des trois canaux semi-circulaires sans le vestibule pour le côté gauche. Le labyrinthe droit du spécimen KA 194 (*P. angusticeps*) conserve la croix commune et les jonctions avec les canaux semi-circulaires antérieur et postérieur. Le spécimen TP 11 (*Papio izodi*) ne présente que quelques fragments visibles sur les coupes microtomographiques. L'oreille interne du spécimen TvI. 211 (*P. spelaeus*) est affectée par des phénomènes de déformations taphonomiques difficiles à évaluer.

spécimen/échantillon	dimensions	SCC	angles	PC	OWA	MGL	MSCC	MC
taxons fossiles								
<i>Parapapio (Pp.) jonesi</i>	STS 565	X	X	X		X	X	X
<i>Pp. broomi</i>	STS 564	X	X (-C)		X		X	
	MP 224	X	X				X	
<i>Pp. whitei</i>	STS 370C	X	X	X	X	X	X	X
	MP 221	X	X (-C)				X	
<i>Pp. antiquus</i>	TP 8	X						
<i>Pp. sp.</i>	M 3133	X	X	X		X	X	X
	MP 208	X	X (-C)				X	
<i>Papio (P.) angusticeps</i>	KA 194	X			nc			
<i>P. izodi</i>	TP 11				nc			
<i>P. spelaeus</i>	TvI. 211				nc			
<i>Theropithecus (T.) oswaldi</i>	SK 561	X	X	X	X	X	X	X
<i>(o.) oswaldi</i>	M 3073	X	X				X	
<i>T. o. darti</i>	MP 222	X	X	X		X	X	X
	STS 252	X	X	X	X	X	X	X
<i>Cercopithecoides williamsi</i>	STS 394A			X	X			X
	STS559A	X	X		X		X	
	M 3055	X	X				X	
	MP 3a	X	X	X	X	X	X	
	MP 36	X	X	X		X	X	
<i>Gorgopithecus major</i>	KA 192				nc			
<i>Dinopithecus ingens</i>	SK 554	X	X	X	X	X	X	X
	SK 599	X	X	X		X	X	X
taxons actuels		20	20	20	19	21	21	21
<i>Papio</i>		2	2	2	2	3	3	3
<i>Theropithecus</i>								

spécimen/échantillon (suite)	dimensions	SCC	angles	PC	OWA	MGL	MSCC	MC
taxons actuels (suite)								
<i>Lophocebus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Mandrillus</i>	6	6	6	6	6	6	6	6
<i>Cercocebus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Macaca</i>	6	6	6	6	6	8	8	8
<i>Cercopithecus</i>	4	4	4	4	4	4	4	4
<i>Erythrocebus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chlorocebus</i>	5	5	5	5	5	5	5	5
<i>Colobus</i>	11	11	11	11	11	15	15	15
<i>Ptilocolobus</i>	5	5	5	5	5	7	7	7

Tab. 4.7. Nombre de spécimens cercopithécidés composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans le labyrinthe osseux. PC : paramètres cochléaires ; OWA : fenêtre ovale ; SCC : canaux semi-circulaires ; MGL : morphologie globale du labyrinthe osseux ; MSCC : morphologie des canaux semi-circulaires et de la croix commune ; MC : morphologie de la cochlée ; (-C) : cochlée non analysée ; nc : non considéré (cf. texte).

4.2.1. Dimensions absolues et relatives des canaux semi-circulaires

La conformation des canaux semi-circulaires, traduite par le rapport entre la longueur et la largeur de chaque canal, est suggérée utile pour la discrimination des taxons de primates (Spor, 1993). Nous avons calculé les rapports entre la hauteur et la largeur du canal antérieur (ASCh/w), du canal postérieur (PSCh/w), ainsi que du canal latéral (LSCh/w) et également l'indice sagittal (SLI) qui décrit la position du canal latéral par rapport au canal postérieur dans le plan sagittal. Les valeurs de ces différents indices, traduits en termes de pourcentage, sont reportées dans le Tableau 4.8. (détails Annexes 8.11.-8.12.) et illustrées par la Figure 4.16. Parmi notre échantillon de cercopithécidés fossiles, nous avons pu décrire quantitativement les dimensions des canaux semi-circulaires pour 18 spécimens représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti*, *Cercopithecoides williamsi* et *Dinopithecus ingens*, provenant des sites de Swartkrans, Makapansgat, Sterkfontein et Taung (Tab. 4.7.). La condition fossile pour ces caractères a été comparée directement à un échantillon de 68 spécimens appartenant aux genres actuels *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*.

spécimen/échantillon		ASCh/w	PSCh/w	LSCh/w	SLI
taxons					
<i>Pp. jonesi</i>	STS 565	75.1	96.3	91.5	45.4
<i>Pp. broomi</i>	STS 564	76.4	97.6	84.4	51.8
	MP 224	74.4	96.7	87.8	42.0
	moyenne	75.4	97.1	86.1	46.9
<i>Pp. whitei</i>	STS 370C	75.7	100.3	99.7	41.7
	MP 221	83.4	97.4	102.8	57.8
	moyenne	79.5	98.9	101.2	49.7
<i>Pp. antiquus</i>	TP 8	75.7	-	107.5	-
<i>Pp. sp.</i>	M 3133	74.8	100.1	91.0	46.1
	MP 208	85.1	92.5	98.0	43.2
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561	87.0	109.7	106.7	50.7
<i>T. o. darti</i>	M 3073	88.3	79.6	95.7	42.0
	MP 222	87.0	94.2	82.3	43.4
	moyenne	87.4	86.9	89.0	42.7
<i>C. williamsi</i>	STS 252	65.4	96.4	90.5	44.2
	STS 559A	87.1	105.5	103.2	38.3
	M 3055	84.9	105.6	93.2	35.1
	MP 3a	89.2	103.8	110.5	49.5
	MP 36	93.2	97.7	101.3	49.1
	moyenne	83.9	101.8	99.7	43.2
<i>D. ingens</i>	SK 554	92.3	102.3	98.5	35.4
	SK 599	92.1	99.1	117.7	36.4
	moyenne	92.2	100.7	108.1	35.9
taxons actuels					
<i>Papio</i> (n=20)	moyenne	91.2	101.3	105.1	49.6
	variation	76.9-110.3	92.1-112.7	90.5-122.8	43.7-59.6
<i>Theropithecus</i> (n=2)	moyenne	85.9	113.2	102.8	43.5
	variation	79.6-92.2	107.9-118.6	95.0-110.5	42.8-44.2
<i>Lophocebus</i> (n=4)	moyenne	85.0	93.5	91.5	43.6
	variation	80.0-91.2	89.1-97.1	89.2-94.1	38.5-49.1

spécimen/échantillon (suite)		ASCh/w	PSCh/w	LSCh/w	SLI
taxons actuels (suite)					
<i>Mandrillus</i> (n=6)	moyenne	81.2	97.0	97.9	41.4
	variation	74.4-94.0	87.1-110.1	87.0-114.2	34.3-48.5
<i>Cercocebus</i> (n=4)	moyenne	89.8	98.8	94.5	40.8
	variation	83.0-93.7	88.7-103.6	82.8-104.2	33.7-48.6
<i>Macaca</i> (n=6)	moyenne	80.0	95.5	88.3	42.9
	variation	77.3-83.4	92.1-99.8	84.7-91.3	37.9-48.2
<i>Cercopithecus</i> (n=4)	moyenne	83.3	94.1	87.3	47.3
	variation	79.8-85.6	89.8-99.1	85.5-90.1	42.2-54.6
<i>Erythrocebus</i> (n=1)		81.8	91.3	93.5	42.5
<i>Chlorocebus</i> (n=5)	moyenne	83.0	102.9	90.2	47.5
	variation	73.9-89.5	94.3-113.0	80.8-105.8	42.3-51.6
<i>Colobus</i> (n=11)	moyenne	89.6	97.8	95.3	49.8
	variation	67.5-100.7	84.2-106.9	88.6-101.0	39.0-66.1
<i>Piliocolobus</i> (n=5)	moyenne	86.8	85.1	89.0	47.3
	variation	79.0-97.6	83.3-90.6	79.5-100.2	42.5-52.6

Tab. 4.8. Estimations des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. h : hauteur ; w : largeur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; LSC : canal semi-circulaire latéral ; SLI : indice sagittal.

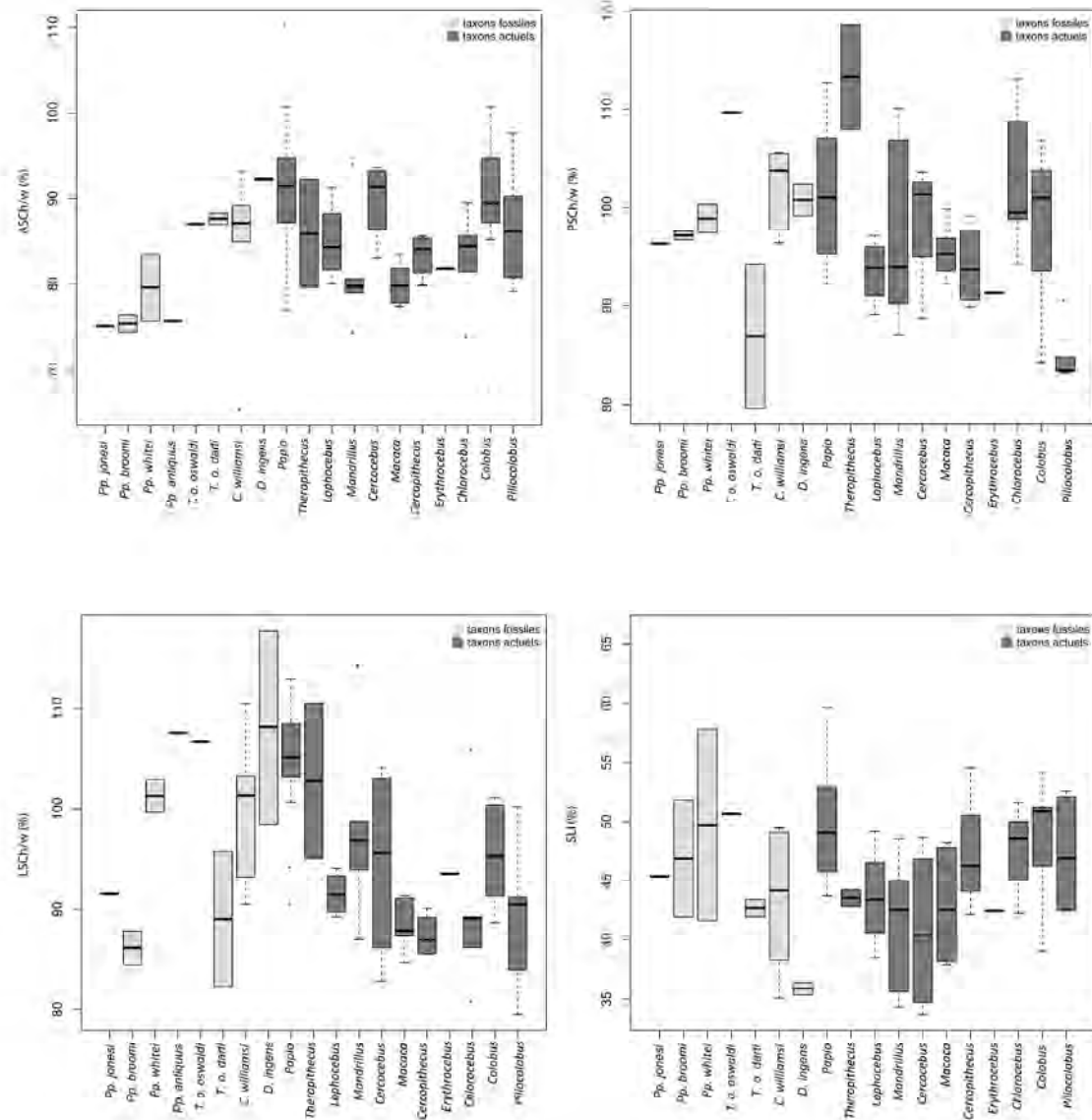


Fig. 4.16. Estimations des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. h : hauteur ; w : largeur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; LSC : canal semi-circulaire latéral ; SLI : indice sagittal. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.

Les indices calculés sont globalement peu variables entre les taxons. Plus précisément, le canal antérieur (ASCh/w) est presque systématiquement plus large que haut ; et cette tendance est particulièrement marquée pour les spécimens fossiles du genre *Parapapio*, et également, dans une moindre mesure, pour les taxons actuels *Mandrillus* et *Macaca* dont les valeurs sont distribuées près de la limite inférieure de la variabilité actuelle. La condition fossile est parfaitement intégrée dans la variabilité actuelle pour l'indice PSCh/w, qui révèle un canal postérieur dont la hauteur est égale à la largeur. En revanche, pour le spécimen M 3073 de *T. o. darti* et les représentants actuels de *Ptilocolobus*, la hauteur est plus réduite que la largeur, alors que pour les *Theropithecus* modernes la largeur est plus importante que la hauteur.

Les dimensions du canal latéral (LSCh/w) sont moins homogènes et le diamètre en hauteur est inférieur au diamètre en largeur pour les spécimens fossiles de *Pp. jonesi*, *Pp. broomi*, *T. o. darti* et l'ensemble de l'échantillon actuel. *Papio* et *Theropithecus*, ainsi que *Pp. antiquus* et *T. o. oswaldi*, s'écartent cependant de cette condition en montrant un diamètre en hauteur supérieur au diamètre en largeur. Dans le cas de *C. williamsi* et *T. o. darti*, les proportions semblent s'équilibrer pour ce canal.

L'indice SLI est remarquablement stable pour l'échantillon total, ce qui implique une position du canal latéral commune entre les différents genres, fossiles inclus, et positionné dans la partie inférieure du canal postérieur (d'après la valeur de l'indice, globalement inférieure à 50). Néanmoins, les spécimens fossiles de *Pp. whitei* et *T. o. oswaldi*, ainsi que les représentants actuels de *Papio* et *Colobus*, tendent vers une division équivalente des parties supérieures et inférieures du canal postérieur (valeurs médianes autour de 50).

Nos méthodes étant directement comparables, nous avons confronté nos résultats aux estimations de Spoor (1993) pour les taxons de cercopithécidés. Les valeurs de la littérature sont présentées dans le Tableau 4.9.

échantillon	ASCh/w	PSCh/w	LSCh/w	SLI
<i>Papio ursinus</i>	84	110	106	46
<i>Theropithecus gelada</i>	93	112	94	56
<i>Mandrillus sphinx</i>	85	109	96	51
<i>Macaca fascicularis</i>	87	95	92	43
<i>Dinopithecus ingens</i> (SK 599)	96	112	110	44

Tab. 4.9. Estimations des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires de quatre taxons actuels de cercopithécidés et un spécimen du Plio-Pléistocène sud-africain (SK 599) issues de Spoor (1993). h : hauteur ; w : largeur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; LSC : canal semi-circulaire latéral ; SLI : indice sagittal.

Même si des différences sont observables (probablement liées à l'adaptation du protocole en 3D par notre étude), les ordres de grandeurs et interprétations sont conservés entre les deux analyses, excepté pour *Theropithecus* et *Mandrillus*, pour lesquels le SLI dans notre analyse est inférieur à 50, contrairement aux données comparatives de la littérature. En revanche, nos deux études confirment la position inférieure du canal latéral pour le fossile SK 599.

4.2.2. Variations angulaires des éléments du labyrinthe osseux

Les angles formés par les différentes composantes du labyrinthe osseux constituent un indice essentiel pour comprendre l'organisation structurale de l'oreille interne. Parmi notre échantillon de cercopithécidés fossiles, nous avons pu décrire quantitativement les variations angulaires des canaux semi-circulaires entre eux et par rapport à la cochlée pour 17 spécimens représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti*, *Cercopithecoides williamsi* et *Dinopithecus ingens*, provenant des sites de Swartkrans, Makapansgat et Sterkfontein. La condition fossile pour ces caractères a été comparée directement à un échantillon de 68 spécimens appartenant aux genres actuels *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*. Les valeurs de chacun des angles mesurés sont données dans le Tableau 4.10. (détails Annexes 8.13-8.14) et le graphique Figure 4.17. Les estimations pour les spécimens non attribués spécifiquement (MP 208 et M 3133) sont indiquées dans le tableau de mesures mais n'ont pas été prises en compte dans le graphique. La position des angles mesurés est explicitée et illustrée graphiquement dans la section 3.4.3.

spécimen/échantillon	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC	
taxons fossiles							
<i>Pp. jonesi</i>	STS 565	85.0	85.6	96.2	46.1	88.6	50.2
<i>Pp. broomi</i>	STS 564	87.9	90.2	96.9	-	-	-
	MP 224	86.0	86.6	93.8	49.1	92.9	44.8
	moyenne	86.9	88.4	95.3	-	-	-
<i>Pp. whitei</i>	STS 370C	85.1	90.2	93.5	51.1	85.6	43.4
	MP 221	85.3	89.6	98.7	-	-	-
	moyenne	85.2	89.9	96.1	-	-	-
<i>Pp. sp.</i>	M 3133	83.3	89.7	89.3	46.0	86.2	44.5
	MP 208	88.0	96.7	94.7	-	-	-
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561	82.3	92.7	98.5	50.5	93.6	48.3
<i>T. o. darti</i>	M 3073	94.3	95.2	93.8	51.4	84.1	43.2
	MP 222	91.2	92.2	91.0	45.7	91.1	45.3
	moyenne	92.8	93.3	94.4	49.2	89.6	45.6
<i>C. williamsi</i>	STS 252	89.9	93.6	98.9	47.1	81.7	53.6
	STS 559A	86.5	96.4	95.7	56.6	91.4	39.7
	M 3055	92.7	90.4	97.0	52.2	83.3	45.2
	MP 3a	90.3	91.9	101.7	54.9	90.0	46.7
	MP 36	84.9	90.8	98.9	50.9	95.1	48.0
	moyenne	88.9	92.6	98.4	52.3	88.3	46.7

spécimen/échantillon (suite)	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC	
taxons fossiles (suite)							
<i>D. ingens</i>							
SK 554	87.2	88.0	84.0	43.2	90.3	52.8	
SK 599	81.9	87.9	99.9	49.9	84.1	50.0	
moyenne	84.5	88.0	91.9	46.5	87.3	51.4	
taxons actuels							
<i>Papio</i> (n=20)	moyenne	90.1	93.5	96.5	50.1	87.9	47.1
	variation	82.2-100.9	86.2-100.6	90.3-101.6	42.3-55.9	78.2-95.1	36.3-53.7
<i>Theropithecus</i> (n=2)	moyenne	85.5	90.7	95.2	47.1	90.0	48.5
	variation	82.8-88.2	90.4-91.0	93.6-96.7	46.0-48.2	88.7-91.3	-
<i>Lophocebus</i> (n=4)	moyenne	89.0	92.6	98.1	53.0	90.8	45.1
	variation	86.6-94.8	90.8-94.6	95.2-101.3	46.6-60.0	87.4-94.2	41.5-48.7
<i>Mandrillus</i> (n=6)	moyenne	91.9	96.9	94.1	47.9	93.7	46.6
	variation	81.8-101.3	89.6-103.7	89.3-97.5	44.6-53.2	88.3-95.7	36.6-51.2
<i>Cercocebus</i> (n=4)	moyenne	88.7	95.0	92.8	41.9	91.1	51.1
	variation	82.6-93.4	92.1-97.6	89.1-96.1	36.7-47.1	88.5-94.5	49.1-53.5
<i>Macaca</i> (n=6)	moyenne	88.1	89.7	94.8	48.8	93.1	46.3
	variation	81.2-94.4	84.6-95.4	89.7-99.2	43.7-54.1	85.4-101.1	40.6-52.7
<i>Cercopithecus</i> (n=4)	moyenne	94.8	98.9	94.1	44.4	87.7	50.6
	variation	91.3-97.0	93.3-103.1	89.4-97.9	38.4-50.1	80.8-93.9	42.1-56.6
<i>Erythrocebus</i> (n=1)		97.0	106.1	96.5	46.4	84.5	52.2

spécimen/échantillon (suite)	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC
taxons actuels (suite)						
<i>Chlorocebus</i> (n=5)						
moyenne	93.7	96.3	96.2	47.0	87.1	50.1
variation	88.5-99.9	85.5-102.2	92.3-101.8	43.6-49.8	83.0-93.3	47.2-52.6
<i>Colobus</i> (n=11)						
moyenne	87.3	95.0	99.5	51.8	95.8	48.1
variation	80.6-93.7	87.4-104.0	93.2-106.4	46.5-58.4	82.7-104.8	39.2-59.5
<i>Ptilocolobus</i> (n=5)						
moyenne	89.2	95.8	98.9	58.2	92.6	40.9
variation	83.2-94.5	92.6-98.8	94.5-101.5	53.9-61.6	86.4-100.8	39.0-43.9

Tab. 4.10. Estimations des angles (en degrés) mesurés entre les canaux semi-circulaires et la cochlée pour des spécimens cercopithécidés du Pliocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. LSC : canal semi-circulaire latéral ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; CO : tour basal de la cochlée.

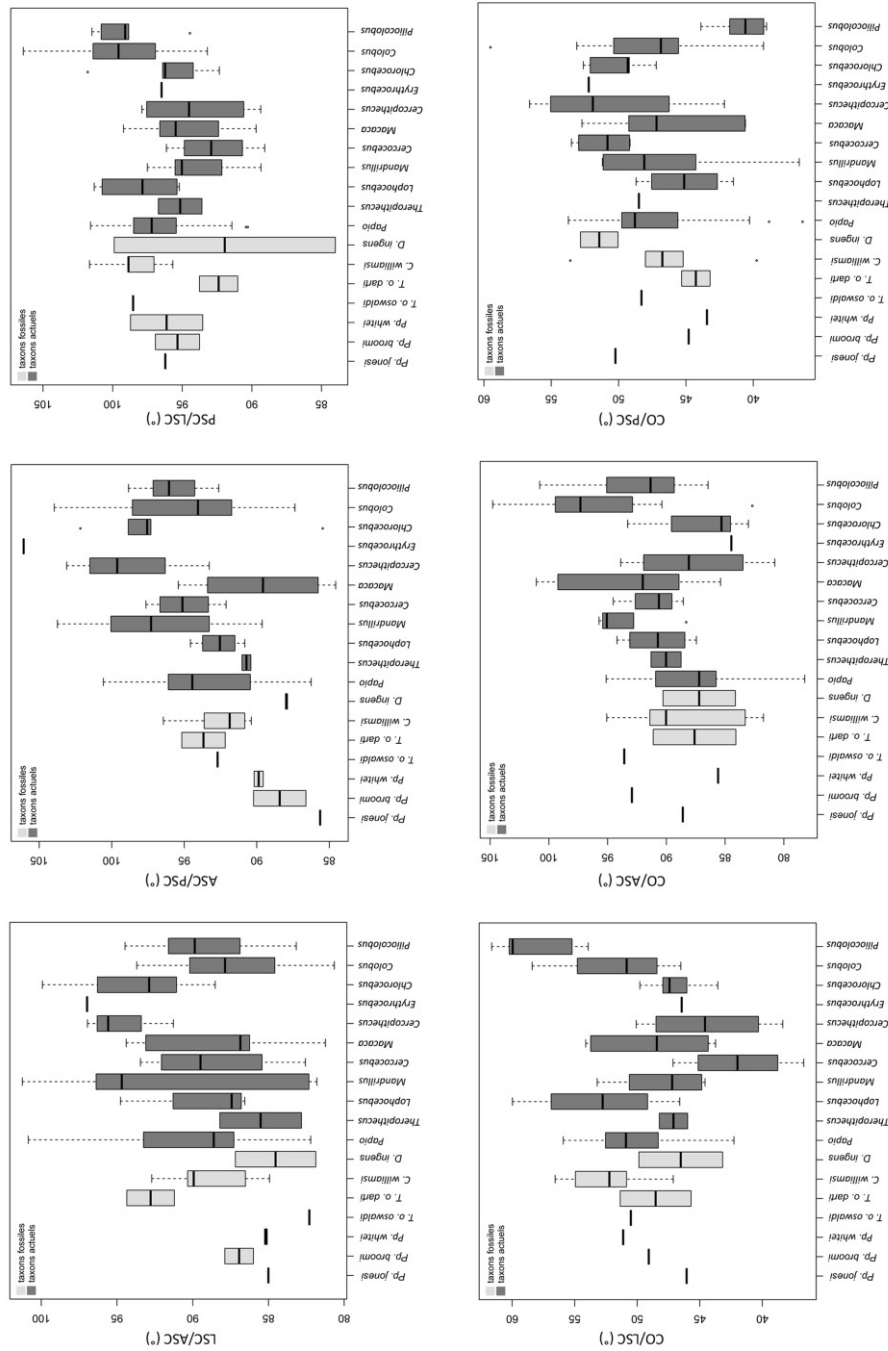


Fig. 4.17. Estimations des angles (en degrés) mesurés entre les canaux semi-circulaires et la cochlée pour des spécimens cercopithécidés du Pliocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. LSC : canal semi-circulaire latéral ; PSC : canal semi-circulaire postérieur ; ASC : canal semi-circulaire antérieur ; CO : tour basal de la cochlée. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.

Les variations entre les taxons pour les variables angulaires sont très faibles et suggèrent une relative homogénéité (Fig. 4.17.). Les angles formés par les canaux semi-circulaires dévient de la condition d'orthogonalité (*i.e.*, 90°) pour des intervalles de mesures dont l'amplitude est similaire entre les taxons (Tab. 4.10.). Les spécimens de *Parapapio* se distinguent cependant légèrement de la moyenne globale de l'échantillon pour l'angle compris entre les canaux semi-circulaires antérieur et postérieur (ASC/PSC), tout comme *Dinopithecus*, tout en s'intégrant néanmoins dans la variabilité exprimée par *Macaca*. L'angle formé par la cochlée et chacun des canaux semi-circulaires est également particulièrement stable entre les taxons, y compris ceux comprenant des spécimens fossiles, même si les colobines tendent à se démarquer. Nos résultats convergent avec l'étude de Berlin *et al.* (2013) sur l'oreille interne des mammifères qui révèlent une déviation des canaux semi-circulaires de la condition orthogonale. De même, leurs estimations mettent en évidence un angle entre les canaux semi-circulaires antérieur et latéral (LSC/ASC) systématiquement inférieur aux deux autres paires, ce qui est également observé dans notre cas (Fig. 4.17, Tab. 4.10.).

4.2.3. Paramètres cochléaires et aires de la fenêtre ovale

Dans cette section nous présentons les résultats de la quantification des paramètres cochléaires (*i.e.*, longueurs absolues et relatives, nombre de tours, conicité) ainsi que les mesures d'aires de la fenêtre ovale. Les caractéristiques seront décrites pour chacun des taxons représentés dans l'étude. À partir d'équations établies pour les catarrhiniens reliant ces variables à la masse corporelle (Braga *et al.*, 2015), nous estimons également la taille des spécimens fossiles et comparons nos résultats aux précédentes prédictions (Delson *et al.*, 2000).

Paramètres cochléaires

Les paramètres cochléaires ont été estimés sur un échantillon de 11 spécimens fossiles représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. whitei*, *Pp. sp.*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti*, *Cercopithecoides williamsi* et *Dinopithecus ingens* de Sterkfontein, Swartkrans et Makapansgat comparés à 68 spécimens appartenant aux genres actuels *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Ptilocolobus*. L'ensemble des mesures pour les deux échantillons est

présenté dans le Tableau 4.11. (détails Annexes 8.15.-8.16) et la Figure 4.18. Les valeurs des spécimens fossiles non attribués spécifiquement (MP 208 et M 3133) sont indiquées dans le tableau de mesures mais n'ont pas été prises en compte dans le graphique.

spécimen/échantillon		ECL (mm)	TUR	CUR	RECL (mm)
taxons fossiles					
<i>Pp. jonesi</i>	STS 565	30.6	3.0	2.3	10.1
<i>Pp. whitei</i>	STS 370C	32.1	2.9	2.2	11.0
<i>Pp. sp.</i>	M 3133	28.4	3.0	2.5	9.5
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561	29.1	2.7	2.3	10.9
<i>T. o. darti</i>	MP 222	31.7	2.9	2.0	10.8
<i>C. williamsi</i>	STS 252	30.5	2.8	2.3	10.7
	STS 394A	29.3	2.9	2.4	10.1
	MP 3a	33.9	3.0	2.6	11.2
	MP 36	31.5	2.9	2.2	11.0
	moyenne	31.3	2.9	2.4	10.8
<i>D. ingens</i>	SK 554	33.9	3.1	2.5	10.9
	SK 599	34.3	3.0	2.5	11.4
	moyenne	34.1	3.1	2.5	11.1
taxons actuels					
<i>Papio</i> (n=20)	moyenne	33.2	3.1	2.5	10.8
	variation	29.2-37.2	2.8-3.4	1.9-2.8	9.6-12.0
<i>Theropithecus</i> (n=2)	moyenne	31.0	3.0	2.4	10.2
	variation	29.8-32.2	2.9-3.1	2.2-2.6	10.2-10.3
<i>Lophocebus</i> (n=4)	moyenne	32.2	3.0	2.3	10.8
	variation	31.5-33.5	2.9-3.3	2.1-2.4	10.3-11.1
<i>Mandrillus</i> (n=6)	moyenne	34.6	3.1	2.5	11.1
	variation	32.7-36.5	3.0-3.3	2.3-2.6	10.5-11.8
<i>Cercocebus</i> (n=4)	moyenne	31.2	3.2	2.5	9.9
	variation	30.5-32.3	3.0-3.3	2.3-2.7	9.6-10.3
<i>Macaca</i> (n=6)	moyenne	29.2	2.9	2.4	9.9
	variation	26.1-31.1	2.8-3.0	2.2-2.6	9.3-10.3
<i>Cercopithecus</i> (n=4)	moyenne	30.6	3.1	2.3	9.7
	variation	27.7-33.6	3.0-3.3	2.0-2.5	9.4-10.3
<i>Erythrocebus</i> (n=1)	moyenne	31.8	3.0	2.2	10.8

spécimen/échantillon (suite)		ECL (mm)	TUR	CUR	RECL (mm)
taxons actuels (suite)					
<i>Chlorocebus</i> (n=5)	moyenne	31.1	3.0	2.1	10.4
	variation	28.2-33.2	2.9-3.1	2.0-2.3	9.7-11.1
<i>Colobus</i> (n=11)	moyenne	29.8	2.9	2.2	10.3
	variation	28.1-31.9	2.7-3.2	2.1-2.6	9.7-10.8
<i>Piliocolobus</i> (n=5)	moyenne	27.7	2.8	2.1	9.9
	variation	26.4-29.3	2.7-2.8	2.0-2.2	9.4-10.3

Tab. 4.11. Estimations des paramètres cochléaires des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à celles de onze taxons actuels. ECL : longueur externe ; TUR : nombre de tours ; CUR : conicité ; RECL : longueur externe relative.

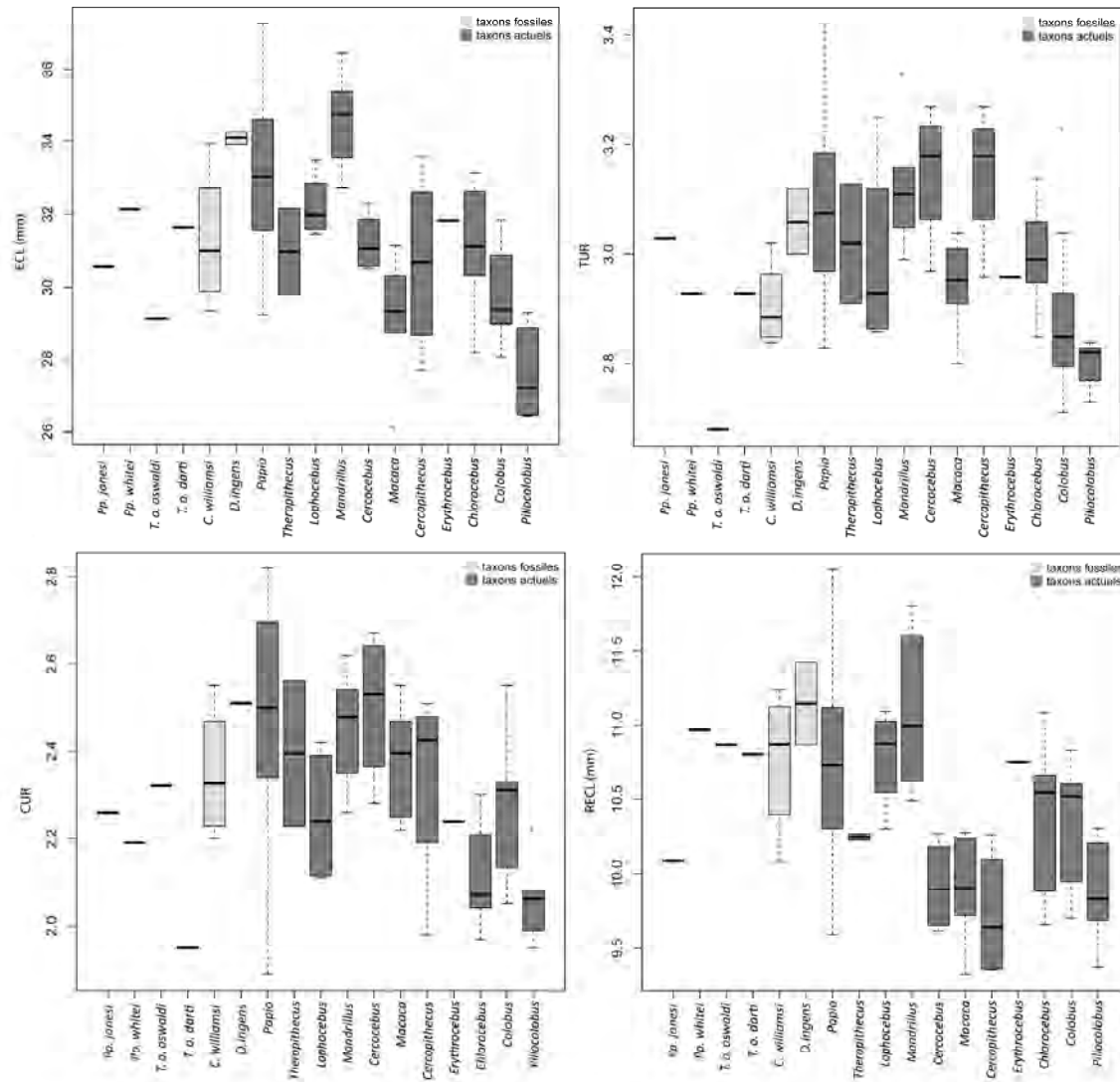


Fig. 4.18. Estimations de la longueur externe (ECL), du nombre de tours (TUR), de la conicité (CUR) et de la longueur externe relative (RECL) de la cochlée mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparés à celles de onze taxons actuels. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.

Les longueurs externes de la cochlée (ECL) mesurées pour *Parapapio jonesi*, *Pp. sp.*, *Theropithecus oswaldi oswaldi* et *Cercopithecoides williamsi* se distribuent dans les valeurs les plus basses de l'intervalle de variations décrit pour le groupe de *Papio* actuels et se rapprochent de la valeur moyenne des geladas et de *Cercocebus* aux environs de 30 mm (Tab. 4.11., Fig. 4.18.). En revanche, les taxons fossiles *Pp. whitei*, *T. o. darti*, et *D. ingens* sont compatibles avec la variabilité moderne de *Papio* (intervalle 29.2-37.2 mm). Le genre *Macaca* représente le groupe dont les valeurs sont les plus faibles de l'échantillon de papionines inclus dans l'étude (inférieures à 30 mm).

Le nombre de tours (TUR) est relativement constant parmi les taxons de cercopithécidés considérés dans notre étude, et s'échelonne entre 2.7 et 3.4. Plus spécifiquement, dans l'échantillon fossile, les deux spécimens de *Theropithecus* présentent un nombre de tours parmi les plus bas (inférieur à 3) et se rapprochent de la condition de *C. williamsi* et des colobines dans le référentiel actuel (*Colobus* et *Piliocolobus*). Au contraire, pour cette variable les deux spécimens de *Dinopithecus* montrent une forte affinité avec les *Papio* actuels avec une moyenne de 3.1. De nouveau, le genre *Macaca* est identifié dans les valeurs les plus basses de la variabilité des papionines actuels (inférieur à 3). *Mandrillus* et *Cercocebus* partagent des valeurs proches pour ce paramètre avec une moyenne aux environs de 3.1-3.2.

La conicité de la cochlée (CUR) exprime une homogénéité relative dans l'échantillon des papionines actuels (à l'exception de *Lophocebus*) avec des valeurs moyennes d'environ 2.5 qui se distinguent des estimations inférieures des colobines et de *Chlorocebus*. Dans ce contexte, *Dinopithecus* s'approche de la condition actuelle moyenne des papionines, et notamment de *Papio* avec une moyenne de 2.5, alors que les spécimens fossiles de *Theropithecus* ainsi que *Pp. jonesi* et *Pp. whitei* expriment des valeurs inférieures autour de 2.2-2.3 tout en restant compatibles avec la variabilité observée. Le groupe de *Cercopithecoides* est variable (intervalle 2.2-2.6) mais s'intègre parfaitement dans l'écart de mesures calculé pour les papionines actuels ainsi que pour *Colobus* (intervalle 2.1-2.6).

La distribution des longueurs externes relatives (RECL) de la cochlée dans notre échantillon distingue deux sous-groupes avec, d'une part, dans les valeurs les plus hautes les taxons fossiles (à l'exception de *Pp. jonesi*) associés avec les spécimens actuels de *Papio*, *Lophocebus* et *Mandrillus* (valeurs autour de 11 mm) et, d'autre part, les représentants actuels des genres *Cercocebus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus* (valeurs autour de 10 mm). Cette distribution conforte la corrélation de ces

paramètres avec la masse corporelle des taxons, notamment par les valeurs les plus basses représentées par *Cercopithecus* (Braga *et al.*, 2015) (Annexe 8.9.-8.10.).

En combinant les différentes variables de la cochlée, *Dinopithecus ingens* exprime une condition très proche du groupe actuel de *Papio* alors que les représentants fossiles de *Theropithecus* se différencient du patron moderne et présentent des particularités difficilement interprétables, parfois partagées avec *Parapapio*. Les spécimens de *C. williamsi* présentent des caractéristiques communes à la fois aux colobines et papionines actuels. Parmi les taxons actuels, les papionines constituent un groupe relativement homogène qui se détache des autres genres représentés à l'exception de *Macaca*, qui tend à s'individualiser.

Aires de la fenêtre ovale

L'aire de la fenêtre ovale a été estimée sur un échantillon de 8 spécimens fossiles représentant les taxons *Parapapio broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. sp.*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *Cercopithecoides williamsi* et *Dinopithecus ingens* de Sterkfontein, Swartkrans et Makapansgat (pour lesquels l'état de préservation du rocher et la qualité des images assuraient une mesure fiable de la structure vestibulaire) et de 67 spécimens actuels appartenant aux genres *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*. L'ensemble des mesures pour les deux échantillons est présenté dans le Tableau 4.12. (détails Annexes 8.17.-8.18.) et la Figure 4.19.

spécimen/échantillon		OWA (mm ²)
taxons fossiles		
<i>Pp. broomi</i>	STS 564	2.5
<i>Pp. whitei</i>	STS 370C	2.0
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561	2.6
<i>C. williamsi</i>	STS 252	1.7
	STS 394A	2.2
	STS 559A	1.8
	MP 3a	2.1
	moyenne	2.0
<i>D. ingens</i>	SK 554	1.9
taxons actuels		
<i>Papio</i> (n=19)	moyenne	1.5
	variation	1.0-1.8
<i>Theropithecus</i> (n=2)	moyenne	1.6
	variation	1.4-1.7
<i>Lophocebus</i> (n=4)	moyenne	1.3
	variation	1.1-1.4
<i>Mandrillus</i> (n=6)	moyenne	1.6
	variation	1.4-2.1
<i>Cercocebus</i> (n=4)	moyenne	1.3
	variation	1.2-1.4
<i>Macaca</i> (n=6)	moyenne	1.2
	variation	1.0-1.6
<i>Cercopithecus</i> (n=4)	moyenne	1.0
	variation	0.8-1.4
<i>Erythrocebus</i> (n=1)		1.6
<i>Chlorocebus</i> (n=5)	moyenne	1.3
	variation	1.2-1.3
<i>Colobus</i> (n=11)	moyenne	1.4
	variation	1.1-2.0
<i>Piliocolobus</i> (n=5)	moyenne	0.8
	variation	0.6-1.0

Tab. 4.12. Estimations de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à onze taxons actuels.

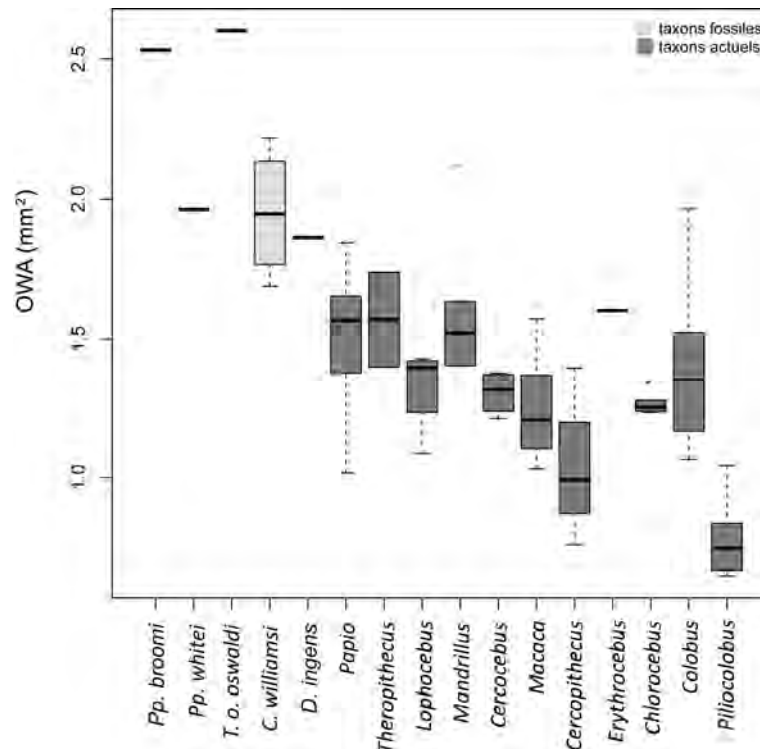


Fig. 4.19. Estimations de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées à onze taxons actuels. Le trait épais au centre et les limites supérieures et inférieures des boîtes représentent respectivement la médiane et les quartiles alors que les extrémités de chaque ligne indiquent l'étendue des valeurs de chaque variable.

L'extension de la fenêtre ovale est globalement plus importante pour les spécimens fossiles par rapport à la condition enregistrée pour les représentants cercopithécidés actuels. Parmi l'échantillon actuel se distinguent trois groupes en fonction de la distribution des valeurs ; un premier ensemble composé des genres *Papio*, *Theropithecus* et *Mandrillus*, approchés également par *Erythrocebus* et *Colobus*, qui expriment les valeurs les plus hautes (entre 1.0 et 2.1 mm²) ; un second comprenant *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Macaca* et *Chlorocebus* dans les valeurs intermédiaires (entre 1 et 1.6 mm²) ; et finalement *Cercopithecus* et *Piliocolobus*, caractérisés par une fenêtre ovale réduite (entre 0.6 et 1.4 mm²). D'après les masses corporelles estimées dans la littérature pour ces taxons (cf. Annexe 8.9.), plutôt que de refléter un signal taxinomique, cette distribution argumente une division en fonction de la taille globale de l'individu, comme suggéré précédemment (Braga *et al.*, 2015).

Estimations de la masse corporelle des spécimens fossiles

Étant donné la corrélation entre les paramètres cochléaires et l'aire de la fenêtre ovale avec la masse corporelle (Braga *et al.*, 2015), nous avons estimé la taille des spécimens fossiles inclus dans notre étude afin de les comparer avec les données de la littérature, et plus particulièrement les estimations proposées par Delson *et al.* (2000) sur la base des dimensions dentaires regroupées par taxons et par sites (cf. Annexe 8.10.). Les masses corporelles, calculées à partir des équations avec et sans corrections phylogénétiques proposées par Braga *et al.* (2015) sont présentées et comparées avec les données des publications antérieures dans le Tableau 4.13. Afin de respecter les conditions d'application de la méthode, qui combinent mâles et femelles, les données issues de Delson *et al.* (2000) correspondent aux moyennes des valeurs estimées pour les deux sexes quand les données pour les deux catégories sont disponibles.

spécimen/échantillon	estimation masse corporelle (kg)				
	sans correction phylogénétique		avec correction phylogénétique		Delson <i>et al.</i> (2000)
	RECL	OWA	RECL	OWA	
<i>Pp. jonesi</i>	STS 565	7.8	-	6.8	14.3
<i>Pp. broomi</i>	STS 564	-	39.3	-	18.5
<i>Pp. whitei</i>	STS 370C	14.7	20.5	13.5	19*
<i>Pp. sp.</i>	M 3133	5.1	-	4.3	-
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561	13.7	42.1	12.5	34
<i>T. o. darti</i>	MP 222	13.1	-	12.0	28.5
<i>C. williamsi</i>	STS 252	12.4	13.9	11.3	11.7
	STS 394A	7.8	28.0	6.8	26.7
	STS 559A	-	17.5	-	15.3
	MP 3a	17.7	-	16.5	-
	MP 36	15.2	22.9	14.0	21.1
<i>D. ingens</i>	SK 554	13.7	17.9	12.6	15.7
	SK 599	20.0	-	18.9	-
*femelles seulement ; ** Swartkrans/Skurweberg ; *** Sterkfontein/Makapansgat /Bolt's Farm.					

Tab. 4.13. Estimations de la masse corporelle (kg) à partir de la longueur externe relative de la cochlée (RECL) et de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) des spécimens de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain comparées aux données issues de Delson *et al.* (2000). Sauf exception, les valeurs comparatives sont données en fonction de la provenance des spécimens fossiles. STS : Sterkfontein, SK : Swartkrans, MP/M : Makapansgat.

L'estimation de la masse corporelle pour *Parapapio jonesi*, calculée d'après la longueur externe relative de la cochlée du spécimen STS 565, est inférieure à la masse donnée par Delson *et al.* (2000), mais confirme en revanche la petite taille de ce taxon par rapport aux autres espèces contemporaines, notamment aux autres morphes de *Parapapio* présents à Sterkfontein (Freedman, 1957). En revanche nos estimations pour le taxon *Pp. broomi* à partir de l'extension de la fenêtre ovale sont supérieures aux valeurs de la littérature, ce qui pourrait s'expliquer par des phénomènes taphonomiques ayant affecté cette région de l'oreille au cours du processus de fossilisation (*e.g.*, érosion ou dépôt de matériel sédimentaire de la même densité que l'os). Les données fournies pour *Pp. whitei* par les deux variables sont supérieures à *Pp. jonesi* et s'approchent des estimations de Delson *et al.* (2000).

L'ensemble de nos mesures révèlent une masse inférieure à 20 kg pour *Dinopithecus ingens*, bien en deçà de la valeur donnée par la littérature. Ce taxon éteint désigne traditionnellement des papionines de taille relativement importante dans ses proportions. Cependant, en l'absence de matériel post-crânien, il est difficile d'évaluer les dimensions globales des spécimens ce qui a amené certains auteurs à considérer ces individus comme n'excédant probablement pas le poids des *Papio* actuels (Szalay et Delson, 1979). Cette suggestion semble être effectivement corroborée par notre analyse.

Les valeurs produites par l'analyse de la cochlée et de la fenêtre ovale sont discordantes pour le spécimen de *T. o. oswaldi* et pourrait traduire un problème de préservation dans l'une des deux structures (probablement pour la fenêtre ovale, pour les raisons évoquées plus haut dans le cas de *Pp. broomi*). Néanmoins, il est intéressant de noter la proximité des estimations entre les deux taxons fossiles de *Theropithecus* basées sur la longueur de la cochlée, même si nettement inférieures aux valeurs de la littérature.

Enfin, l'échantillon de *C. williamsi* présente des valeurs estimées pour la masse corporelle qui varient autour de 15 kg, avec cependant des valeurs anormales pour le spécimen STS 394A, en particulier pour la fenêtre ovale. Cet échantillon, même si très réduit, n'argumente pas clairement l'hypothèse de la présence de deux morphes entre les deux sites de Sterkfontein et Makapansgat pour ce taxon (ou même au sein d'un même site) sur la différence de taille globale (Freedman, 1957 ; Eisenhart, 1974).

4.2.4. Morphologie des canaux semi-circulaires et de la cochlée

Alors que les indices précédemment détaillés fournissent des informations locales sur la variation de paramètres ciblés (*i.e.*, longueur, largeur, angles etc.), la géométrie morphométrique permet de quantifier les différences morphométriques globales dans l'échantillon et d'extraire des patrons spécifiques pour la conformation du labyrinthe osseux (cf. section 3.3.1.). Au total, parmi notre échantillon de cercopithécidés fossiles, nous avons pu décrire quantitativement la morphologie des labyrinthes osseux de 18 spécimens représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti*, *Cercopithecoides williamsi* et *Dinopithecus ingens*, provenant des sites de Swartkrans, Makapansgat, Taung et Sterkfontein. La condition fossile pour ces caractères a été comparée directement à un échantillon de 78 spécimens appartenant aux genres actuels *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*.

Le labyrinthe osseux

Dans une première approche, nous avons détaillé la morphologie des canaux semi-circulaires et de la croix commune combinée avec celle de la cochlée par l'analyse Procruste des points repères disposés à la surface du labyrinthe osseux reconstruit afin d'identifier des variations spécifiques (*e.g.*, Lebrun *et al.*, 2010) (cf. section 3.3.1.). Les résultats de l'étude de morphométrie géométrique ont été testés par des analyses en composantes principales inter-groupe (bgPCA) et par des analyses canoniques (CVA) (cf. section 3.6.). Les conformations extrêmes des séries de points repères modélisant le labyrinthe osseux sont affichées sur chacun des axes de la CVA afin de représenter les tendances des variations morphologiques dans l'espace de conformation. La contribution de chacun des points à la variance observée est traduite par un code couleur selon une échelle normalisée de 0 (jaune) à 1 (rouge). Nous avons exclu les spécimens STS 564 (*Pp. broomi*), MP 224 (*Pp. broomi*), MP 221 (*Pp. whitei*), TP 8 (*Pp. antiquus*), MP 208 (*Pp. sp.*), M 3055 (*C. williamsi*), STS 394A (*C. williamsi*), STS 559A (*C. williamsi*) et M 3073 (*T. o. darti*), pour lesquels la cochlée n'est pas conservée ou bien dont la reconstruction virtuelle n'atteint pas un degré de précision suffisant pour garantir une analyse fiable de la morphologie par la pose de points (cf. début de section).

Les résultats de l'analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA), présentés dans la Figure 4.20., suggèrent une discrimination selon la deuxième composante

bgPC2 entre les colobines actuels (*Piliocolobus* et *Colobus*), localisés dans les valeurs positives ; les papionines (*Macaca*, *Papio*, *Theropithecus*, *Cercocebus*, *Mandrillus* et *Lophocebus*) dans les valeurs négatives et les cercopithécines (*Chlorocebus* et *Cercopithecus*), en position intermédiaire entre les deux précédents groupes. Dans ce contexte, les taxons fossiles sont tous intégrés dans la variabilité des papionines actuels, y compris le groupe de colobines *Cercopithecoides williamsi*.

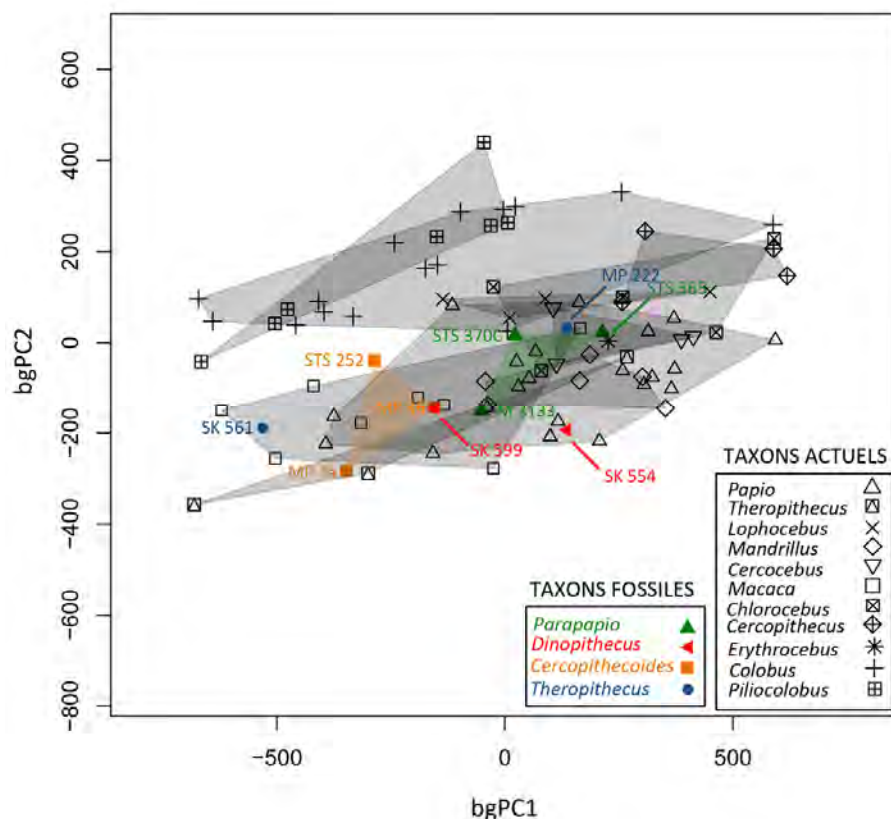


Fig. 4.20. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires, de la croix commune et de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels.

L'analyse canonique (CVA), qui est réalisée afin d'explorer plus précisément les grandes tendances qui se dégagent de la bgPCA, révèle des affinités qui pourraient se traduire en trois grands groupes différents selon la morphologie du labyrinthe osseux (Fig. 4.21.A). Dans un premier quadrant, défini par les valeurs négatives de la première composante et les valeurs positives de la seconde, les représentants actuels de *Papio*, *Mandrillus*, *Cercocebus* et *Theropithecus* sont rassemblés par un morphotype partagé composé de canaux semi-circulaires de rayons similaires et d'une cochlée dont le tour basal s'écarte du tour précédent, d'après les conformations extrêmes. Ce morphotype pourrait ainsi caractériser la condition papionine actuelle, à l'exception cependant de *Lophocebus*. Dans les valeurs positives de

l'axe CV1 sont regroupés les colobines actuels *Ptilocolobus* et *Colobus*, qui se caractérisent par un angle moins ouvert au niveau de l'insertion des canaux postérieur et antérieur sur la croix commune et un nombre de tour plus réduit pour la cochlée par rapport aux autres taxons. Les spécimens fossiles de *Parapapio* et *Cercopithecoides* de Makapansgat et Sterkfontein sont proches de la variabilité actuelle du genre *Macaca*, dans les valeurs négatives de la seconde composante qui représentent une morphologie plus arrondie du canal postérieur et un diamètre plus court du canal latéral. Dans ce contexte, les représentants fossiles de *Theropithecus* et du taxon *Dinopithecus* de Swartkrans et Makapansgat expriment une conformation plutôt intermédiaire, partagée avec *Chlorocebus*. Enfin, *Erythrocebus* se distingue du reste de l'échantillon par un diamètre plus important du canal semi-circulaire latéral et, au contraire, une réduction du diamètre du tour apical de la cochlée par rapport aux autres groupes présents.

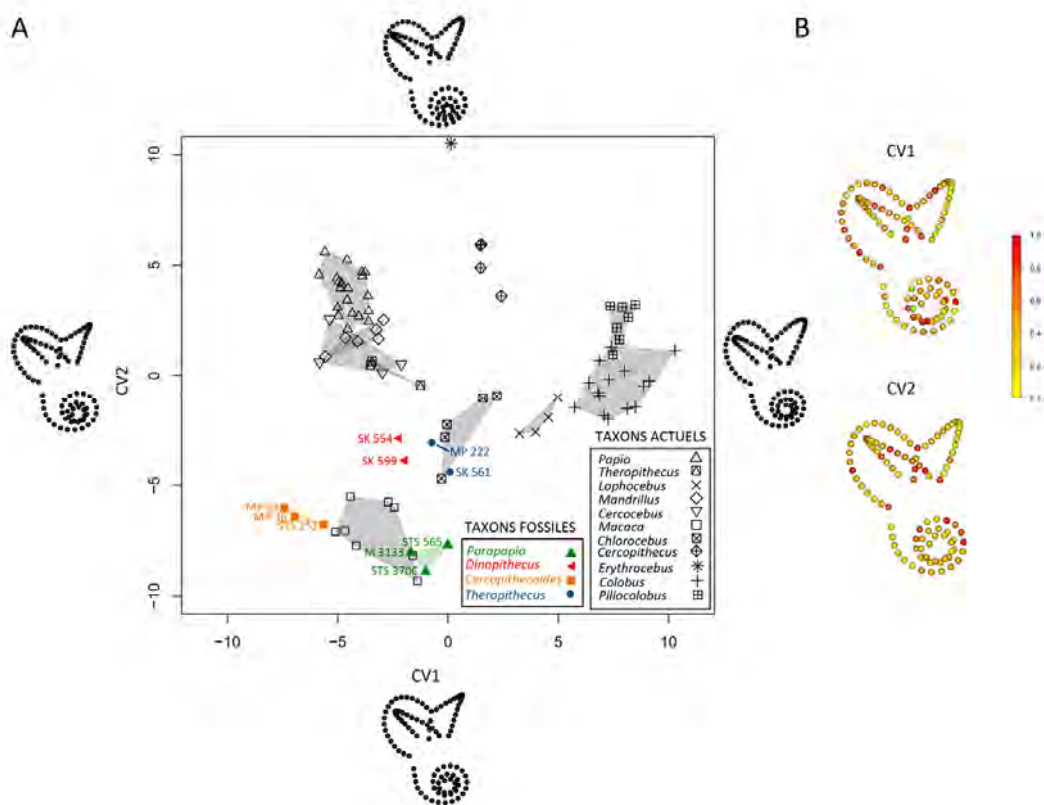


Fig. 4.21. Analyse canonique (CVA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires, de la croix commune et de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels (A) et projections des valeurs propres pour chacun des axes selon une échelle chromatique variant du jaune clair (valeurs faibles) au rouge foncé (valeurs fortes) (B). Les conformations extrêmes affichées dans la CVA illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes.

D'après les valeurs propres extraites et représentées par une échelle chromatique standardisée (Fig. 4.21.B), les régions du labyrinthe contribuant le plus à la variation observée sont localisées autour de la croix commune et près des changements de courbures des canaux semi-circulaires postérieur et latéral, et également de la cochlée (particulièrement sur le tour basal pour la deuxième composante), ce qui conforte nos descriptions basées sur les conformations extrêmes. Le canal antérieur contribue le moins à la variabilité morphologique quantifiée.

Les canaux semi-circulaires et la croix commune

Afin de cibler au mieux les caractères responsables des affinités révélées par la description de la conformation du labyrinthe par les analyses Procruste, nous avons mené séparément une analyse des canaux semi-circulaires et de la croix commune en excluant la cochlée. Cette sélection nous permet également d'élargir l'échantillon fossile en incluant les spécimens STS 564 (*Pp. broomi*), MP 224 (*Pp. broomi*), MP 221 (*Pp. whitei*), MP 208 (*Pp. sp.*), STS 559A (*C. williamsi*), M 3055 (*C. williamsi*) et M 3073 (*Theropithecus oswaldi darti*) et dans lesquels ces structures, au contraire de la cochlée, sont bien conservées. Les résultats de l'analyse de morphométrie géométrique sur les canaux semi-circulaires et la croix commune sont présentés graphiquement par une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.22.) et une analyse canonique (CVA) (Fig. 4.23.).

L'analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) discrimine les *Theropithecus* actuels et le taxon fossile *Dinopithecus* du reste de l'échantillon, dans les valeurs positives du second axe et les valeurs négatives du premier axe respectivement (Fig. 4.22.). Les colobines actuels *Piliocolobus* et *Colobus* s'éloignent de la variabilité totale de l'échantillon dans les valeurs négatives de la deuxième composante sans séparation franche. Les relations entre les autres taxons, notamment les papionines et cercopithécines actuels ainsi que les taxons fossiles *Parapapio* et *Cercopithecoides*, sont difficilement interprétables dans cette analyse.

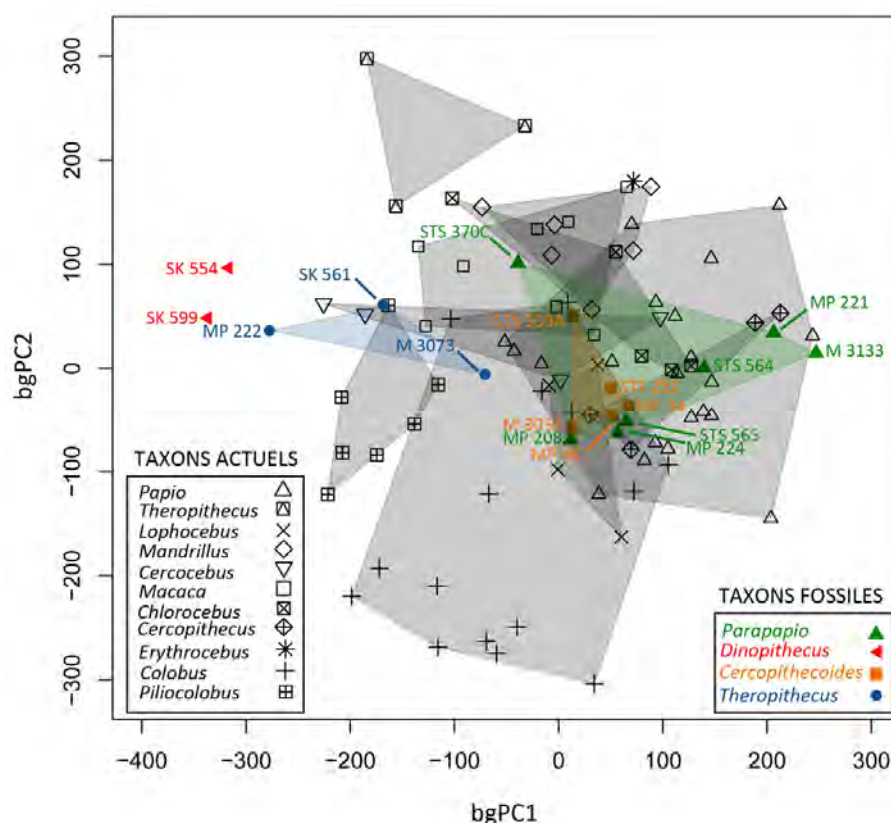


Fig. 4.22. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires et de la croix commune des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels.

La deuxième composante CV2 de l'analyse canonique contribue au regroupement des papionines *Theropithecus*, *Mandrillus* et *Cercocebus* dans les valeurs négatives, qui correspondent à un canal latéral plus court également marqué par une torsion prononcée par rapport aux autres groupes, dont le représentant extrême est le spécimen de *Erythrocebus* (Fig. 4.23.A). À l'opposé, les valeurs positives de CV2 distinguent le genre *Colobus*, dont l'embranchement des canaux postérieur et antérieur sur la croix commune se démarque du reste de l'échantillon par un angle plus réduit. Les deux représentants de *Dinopithecus* de Swartkrans sont très proches l'un de l'autre et également de la variabilité de *Macaca* dans les valeurs positives de CV1. Alors que les colobines fossiles *Cercopithecoides* se rapprochent de la condition actuelle de *Colobus*, notamment par l'embranchement des canaux sur la croix commune, les spécimens de *Parapapio* et *Theropithecus* provenant de Sterkfontein, Makapansgat et Swartkrans occupent une position intermédiaire entre les différents taxons représentés dans l'analyse.

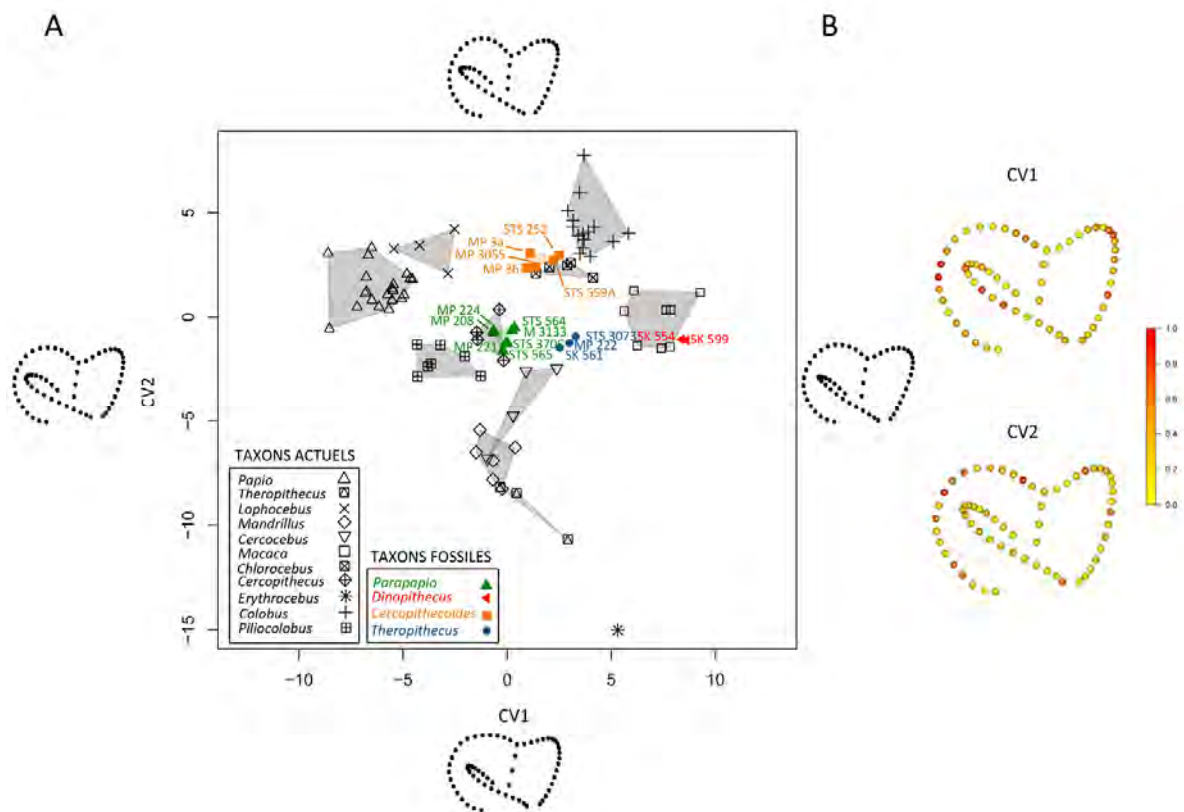


Fig. 4.23. Analyse canonique (CVA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique des canaux semi-circulaires et de la croix commune des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels (A) et projections des valeurs propres pour chacun des axes selon une échelle chromatique variant du jaune clair (valeurs faibles) au rouge foncé (valeurs fortes) (B). Les conformations extrêmes affichées dans la CVA illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes.

La distribution des valeurs propres sur la série de points modélisant les structures (Fig. 4.23.B) indique une contribution importante des régions autour des changements de courbures dans les trois canaux et également de la zone de l'embranchement des canaux semi-circulaires antérieur et postérieur sur la croix commune pour les deux axes, compatibles avec la mise en évidence des caractères discriminants par la description des conformations extrêmes.

La cochlée

L'analyse de la cochlée a été conduite distinctement des autres éléments du labyrinthe osseux par la méthode de morphométrie géométrique et les résultats sont représentés graphiquement dans une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.24.) et une analyse canonique (CVA) (Fig. 4.25). Nous avons exclu de l'échantillon de mesures les spécimens STS 564 (*Pp. broomi*), MP 224 (*Pp. broomi*), MP 221 (*Pp. whitei*), TP 8 (*Pp. antiquus*), MP 208 (*Pp. sp.*), STS 559A (*C. williamsi*), M 3055 (*C. williamsi*) et M 3073 (*T. o.*

darti) et pour lesquels la cochlée est absente ou présente un état de conservation insatisfaisant (cf. début de section). Nous avons également retiré de l'échantillon les individus MP 3a et MP 36 (*C. williamsi*), dont la distinction marquée avec le reste de l'échantillon perturbe le signal exprimé et ne permet pas de discerner précisément les relations entre les autres taxons. Le spécimen STS 394A (*Cercopithecoides williamsi*), qui ne conserve pas les canaux semi-circulaires au complet mais préserve la cochlée, a été pris en compte pour cette analyse.

L'analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.24.) ne permet pas de distinguer clairement les taxons entre eux ; en revanche en termes de tendances, la première composante regroupe les représentants du genre *Piliocolobus* ainsi qu'une partie de *Colobus* dans les valeurs négatives, alors que les cercopithécines sont plutôt retrouvés dans les valeurs positives. Dans ce contexte les papionines et individus fossiles occupent une position intermédiaire.

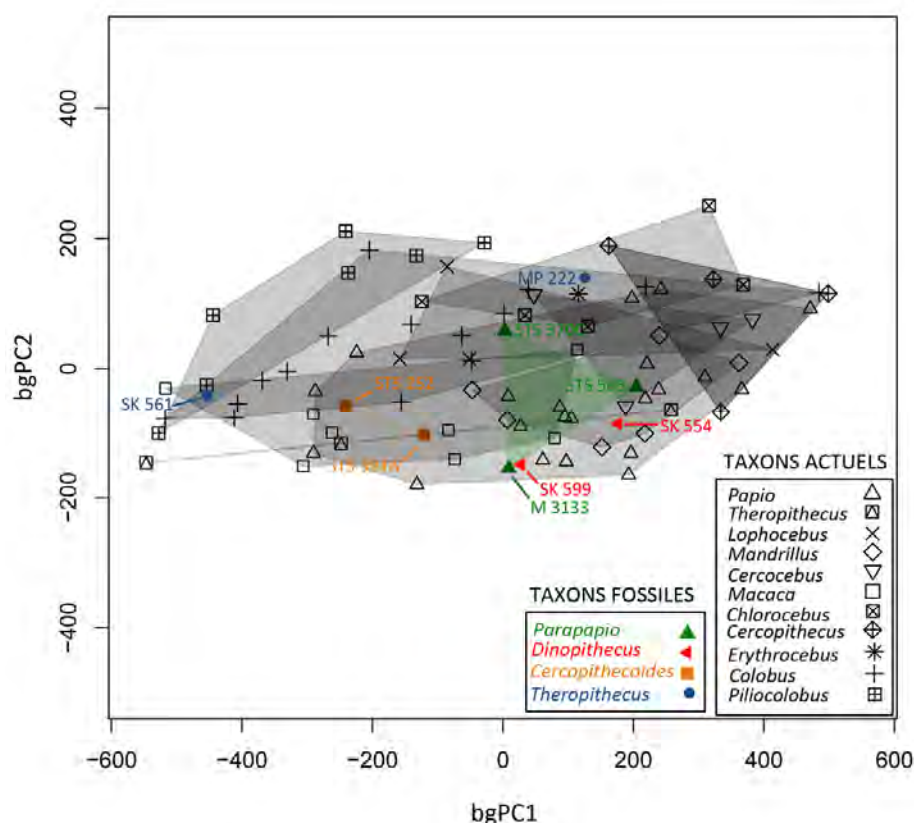


Fig. 4.24. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels.

La première composante de la CVA contribue au regroupement des papionines actuels *Papio*, *Mandrillus*, *Cercocebus*, *Macaca* et *Theropithecus* dans les valeurs positives et cette condition est approchée par les fossiles de *Parapapio* et *Theropithecus* de Sterkfontein,

Makapansgat et Swartkrans (Fig. 4.25.A). La localisation de ce groupe dans l'espace de conformation correspond à un patron morphologique de la cochlée présentant un tour apical dont le diamètre est proche de celui du tour suivant et dont la longueur totale est plus importante comparativement aux autres conformations extrêmes. Les deux individus du genre *Dinopithecus* se distinguent du reste de l'échantillon et se situent dans les valeurs négatives des deux axes, où le tour apical de la cochlée est plus court. Les genres *Chlorocebus*, *Erythrocebus* et *Cercopithecus* sont caractérisés par des diamètres plus réduits des tours de la cochlée alors que *Lophocebus* et *Ptilocolobus* tendent vers une morphologie dominée par la contraction importante du tour apical. Enfin, les deux spécimens de *Cercopithecoides williamsi* provenant de Sterkfontein occupent une position intermédiaire dans l'analyse. Ces changements subtiles dans la morphologie de la cochlée sont difficilement appréciables sur les conformations extrêmes mais ont été explorées quantitativement dans la section 4.2.3.

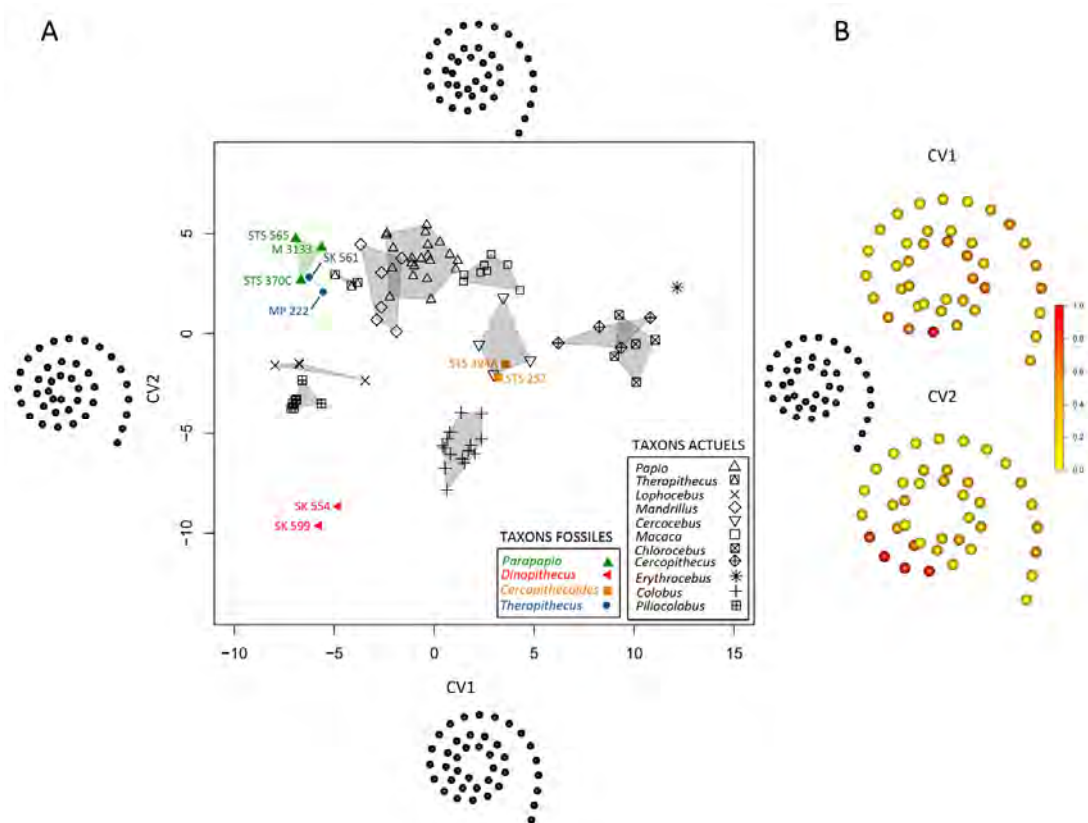


Fig. 4.25. Analyse canonique (CVA) des résidus Procruste de l'analyse de morphométrie géométrique de la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels (A) et projections des valeurs propres pour chacun des axes selon une échelle chromatique variant du jaune clair (valeurs faibles) au rouge foncé (valeurs fortes) (B). Les conformations extrêmes affichées dans la CVA illustrent les tendances dans les variations morphologiques selon les deux axes.

La représentation chromatique de la contribution des points modélisant la cochlée suggère une forte influence du tour basal dans la variance observée selon les deux axes, dans la région où les deux derniers tours se désolidarisent pour amorcer une courbure initiant le « décollement » du tour basal (Fig. 4.25.B).

Résumé des analyses morphométriques

L'analyse distincte des éléments du labyrinthe osseux contribue à une meilleure compréhension du résultat global obtenu pour l'oreille complète. La caractérisation de l'ensemble du labyrinthe (*i.e.*, canaux semi-circulaires, croix commune et cochlée) met en évidence un patron type « papionine » exprimé par *Cercocebus*, *Mandrillus*, *Theropithecus*, rejoint par *Papio* qui diffère néanmoins de ce modèle pour les canaux semi-circulaires. En revanche, *Macaca* se rapproche des autres papionines seulement pour la morphologie de la cochlée. De même, *Lophocebus* est clairement distinct des autres taxons de papionines inclus dans cette étude et tend à s'individualiser au sein de l'échantillon par une combinaison de caractères impliquant les trois éléments de l'oreille considérés ici.

La cochlée et l'ensemble de l'oreille définissent distinctement un morphotype pour les cercopithécines *Chlorocebus*, *Erythrocebus* et *Cercopithecus*, mais qui n'est en revanche pas retrouvé dans les canaux semi-circulaires. À l'inverse, les deux taxons de colobinés *Colobus* et *Piliocolobus* se distinguent pour les deux structures séparément traitées mais forment un morphotype distinct pour l'ensemble du labyrinthe, ce qui implique une disposition particulière entre les canaux semi-circulaires et la cochlée qui n'est pas partagée avec le reste de l'échantillon.

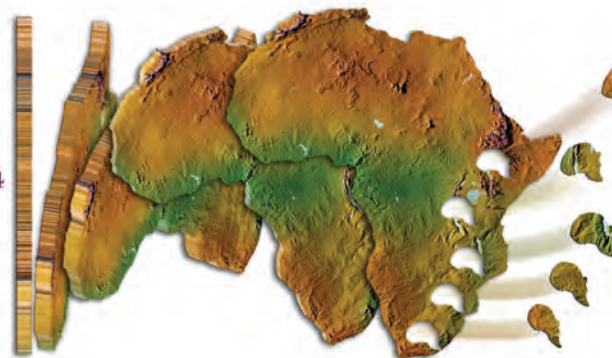
En ce qui concerne les groupes fossiles analysés, il est remarquable de constater que les spécimens de *Dinopithecus* se distinguent des autres taxons fossiles et actuels. Les représentants fossiles de *Theropithecus* et de *Parapapio* sont convergents pour la morphologie de la cochlée et des canaux semi-circulaires traitée séparément mais diffèrent lorsque l'ensemble du labyrinthe est pris en compte. Le groupe de *Cercopithecoides williamsi* ne montre pas de tendance nette en termes d'affinités avec les autres taxons présents et se caractérise par une combinaison de caractères difficilement interprétable. Néanmoins, ces spécimens sont proches de la condition de *Macaca* actuels, comme *Parapapio*, pour l'ensemble du labyrinthe et des colobinés actuels pour les canaux semi-circulaires.

Globalement, les différences significatives observées entre la bgPCA et la CVA peuvent s'expliquer par le nombre important de groupes représentés contre une faible représentativité en termes d'individus.

Les résultats de l'investigation des labyrinthes osseux des spécimens fossiles de Makapansgat, Sterkfontein et Swartkrans ont été présentés dans des communications à l'occasion du *86rd Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists* tenue à Calgary du 8 au 12 Avril 2014 (cf. résumé section 4.1.); ainsi que pour le *4rd Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution*, organisé à Florence du 18 au 20 Septembre 2014 (cf. résumé section 4.1.) et à la réunion scientifique *The African Human Fossil Record* qui s'est déroulée à Toulouse les 26 et 27 Septembre 2014 (cf. résumé ci-après). Les résultats de la caractérisation de la morphologie des canaux semi-circulaire des spécimens fossiles de Makapansgat, Sterkfontein et Swartkrans ont été présentés dans un article soumis à publication au *Journal of Human Evolution*.

Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., De Beer, F., Braga, J., 2014. The cave deposits of Swartkrans and Kromdraai, South Africa: time-related craniodental morphostructural variation in cercopithecoid taxa and the emergence of *Homo*. The African Human Fossil Record (résumé; <http://www.tahfr.cnrs.fr/>).

TOULOUSE
26-27 SEPTEMBER 2014
SALLE DU SÉNÉCHAL
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE



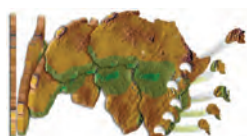
THE AFRICAN HUMAN FOSSIL RECORD

POSTER SESSION

SATURDAY, SEPTEMBER 27th, 8:30-10:30

SALLE DU SÉNÉCHAL

(titles in alphabetical order per author)



THE CAVE DEPOSITS OF SWARTKRANS AND KROMDRAAI, SOUTH AFRICA: TIME- RELATED CRANIODENTAL MORPHOSTRUCTURAL VARIATION IN CERCOPITHECOID TAXA AND THE EMERGENCE OF *HOMO*.

BEAUDET A.¹, BRUXELLES L.^{2,3,4}, MACCHIARELLI R.^{5,6}, DUMONCEL J.¹, THACKERAY J.F.⁷,
DE BEER F.⁸, BRAGA J.^{1,9}

¹ Laboratory of Molecular Anthropology and Image Synthesis, UMR 5288 CNRS, Université de Toulouse, France

² Travaux et Recherches Archéologiques sur les Cultures, les Espaces et les Sociétés, UMR 5608 CNRS, Université de Toulouse, France

³ Institut National de Recherches Archéologiques Préventives, Nîmes, France

⁴ The School of Geography, Archaeology and Environmental Studies, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa

⁵ Département de Préhistoire, UMR 7194 CNRS, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

⁶ Département Géosciences, Université de Poitiers, France

⁷ Institute for Human Evolution, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa

⁸ South African Nuclear Energy Corporation, Pelindaba, South Africa

⁹ Ditsong National Museum of Natural History, Pretoria, South Africa

The Plio-Pleistocene cave deposits of Swartkrans were the first where the co-occurrence of early *Homo* and *Paranthropus* was recognized. Even if less abundant than the latter taxon, early *Homo* at Swartkrans is represented by some remarkable specimens, notably the partial cranium SK 847. Despite numerous dating attempts, the absolute and relative chronology of its sedimentary infill and questions about the homogeneity of Members 1 to 3 remain unresolved. Another key South African site, Kromdraai B, which yielded the type specimen of *Paranthropus* (TM 1517), also delivered remains which may belong to early *Homo*. Here again, the chronological setting of Members 1-3 is still controversial. Most biochronological analyses indicate an age of the deposits of 2-1.5 Ma, but other studies suggest an older age, closer to 3 Ma. Furthermore, at Kromdraai the chrono-

stratigraphic relationships between the KB "hominin site" and the KA "faunal site" are also not fully understood.

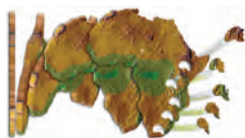
In order to reliably integrate the hominin fossil record from Swartkrans and Kromdraai into a pan-African evolutionary scenario, the chronological refinement of their deposits remains a primary, unavoidable task. However, because of the nature itself of the karst deposits and of their complex stratigraphy, rather than the direct application of chronometric methods, biostratigraphic comparisons and inter-sites bio-correlations are likely among the most reliable methods for temporal seriation of the South African paleocaves. In this context, given the density of their remains across most eastern and southern African paleontological sites, their wide geographic distribution and usual association with hominin remains, cercopithecoids are among the best candidates in the search for temporal biomarkers suitable for dating the South African fossiliferous caves.

We investigated selected craniodental remains from ten fossil papionin and colobine taxa from different stratigraphic units at Swartkrans and Kromdraai; in a comparative perspective, we also examined similar material from the sites of Sterkfontein and Makapansgat, as well as from extant representatives. The specimens were systematically detailed by X-ray microCT at a spatial resolution ranging from 20 to 120 μm at the South African Nuclear Energy Corporation (Necsa) and the Palaeosciences Centre of the University of the Witwatersrand, Johannesburg.

Four structures commonly used in paleoanthropological investigations for discriminating among extant hominids and fossil hominins, but not yet extensively reported for their evolutionary variation patterns and site-specific time-related trends in other fossil primate taxa, have been assessed in a comparative perspective: tooth endostructural organization, the bony labyrinth, the maxillary sinus, details of the endocranial morphoarchitecture. By using advanced techniques of 3D imaging and GM methods (semilandmarks and deformation-based models), these structures have been systematically characterized in both fossil assemblages and comparative modern specimens.

The preliminary results of this ongoing study project indicate that, by using different states of these evolving features as chronological markers, the site of Kromdraai could be temporally closer to Makapansgat, thus older than previously thought, and that the deposits of Swartkrans, confirmed to be younger than 2 Ma, are homogeneous, at least within Member 1.

Acknowledgements - S. Potze, C. Steininger, B. Zipfeld for access to fossil material; J. Cuisin for comparative material; G. Clément and M. Garcia-Sanz for acquisitions at the MNHN; T. Jashashvili and K. Carlson at the Univ. of Witwatersrand and C. Tenaillon and B. Duployer at the CIRIMAT; E. Delson for scientific discussion and data sharing; N. Jablonski for scientific collaboration; D. Ginibriere and C. Zanolli for contribution to data processing; the National Research Foundation (NRF) and Department of Science and Technology (DST) of South Africa. Research supported by the Center of Research and Higher Education (PRES) of Toulouse, the Midi-Pyrénées Region, the French Ministry of Foreign Affairs.



IDENTIFICATION OF *HOMO*-LIKE FEATURES IN VIRTUALLY RENDERED SOUTH AFRICAN AUSTRALOPITH ENDOCASTS.

BEAUDET A.¹, DUMONCEL J.^{1,2}, THACKERAY J.F.³, DURRLEMAN S.⁴, SUBSOL G.⁵, JESSEL J.-P.², DE BEER F.⁶, BRAGA J.^{1,7}

¹ Laboratory of Molecular Anthropology and Image Synthesis, UMR 5288 CNRS, Université de Toulouse, France

² Institut de Recherche en Informatique de Toulouse, UMR 5505, Université de Toulouse, France

³ Institute for Human Evolution, University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa

4.3. L'endocrâne

L'endocrâne, qui constitue le seul témoin disponible de l'organisation cérébrale fossile, délivre des informations cruciales pour la diagnose des taxons ainsi que pour la compréhension de l'évolution de la condition paléoneurologique (Holloway, 1978 ; Holloway *et al.*, 2004; Bruner, 2014; Neubauer, 2014). L'extraction et la reconstruction des endocrânes fossiles autorisent la description à la fois de l'architecture cérébrale globale, incluant la position relative des lobes, et de l'organisation sulcale. L'exploitation de ces deux aspects combinés permet d'établir une caractérisation complète de la condition neurologique susceptible de mettre en évidence des patrons spécifiques et des affinités phylogénétiques entre les taxons.

Au total, nous avons analysé 14 endocrânes des spécimens fossiles issus des sites de Taung, Swartkrans, Makapansgat et Sterkfontein et attribués aux taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*, *Papio izodi*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti* et *Cercopithecoides williamsi* (Tab. 4.24.) (Beaudet *et al.*, 2014a, b, c). Un échantillon de 46 endocrânes a été mobilisé pour représenter la condition actuelle des genres *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Mandrillus*, *Cercocebus*, *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*. Notre échantillon comprend à la fois des spécimens adultes et sub-adultes avec un âge dentaire minimum correspondant à la formation complète de la couronne de la M3 (entre 4 et 7 ans, Swindler et Meekins, 1991; Smith *et al.*, 1994), proche de la maturité sexuelle au moins pour *Papio* et *Macaca* (*e.g.*, Smith *et al.*, 1994; Gesquiere *et al.*, 2005). En sachant que le volume cérébral adulte est atteint à l'émergence de la M1 (Smith, 1991) et que les principaux développements cérébraux impliqués dans la corticogenèse (*i.e.*, développement des substances grises et blanches, processus de gyrification, connectivité) se produisent in-utero (Sawada *et al.*, 2009; Fukunishi *et al.* 2006; Kashima *et al.*, 2008) ou très tôt dans la période postnatale (Malkova *et al.*, 2006), la maturation peut être considérée de ce fait complète pour les structures analysées dans notre étude.

Néanmoins, pour s'assurer de la fiabilité de notre approche, nous avons mené dans un premier temps notre étude morphométrique sur les individus actuels et fossiles d'une même classe d'âge dentaire (M3 en occlusion et fermeture apicale des racines). Dans un second temps, nous avons réalisé un test sur l'ensemble des endocrânes sub-adultes et adultes à notre disposition afin de maximiser la représentativité de chacun des taxons et d'évaluer l'impact potentiel d'un faible écart d'âge dans l'échantillon. En ce qui concerne le patron sulcal,

puisque notre analyse consiste surtout à décrire les occurrences des différents sillons et non à quantifier les variables métriques comme la longueur, et que ces structures apparaissent très tôt dans le développement embryonnaire (Fukunishi *et al.* 2006; Kashima *et al.*, 2008; Sawada *et al.*, 2009), nous avons réalisé nos observations sur l'échantillon total.

Nous avons exploré la condition endocrânienne de 15 spécimens fossiles et 46 individus actuels (Tab. 4.14.). Dans notre échantillon fossile, les spécimens MP 208, KA 194, TP 11, M 3057/8/9 et SK 2139 sont affectés par des phénomènes taphonomiques entraînant un remaniement du matériel osseux qui diminue fortement le contraste entre l'os et le sédiment remplissant l'espace intracrânien (*e.g.*, coupe transversale du spécimen M 3057/8/9, Fig. 4.26.). Dans le futur, le recours à des méthodes d'imagerie adaptées à ce contexte, notamment par la microtomographie neutronique, pourra être envisagé pour tenter de discriminer les deux matériaux (cf. section 3.2.1.). De même, le spécimen STS 1027 ne conserve qu'une partie de la région postérieure de l'endocrâne. Le spécimen SK 554 a fait l'objet d'un test méthodologique impliquant la reconstruction partielle du neurocrâne (cf. section 3.2.3.) dont les résultats sont peu satisfaisants pour une analyse morphométrique fiable (cf. *infra*).

spécimen/échantillon		sillons	MR	MT
taxons fossiles				
<i>Pp. jonesi</i>	STS 565	X	X	X
<i>Pp. broomi</i>	STS 564	X	X	X
	MP 224	X		X
<i>Pp. whitei</i>	MP 221	X	X	X
<i>Pp. sp.</i>	M 3133	X	X	X
	MP 208		nc	
<i>Pp. antiquus</i>	TP 8	X	X	X
<i>P. angusticeps</i>	KA 194		nc	
<i>P. izodi</i>	TP 7	X	X	X
	TP 11		nc	
<i>D. ingens</i>	SK 554		nc	
<i>T. o. oswaldi</i>	SK 561			X
<i>T. o. darti</i>	M 3073	X		X
	MP 222	X	X	X
<i>Cercocebus sp.</i>	M 3057/8/9		nc	
<i>C. williamsi</i>	M 3055	X	X	X
	MP 3a	X	X	X
	MP 36	X	X	X
indet.	STS 538	X		X
	STS 1027		nc	
	SK 2139		nc	
taxons actuels		43	24	46
<i>Papio</i>		8	3	8
<i>Theropithecus</i>		3	2	3
<i>Lophocebus</i>		4	1	4
<i>Mandrillus</i>		3	2	6
<i>Cercocebus</i>		3		3
<i>Macaca</i>		3	3	3
<i>Cercopithecus</i>		2	1	2
<i>Erythrocebus</i>		2		2
<i>Chlorocebus</i>		5	2	5
<i>Colobus</i>		9	9	9
<i>Piliocolobus</i>		1	1	1

Tab. 4.14. Nombre de spécimens composant l'échantillon fossile et actuel pour chacune des variables mesurées dans l'endocrâne. MR: analyse morphométrique de l'échantillon réduit incluant les spécimens d'une même classe d'âge dentaire (cf. texte); MT: analyse morphométrique de l'échantillon total; nc: non considéré (cf. texte).

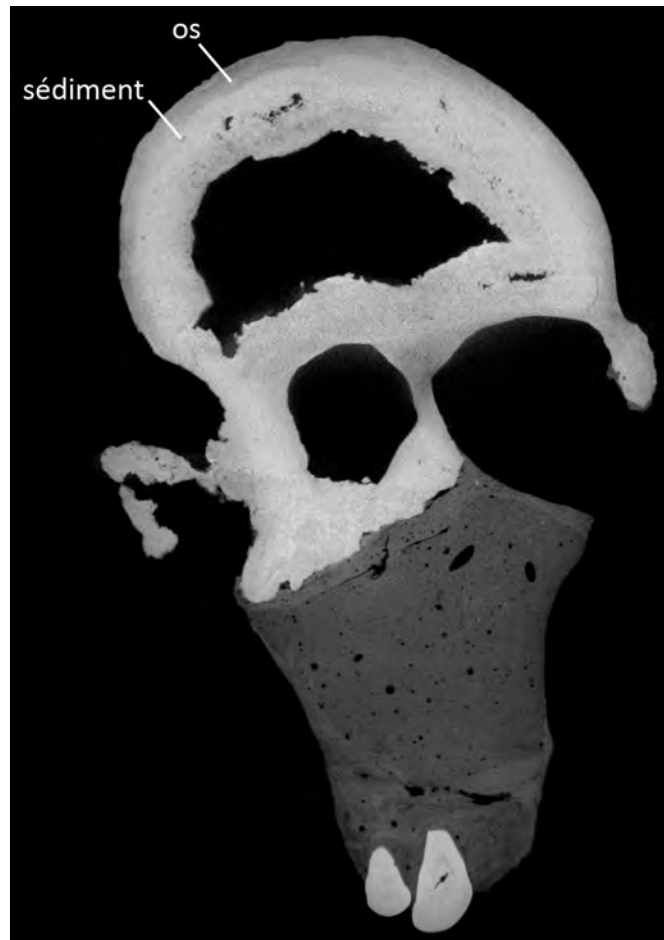


Fig. 4.26. Coupe transversale du spécimen M 3057/8/9.

4.3.1. États de conservation des endocrânes fossiles

Dans cette section nous présentons les résultats de l'extraction virtuelle des endocrânes de notre échantillon fossile. Selon la qualité de la conservation des neurocrânes, les endocrânes reconstruits virtuellement présentent différents degrés de préservation qu'il est essentiel d'établir avant de discuter les résultats des analyses comparatives. En effet, la quantification des différences morphologiques entre les groupes/spécimens de l'échantillon peut être affectée par des structures manquantes et les observations et interprétations doivent donc tenir compte de ce paramètre. Pour chaque spécimen fossile inclus dans notre étude, nous allons brièvement lister les éléments préservés commentés à partir des reconstructions illustrées dans les Figures 4.27. et 4.28.

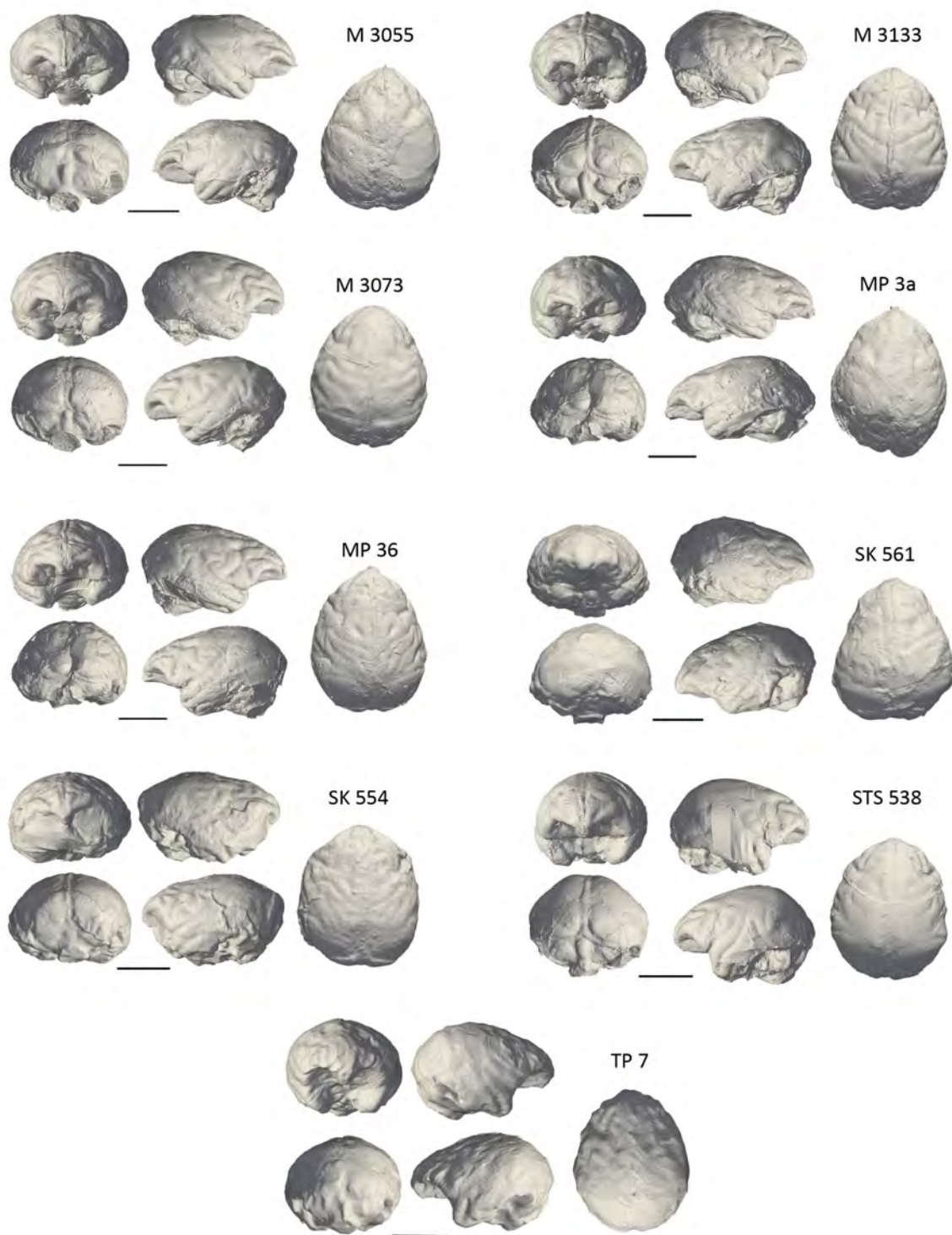


Fig. 4.27. Reconstructions virtuelles des endocrânes sub-complets des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain en vues antérieure, latérales droite et gauche, postérieure et supérieure. Échelles: 3 cm.

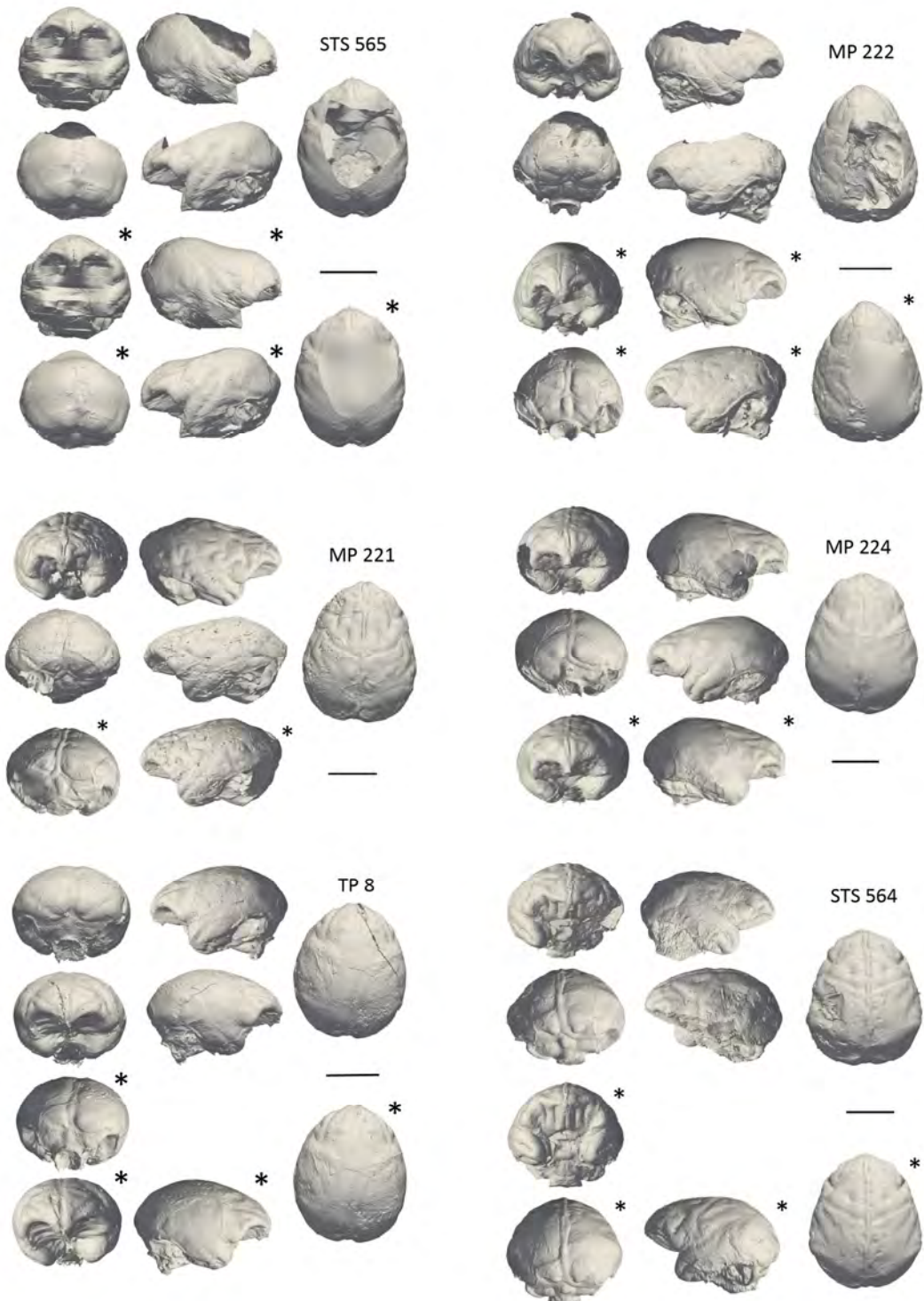


Fig. 4.28. Reconstructions virtuelles des endocrânes des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain affectés par des dégradations *post-mortem* en vues antérieure, latérales droite et gauche, postérieure et supérieure. Les surfaces corrigées sont signalées par des astérisques. Échelles : 3 cm.

Le crâne du spécimen STS 565 présente une lacune importante à son sommet. Nous avons obtenu une reconstruction fiable en comblant virtuellement cette ouverture (cf. section 3.2.3.) (Fig. 4.28.). La préservation du lobe temporal droit sur l'endocrâne extrait est modeste et il n'est pas conservé dans son intégralité. La région occipitale est la mieux conservée et le réseau méningé est particulièrement bien délimité et visible dans cette zone.

Alors que l'hémisphère droit est parfaitement préservé pour l'endocrâne du spécimen STS 564, l'hémisphère gauche est seulement représenté par la portion supérieure de la région pariétale et une partie du lobe frontal (Fig. 4.28.). La surface de l'hémisphère droit révèle des sillons frontaux marqués ainsi que les traces nettes du réseau méningé de la région occipitale. En projetant l'hémisphère droit sur l'hémisphère gauche à travers un plan de symétrie, nous avons obtenu un volume endocrânien complet directement comparable aux autres individus de l'échantillon (cf. section 3.2.3.).

La conservation des détails imprimés sur la surface interne du neurocrâne de MP 224 assure une reconstruction précise de l'endocrâne endommagé par les processus diagénétiques uniquement sur le lobe temporal droit, où le sédiment a rempli une ouverture dans le crâne (Fig. 4.28.). La lacune dans le matériel osseux a été reconstituée virtuellement (cf. section 3.2.3.). Le réseau veineux est remarquablement bien préservé sur l'ensemble de la surface endocrânienne, alors que les sillons sont surtout accessibles sur les lobes frontaux.

L'endocrâne reconstitué à partir du spécimen MP 221 est parfaitement préservé et conserve l'intégralité de la morphologie cérébrale excepté une ouverture au niveau du lobe occipital gauche qui a été comblée automatiquement (cf. section 3.2.3.) (Fig. 4.28.). Les sillons sont présents sur toute la surface de l'endocrâne à un niveau de précision élevé. Des traces de vascularisation sont également discernables sur la partie postérieure.

L'endocrâne extrait du spécimen TP 8 présente une fissure qui s'étend du pôle frontal (au niveau de la scissure interhémisphérique) et parcourt la région pariétale en décrivant une courbe jusqu'au contact entre le lobe temporal et le lobe occipital (près du *sulcus occipitalis inferior*) en créant un décalage de l'ordre du demi-millimètre sans perte de matériel (Fig. 4.28.). Ce décalage a été corrigé pour obtenir un endocrâne complet sans lacune (cf. section 3.2.3.). Excepté cette discontinuité, l'endocrâne présente un degré de conservation remarquable et conserve l'ensemble de sa morphologie. Les sillons du lobe frontal sont aisément identifiables, tout comme le réseau méningé dans la région occipitale qui présente des ramifications complexes.

L'endocrâne reconstitué à partir du spécimen M 3133 préserve l'ensemble de la morphologie cérébrale, y compris la topologie des sillons cérébraux et le réseau méningé de la

région occipitale (Fig. 4.27.). Une correction manuelle a été apportée sur une zone réduite du lobe temporal gauche.

Les processus diagénétiques ont fortement remanié la composition de l'os pour le spécimen TP 7 et la distinction entre le sédiment en remplissage dans l'espace intracrânien et le tissu osseux est difficile (Fig. 4.27.). Malgré cette contrainte, nous avons expérimenté une segmentation manuelle pour extraire et étudier l'endocrâne de ce spécimen. Par ce procédé, qui nous permet d'obtenir une reconstruction relativement fidèle de la morphologie endocrânienne complète, les sillons ne sont pas accessibles.

Le spécimen SK 561 est composé de fragments associés pour reconstituer le crâne dont la cavité intracrânienne n'a pas été remplie par le sédiment (Fig. 4.27.). Même si nous n'avons pas détecté d'anomalies dans la restauration physique du spécimen, assurée par C. K. Brain et E. Delson (Delson, 1993), certains éléments sont manquants dans la base du crâne ce qui impacte légèrement la conformation de l'endocrâne, notamment autour du trou occipital. L'extension antérieure des lobes temporaux est également affectée par la conservation relative des os de la face. Excepté l'amorce au niveau antérieur des sillons temporaux, les scissures corticales sont indiscernables.

Le spécimen MP 222 est affecté par la destruction d'une proportion importante de l'os composant le sommet de la voûte crânienne (Fig. 4.28.). De ce fait, les régions pariétales sont presque totalement absentes. En revanche les parties frontale, temporale et occipitale présentent un degré de préservation élevé et conservent des détails des sillons et réseaux méningés précis. La lacune dans le matériel osseux a été comblée automatiquement en respectant au mieux la morphologie de la surface préservée (cf. section 3.2.3.).

Le spécimen M 3073 présente une surface interne crânienne bien conservée à partir de laquelle un endocrâne complet a pu être extrait (Fig. 4.27.). Les sillons cérébraux sont visibles sur toute la surface reconstruite. Une correction manuelle a été apportée à la segmentation sur la région occipitale de l'hémisphère droit. Les ramifications du réseau méningé sont discernables sur les deux hémisphères au niveau du lobe temporal ainsi que de la zone pariétale.

Malgré nos tentatives pour améliorer la reconstruction du neurocrâne du spécimen SK 554 (cf. section 3.2.3.), la qualité de l'endocrâne virtuellement extrait n'est pas suffisante pour mener des analyses quantitatives fiables (Fig. 4.27.). La surface inférieure est affectée par la dégradation importante des os composant le basicrâne liée aux processus taphonomiques, ce qui est également le cas pour la partie antérieure où des structures sont manquantes. Le tracé des sillons est difficilement identifiable sur la reconstruction.

Le spécimen MP 3a présente une anomalie potentielle dans la région occipitale signalée par une protrusion importante de l'hémisphère droit par rapport à l'hémisphère gauche ; néanmoins, excepté sur ce lobe, le reste de l'endocrâne ne présente pas de défauts de cet ordre (Fig. 4.27.). Ce décalage marqué peut être imputé soit à une déformation ductile affectant seulement cette région (envisageable dans le cas où le spécimen était inclus dans des matrices sédimentaires aux propriétés différentes pendant le processus de fossilisation) soit à une asymétrie d'ordre biologique. Ces deux possibilités seront considérées dans nos analyses quantitatives. Les traces des sillons cérébraux sont perceptibles sur la région frontale ainsi que quelques marques de vascularisation sur les surfaces latérales.

Le moulage naturel produit par le remplissage sédimentaire de la cavité crânienne du spécimen MP 36 assure une reconstruction fine des structures cérébrales et notamment des sillons parcourant la partie antérieure ainsi que les surfaces latérales (Fig. 4.27.). Des empreintes du réseau méningé sont visibles sur les lobes occipitaux. Une correction manuelle a été apportée sur une portion réduite du lobe occipital gauche ainsi que sur la surface inférieure.

L'endocrâne de M 3055 est complet et les sillons cérébraux, même si peu marqués, sont visibles sur les lobes temporaux et frontaux (Fig. 4.27.). La surface de l'os adhérente à la partie supérieure du moulage endocrânien sédimentaire a nécessité une intervention manuelle pour délimiter les deux composantes.

Le spécimen STS 538 correspond à un neurocrâne isolé dont le degré de préservation est relativement élevé (Fig. 4.27.). L'endocrâne est conservé dans son intégralité. Les sutures coronale et lambdoïde visibles respectivement sur la partie antérieure et postérieure signalent un individu relativement jeune. Les sillons sont nettement tracés sur les lobes frontaux et temporaux. Des corrections manuelles ont été apportées sur le temporal droit où le sédiment adhérait au neurocrâne.

4.3.2. Sillons néocorticaux

Les sillons cérébraux sont plus ou moins marqués sur la surface de l'endocrâne. Quand ils sont présents, ils délivrent de précieuses informations sur la structuration de la surface néocorticale et l'emplacement des aires cérébrales majeures. La détection automatique des sillons sur la surface des endocrânes dans notre échantillon a permis la description comparative de l'organisation cérébrale de 12 spécimens fossiles représentant les espèces *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*, *Theropithecus oswaldi darti* et

Cercopithecoides williamsi confrontés à un ensemble de 44 individus actuels inclus dans les genres *Papio*, *Theropithecus*, *Mandrillus*, *Lophocebus*, *Cercocebus*, *Macaca*, *Chlorocebus*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*. L'architecture sulcale est représentée et annotée dans les Figures 4.29.-4.30. pour tous les individus fossiles disponibles. Par souci de clarté et pour optimiser la comparaison directe entre les échantillons, la condition actuelle est représentée par un individu pour chacun des genres analysés (mais voir détails Annexes 8.19.-8.21.). Les individus actuels dans les illustrations ont été retenus à la fois pour la qualité des impressions sulcales et pour le caractère consensuel du patron exprimé. Néanmoins, afin d'apprécier la variabilité éventuelle de ces structures, les descriptions dans le texte tiennent compte des observations menées sur l'échantillon total. Pour chacun des genres explorés, nous établirons une comparaison avec l'étude de Connolly (1950) sur les cerveaux de primates.

Les tracés des sillons, détectés automatiquement puis traités manuellement pour éliminer les structures non anatomiques (cf. section 3.5.), sont affichés sur les surfaces des endocrânes reconstruites et présentés selon un rendu visuel permettant d'accentuer les reliefs par une cartographie de couleurs. Les sillons sont annotés selon la nomenclature explicitée dans la section 3.1. qui est rappelée ci-dessous :

- arc : *sulcus arcuatus*,
- c : *sulcus centralis*,
- ip : *sulcus intraparietalis*,
- lc : *sulcus calcarinus lateralis*,
- ls : *sulcus lunatus*,
- oci : *sulcus occipitalis inferior*,
- p : *sulcus principalis*,
- s : *sulcus lateralis*,
- sca : *sulcus subcentralis anterior*,
- scp : *sulcus subcentralis posterior*,
- ts : *sulcus temporalis superior*.

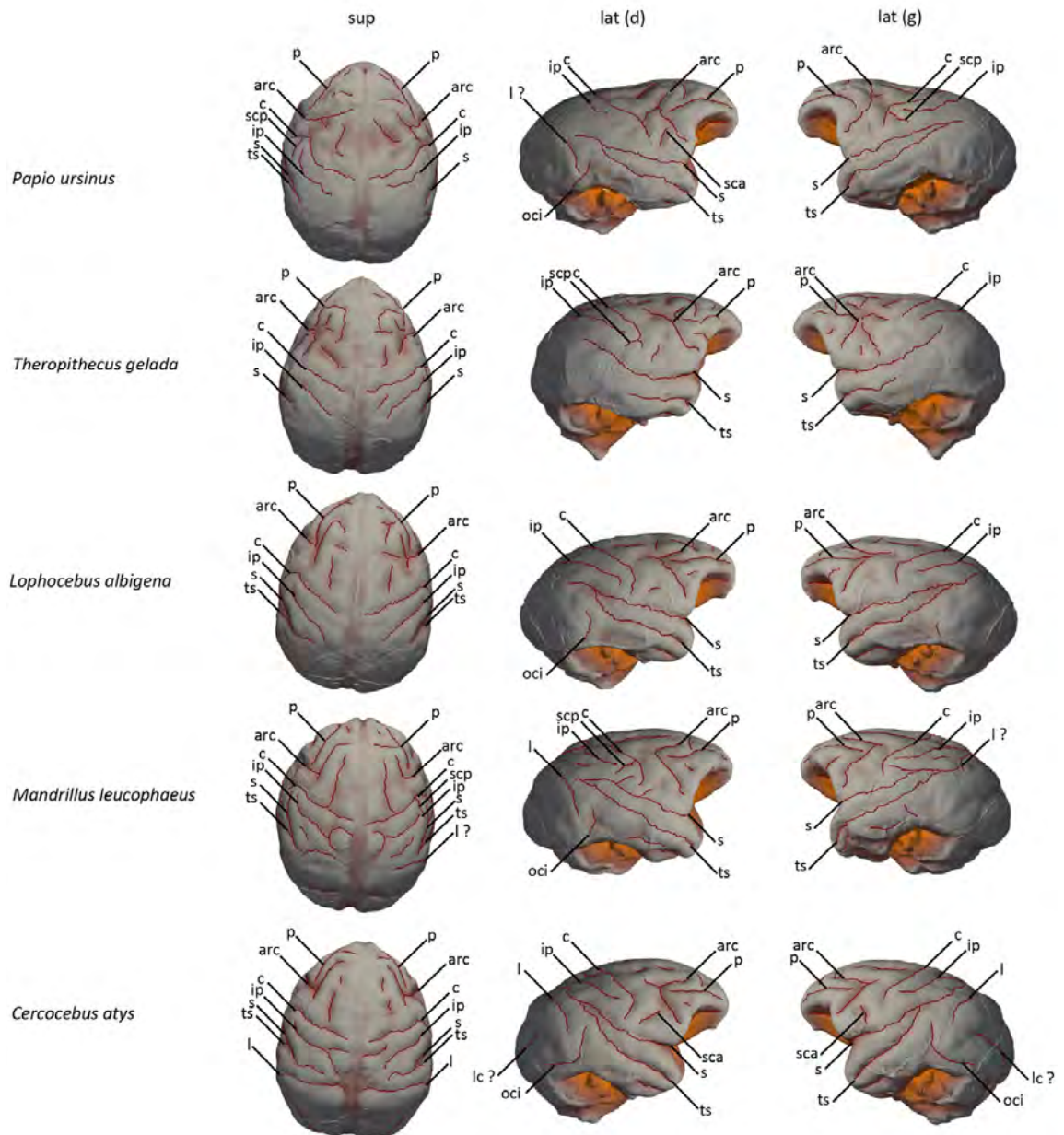


Fig. 4.29. Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des représentants cercopithécidés actuels des genres *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Mandrillus* et *Cercocebus*. sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.

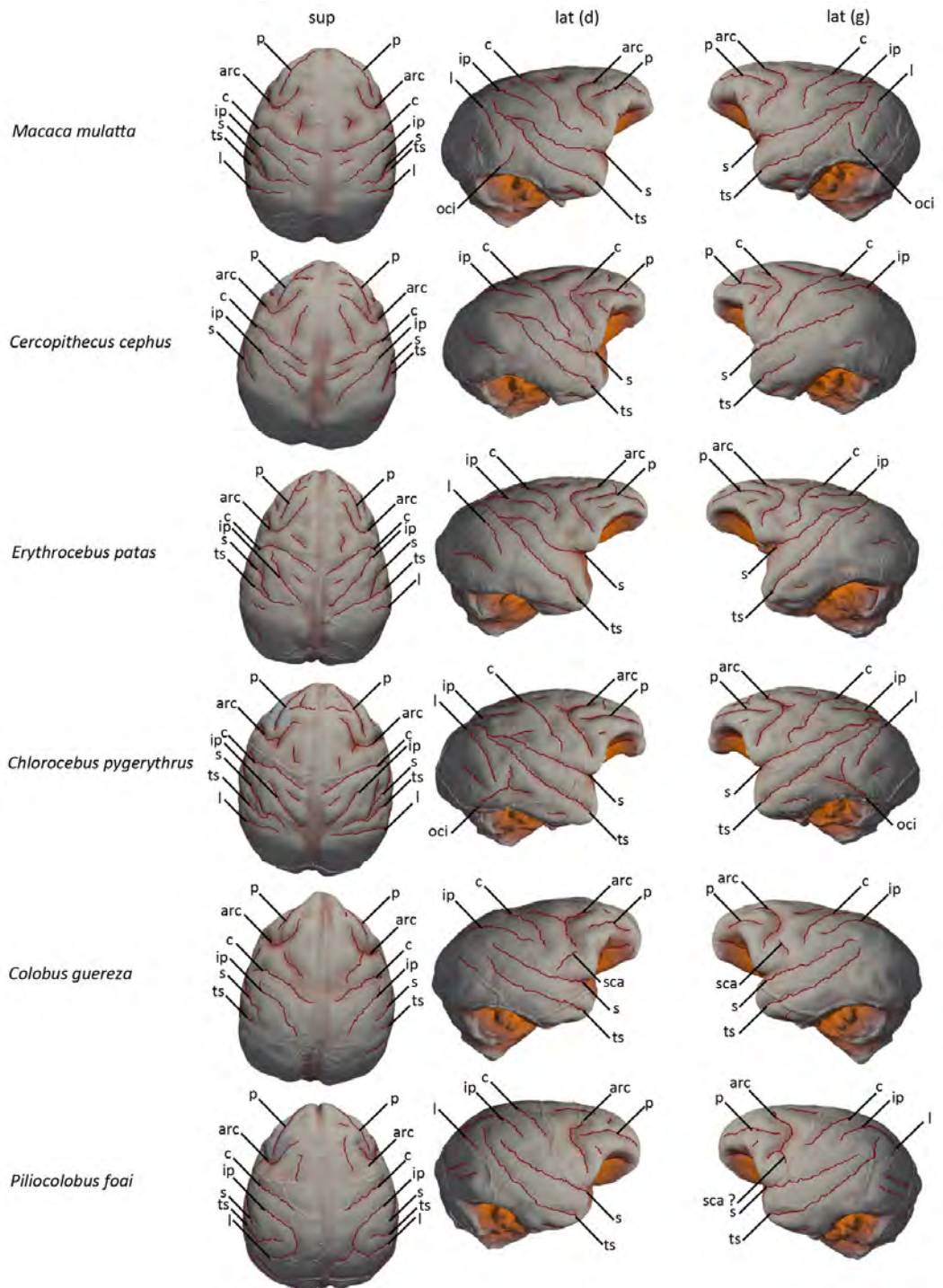


Fig. 4.30. Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des représentants cercopithécidés actuels des genres *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*. sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.

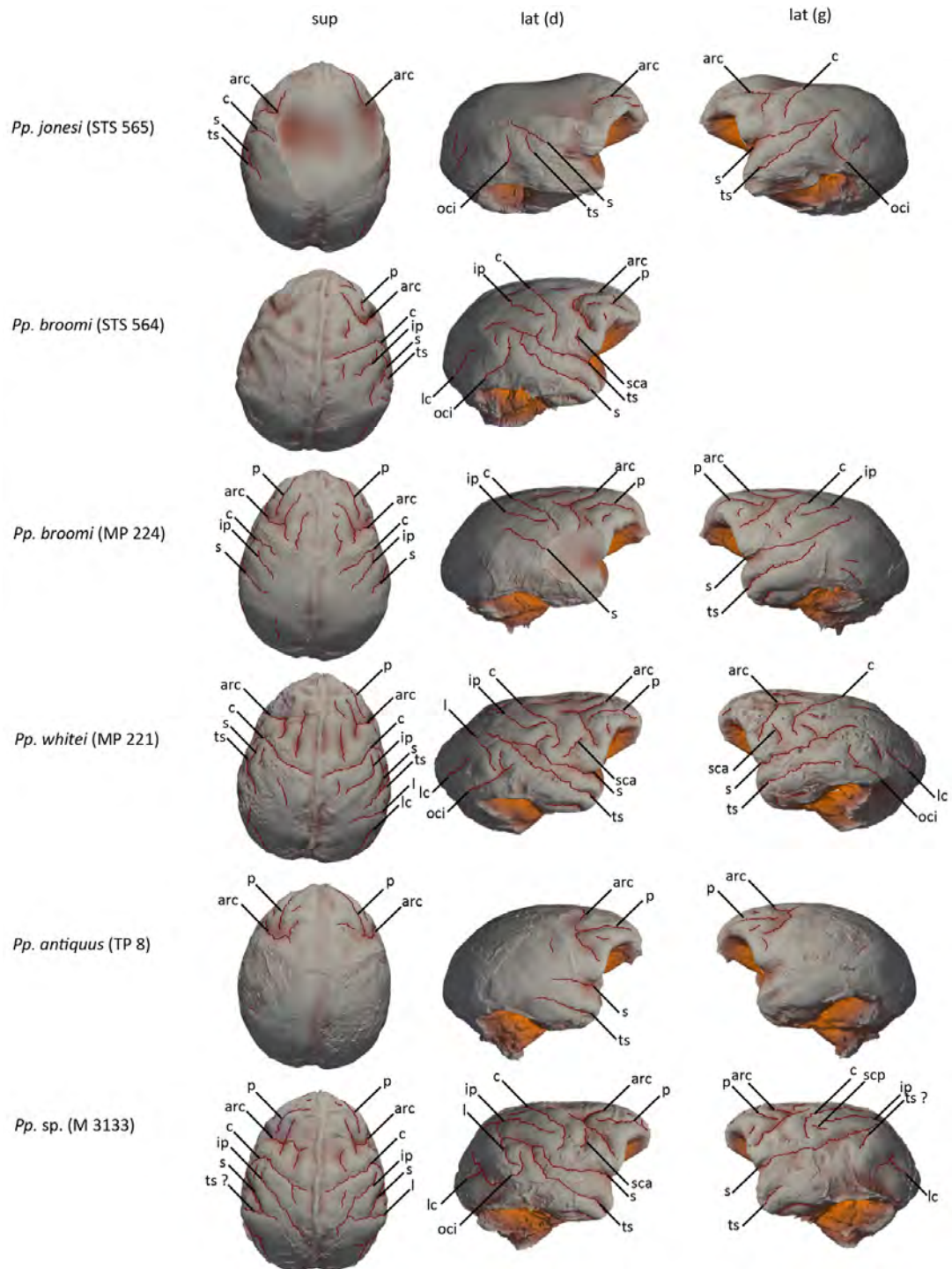


Fig. 4.31. Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus* et *Pp. sp.* sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.

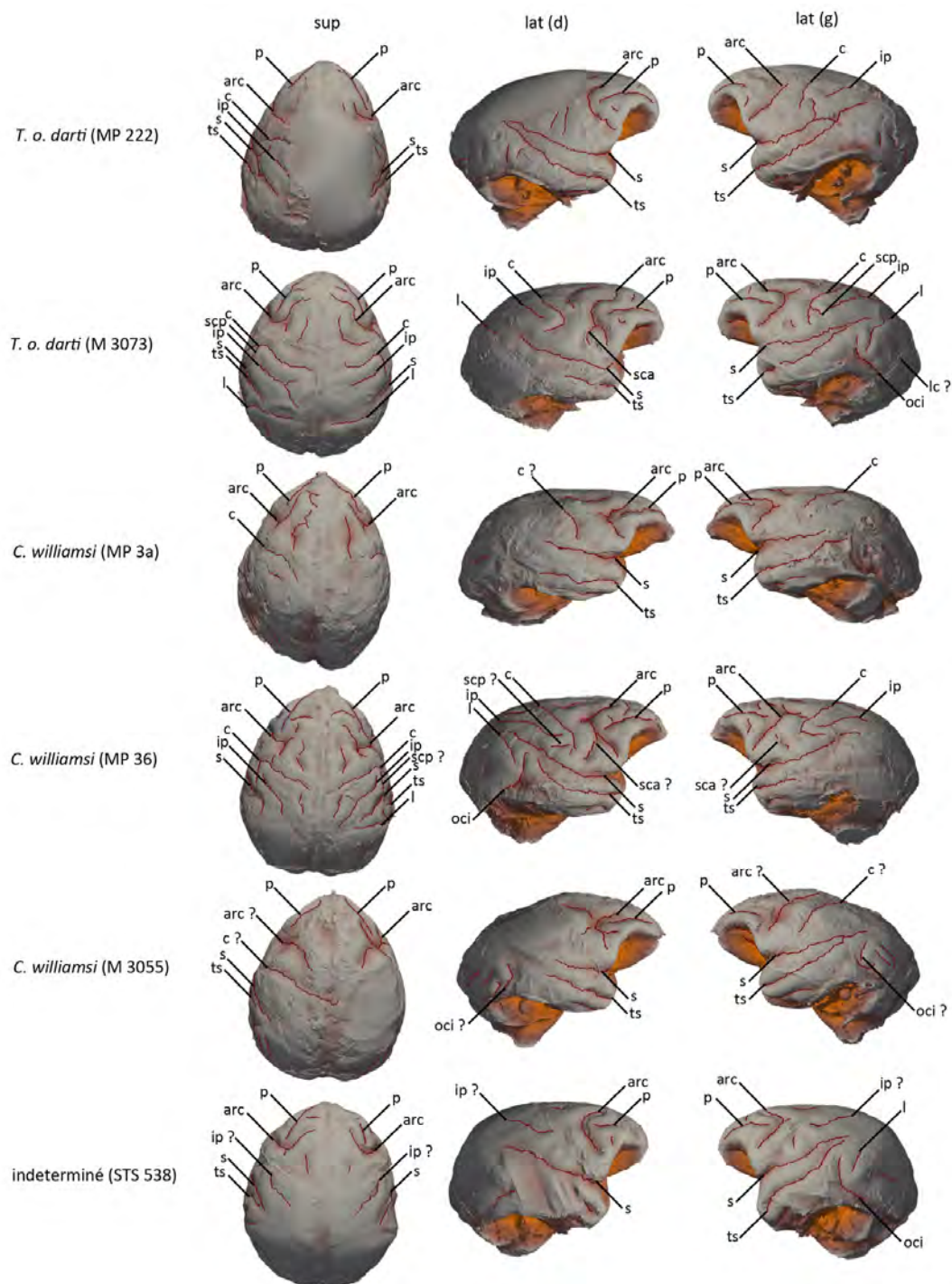


Fig. 4.32. Représentations des sillons néocorticaux présents sur la surface de l'endocrâne des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain représentant les taxons *Theropithecus oswaldi darti* et *Cercopithecoides williamsi*. sup : supérieur ; lat : latéral, d : droit ; g : gauche. Les sillons annotés sont ceux discutés dans le texte. Images non à l'échelle.

Le *sulcus principalis* identifié dans l'échantillon de *Papio* (n=8) s'étend du bord externe du lobe frontal jusqu'au *sulcus arcuatus*, qui est très largement ouvert (Fig. 4.29.). Le *sulcus subcentralis posterior*, quand il est détecté, est soit très proche de l'extrémité inférieure du *sulcus centralis* soit physiquement relié (comme c'est le cas dans notre exemple illustré) alors que le *sulcus subcentralis anterior* est individualisé. Le *sulcus centralis* marque une courbure importante sur son extrémité inférieure tandis que le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont relativement droits. Le *sulcus calcarinus lateralis* n'a pas pu être identifié mais le *sulcus occipitalis inferior* est présent sur 44 % des hémisphères. Le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* s'interceptent sur près d'un cas sur deux. Nos descriptions reproduisent celles menées par Connolly (1950) excepté que notre exemple (Fig. 4.29.) diffère de celui présenté dans son ouvrage (p. 35) par l'intersection du *sulcus lateralis* et *sulcus temporalis superior* (parallèles sur son schéma) et la réunion du *sulcus subcentralis posterior* et du *sulcus centralis* (individualisé sur son illustration), ces remarques s'intégrant toutefois dans la variabilité illustrée par nos deux études. La distinction forte remarquée par Connolly (1950) du patron formé par l'interaction entre le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* chez *Papio* par rapport aux autres cercopithécidés n'est pas retrouvée ici (probablement lié à la qualité des impressions sulcales dans cette région).

La condition de *Theropithecus* (n=3) respecte le patron mis en évidence par Falk (1981) composé d'un *sulcus principalis* droit, un *sulcus arcuatus* dont la structure est plus complexe que les autres papionines et surtout caractérisé par la jonction du *sulcus subcentralis posterior* avec le *sulcus centralis* (Fig. 4.29.). Le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont rectilignes et le *sulcus occipitalis inferior* n'a été observé que pour un seul spécimen (hémisphère gauche). Dans notre échantillon, le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* sont légèrement convergents mais ne s'interceptent dans aucun des cas analysés. Le patron que nous avons détecté ici est très proche de celui décrit par Connolly (1950).

L'agencement des plis cérébraux pour *Lophocebus* (n=4) reproduit le modèle des autres papionines avec un *sulcus principalis* droit dirigé vers le *sulcus arcuatus* dont l'angle est ouvert (Fig. 4.29.). Le *sulcus subcentralis posterior* et le *sulcus subcentralis anterior* n'ont pas été identifiés dans notre échantillon. L'extrémité inférieure du *sulcus centralis* est recourbée alors que le *sulcus intraparietalis* est totalement rectiligne, tout comme le *sulcus lunatus* lorsqu'il est reconnaissable. Le *sulcus occipitalis inferior* a été noté avec certitude sur l'hémisphère droit d'un seul spécimen alors que le *sulcus calcarinus lateralis* n'a pas pu être

identifié de façon fiable. Le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* se recoupent dans la partie supérieure du pariétal.

L'endocrâne de *Mandrillus* (n=3) montre un *sulcus principalis* rectiligne qui dévie du bord externe du pôle frontal et qui s'oriente vers l'intérieur du *sulcus arcuatus* caractérisé par un angle ouvert (Fig. 4.29.). Le sillon *sulcus subcentralis posterior* est rattaché au sillon central pour deux spécimens de l'échantillon et le *sulcus sbcentralis* anterior recoupe le *sulcus arcuatus* pour un spécimen. Le *sulcus centralis* décrit une courbure légère alors que le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont relativement rectilignes. Quand il est identifiable, le *sulcus lunatus* s'étend inférieurement jusqu'au niveau du *sulcus occipitalis inferior*. L'intersection du *sulcus lateralis* et du *sulcus temporalis superior* se situe à la hauteur de l'extrémité du sillon central. Comme pour Connolly (1950), notre étude met en évidence une plus grande complexité de l'extrémité supérieure du *sulcus intraparietalis* ainsi qu'un nombre important de sillons tertiaires (*i.e.*, sillons formés dans les dernières phases du développement cérébral, par opposition aux sillons primaires, initiés très tôt) entre les *sulci subcentralis anterior* et *posterior* par rapport aux autres cercopithécidés.

La condition exprimée par les endocrânes de *Cercocebus* (n=3) se caractérise par un *sulcus principalis* droit et un *sulcus arcuatus* dont l'angle est plutôt fermé (Fig. 4.29.). Le *sulcus subcentralis anterior* et le *sulcus subcentralis posterior*, identifiés sur l'hémisphère droit de deux spécimens, n'entrent pas en contact avec les autres sillons. Le *sulcus centralis* est recourbé à son extrémité alors que le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont plutôt rectilignes. Le *sulcus occipitalis inferior* et le *sulcus calcarinus lateralis* ont été repérés sur un spécimen uniquement. Enfin, le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* sont convergents et s'interceptent dans la partie supérieure de la région pariétale. Notre description est compatible avec celle établie par Connolly (1950).

L'endocrâne de *Macaca* (n=3) montre un *sulcus principalis* qui s'étend de la bordure antérieure du lobe frontale jusqu'au *sulcus arcuatus*, qui forme un angle droit (Fig. 4.30.). Le *sulcus centralis* s'approche du *sulcus lateralis* au niveau inférieur et marque une courbure à son extrémité alors que le *sulcus intraparietalis*, relativement court, décrit un tracé rectiligne. Le *sulcus occipitalis inferior* a été relevé sur les deux hémisphères d'un seul spécimen. Le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* convergent et leur intersection occupe une position plutôt inférieure par rapport aux autres taxons. Nos relevés sont similaires à ceux effectués par Connolly (1950).

Les spécimens du genre *Cercopithecus* (n=2) présente un *sulcus principalis* relativement long qui traverse le cortex préfrontal et tend vers le *sulcus arcuatus* qui présente

un angle plutôt fermé (Fig. 4. 30.). L'extrémité inférieure du *sulcus centralis* est rectiligne et se dirige vers le *sulcus lateralis*. L'extension du *sulcus intraparietalis* et du *sulcus lunatus* est relativement courte comparativement aux observations sur le reste de l'échantillon. La présence du *sulcus occipitalis inferior* est avérée pour l'hémisphère gauche d'un seul spécimen. Le *sulcus temporalis superior* intercepte le *sulcus lateralis* dans une position supérieure dans 3 cas sur 4. Nos observations sont identiques à celles publiées par Connolly (1950).

La condition de *Erythrocebus* (n=2) se définit par un *sulcus principalis* qui s'étend vers le *sulcus arcuatus* dont l'angle est ouvert avec un sommet arrondi et l'extrémité inférieure du *sulcus central* est légèrement recourbée (Fig. 4. 30.). Le *sulcus intraparietalis* est relativement court comparé aux autres genres alors que le *sulcus lunatus* s'étend au contraire très bas, près du *sulcus occipitalis inferior*. L'intersection du *sulcus temporalis superior* et du *sulcus lateralis* est positionnée dans la partie supérieure de la surface pariétale.

Pour *Chlorocebus* (n=5), le *sulcus principalis* se dirige vers le *sulcus arcuatus*, dont l'angle est ouvert et la longueur supéro-inférieure relativement importante, en s'éloignant du bord du lobe frontal (Fig. 4. 30.). Le *sulcus subcentralis anterior* a été repéré pour deux spécimens (pour les deux hémisphères sur un spécimen et sur l'hémisphère gauche pour le second) et est chaque fois individualisé. Le *sulcus centralis* est rectiligne et le *sulcus intraparietalis* relativement court, contrairement au *sulcus lunatus* qui s'étend jusqu'au *sulcus occipitalis inferior*, lorsqu'il est présent (ce qui est le cas de trois spécimens pour l'hémisphère droit et un seul individu pour l'hémisphère gauche). Le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* se recoupent dans la partie supérieure de la surface pariétale.

Le patron illustré par notre échantillon de *Colobus* (n=9) est fidèle à la description de la condition des colobines actuels par Falk (1978) et diverge par différents aspects des papionines et cercopithécines (Fig. 4.26.). Le *sulcus principalis* se développe le long de la bordure externe du lobe frontal et le *sulcus arcuatus* décrit une courbe. Le *sulcus subcentralis anterior* est présent pour les deux hémisphères de deux et n'entrent pas en contact avec les autres sillons. Le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* forment un tracé arqué dont la courbure est dirigée postérieurement et s'éloigne de la configuration en « V » des cercopithécines. Le *sulcus occipitalis inferior*, qui n'a pas été détecté dans l'échantillon de Falk (1978), est potentiellement représenté par un de nos spécimens. Le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* s'interceptent seulement dans 28 % des cas (les deux hémisphères confondus) et sont donc le plus souvent parallèles, une conformation commune pour les colobines (Falk, 1978). Notre analyse n'a pas permis de mettre en évidence le *sulcus*

paroccipitalis, marqueur de la condition des colobines, ce qui est probablement lié à une lisibilité moindre des sillons postérieurs sur ces spécimens. Le genre *Piliocolobus* (n=1) reproduit le schéma classique des colobines excepté pour la conformation du *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* qui convergent pour former une unique courbe. La description de *Colobus* dressée ici est relativement proche du patron détaillé par Connolly (1950) pour *Presbytis*.

En résumé, le patron des papionines se caractérise par (i) un *sulcus principalis* qui dévie du bord externe du lobe frontal et se dirige vers le *sulcus arcuatus* ; (ii) un *sulcus arcuatus* qui forme un angle ouvert et dont les deux branches sont rectilignes ; (iii) un *sulcus principalis* dont l'extrémité est nettement recourbée ; (iv) un *sulcus intraparietalis* et un *sulcus lunatus* rectilignes ; (v) un *sulcus lateralis* et un *sulcus temporalis superior* convergents et qui s'interceptent sauf dans le cas de *T. gelada*. La condition des cercopithécines est proche des papionines à ceci près que le sillon central est davantage rectiligne. L'architecture néocorticale des colobines combine (i) un *sulcus principalis* situé le long du bord externe du lobe frontal ; (ii) un *sulcus arcuatus* arrondi et court ; (iii) un *sulcus centralis* droit ; (iv) un *sulcus intraparietalis* et un *sulcus lunatus* arqués avec une concavité dirigée postérieurement ; (v) un *sulcus lateralis* et un *sulcus temporalis superior* dont l'intersection est moins récurrente que pour les papioninés. Ces « cérébrotypes » sont cohérents avec les descriptions de la littérature (Connolly, 1950 ; Radinsky, 1974 ; Falk, 1978). À partir de la densité des impressions sulclae, un lien peut être supposé entre la masse globale des individus et le processus de fissuration du néocortex cérébral, notamment illustré par la fréquence plus importante des sillons tertiaires chez *Mandrillus* (Connolly, 1950).

Globalement, les genres fossiles *Parapapio* et *Papio*, illustrés par six spécimens de Sterkfontein, Makapansgat et Taung, se rapprochent de la condition des papionines actuels (Fig. 4.31.). Les sillons du cortex frontal sont typiques des papionines, avec le *sulcus arcuatus* relativement ouvert et formé par des branches rectilignes, formant un « V », même si plus difficile à reconnaître pour STS 565. Le *sulcus subcentralis anterior* est potentiellement identifié pour STS 564, ainsi que pour MP 221 et MP 3133, et s'approche du *sulcus arcuatus* dans les trois cas sans intersection. La présence du *sulcus subcentralis posterior* est proposée pour M 3133 sur la base de sa localisation postérieure à l'extrémité inférieure du *sulcus centralis* avec lequel il n'entre pas en contact. Le *sulcus centralis* marque une courbure à son extrémité inférieure retrouvée également pour les papionines actuels alors que le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont relativement droits. Le *sulcus occipitalis inferior* est détecté sur tous les spécimens à l'exception de MP 224 et TP 8, pour lesquels les sillons

postérieurs sont peu marqués. L'intersection du *sulcus lateralis* et du *sulcus temporalis superior* est notée pour tous les individus lorsque les structures sont présentes excepté l'hémisphère gauche de MP 221 et est localisée au même niveau que l'extrémité inférieure du *sulcus centralis*. L'organisation sulcale est remarquablement homogène dans ce groupe fossile, toutes espèces et sites confondus.

La condition fossile du genre *Theropithecus* est représentée par deux spécimens de *T. o. darti* de Makapansgat (Fig. 4.32.). Alors que le *sulcus principalis* reproduit la condition des papionines, le *sulcus arcuatus* marque une courbure importante qui les rapproche des colobinés. Le *sulcus subcentralis anterior* est présent sur l'hémisphère droit de M 3073 et est accolé au *sulcus arcuatus* dans une position proche de celle décrite pour *T. o. oswaldi* de la localité de Omo par Falk (1981) mais qui se distingue de la condition de *T. o. darti* de Hadar, où le sillon en question est individualisé. En revanche, la configuration du *sulcus subcentralis posterior* révélé par l'hémisphère gauche de M 3073, qui est rattaché au *sulcus centralis*, correspond à celle décrite à la fois pour *T. o. darti* et *T. o. oswaldi*. Le *sulcus centralis* est recourbé dans son extrémité inférieure, tout particulièrement pour M 3073 qui est proche des formes est-africaines de *T. o. oswaldi* (Falk, 1981), alors que le *sulcus intraparietalis* et le *sulcus lunatus* sont rectilignes. Le *sulcus occipitalis inferior* est identifié seulement pour l'hémisphère gauche de M 3073. Contrairement au modèle de Falk (1981), et à la condition actuelle pour ce genre exprimée dans notre échantillon, le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* se recoupent dans les deux individus analysés. Globalement, *Theropithecus* fossile n'exprime donc pas la configuration actuelle complète du genre et se rapproche plutôt des autres papionines fossiles, tout en présentant des similarités avec l'espèce *T. o. oswaldi* présente à Omo.

Le taxon colobine fossile *Cercopithecoides williamsi* est représenté dans notre étude par trois spécimens de Makapansgat (Fig. 4.32.). La configuration des sillons sur le lobe frontal est plus proche des papionines pour MP 3a et MP 36, avec des structures rectilignes et un *sulcus principalis* qui s'éloigne du bord externe, alors qu'il est typique des colobines pour M 3055. La position du *sulcus subcentralis anterior* retrouvé dans l'hémisphère droit de MP 36 et de M 3055 est très proche de celle décrite pour *Colobus* dans notre étude, et également des autres papionines fossiles. Le *sulcus centralis* est recourbé à son extrémité pour les trois spécimens, ce qui les rapproche des papionines fossiles et les distingue des colobines actuels. De même, l'identification du *sulcus occipitalis inferior*, moins fréquent chez les colobines actuels par rapport aux papionines dans notre échantillon, tend à les différencier de leurs homologues modernes. Le *sulcus lateralis* et le *sulcus temporalis superior* convergent mais ne

s'interceptent pas (excepté dans un cas représenté par l'hémisphère gauche de M 3055), trait commun avec *Colobus*. La description de ces trois individus argumente une situation intermédiaire pour ce groupe qui combine à la fois des caractères de papionines et de colobines.

La convexité importante de l'extrémité inférieure du *sulcus centralis* de MP 36 se rapproche de celle exprimée par *T. o. darti*, reconnu comme un caractère diagnostique, et peut éventuellement suggérer une attribution erronée pour ce spécimen (cf. section 5.1.).

Enfin, l'endocrâne non attribué taxonomiquement STS 538 affiche des caractères proches des papionines fossiles (également noté par Heaton, 2006) et plus spécifiquement de *Parapapio* d'après la configuration des sillons sur la région frontale.

4.3.3. Architecture endocrânienne

Étant donné le potentiel discriminant de la conformation des lobes cérébraux pour les taxons actuels (*e.g.*, Falk, 1978), nous avons décrit quantitativement les variations dans l'architecture endocrânienne dans notre échantillon fossile et actuel par la méthode des modèles déformables (Glaunès and Joshi, 2006 ; Durrleman, 2010 ; Durrleman *et al.*, 2012a ; Dumoncel *et al.*, 2014, 2015) (cf. section 3.3). En tenant compte du degré de conservation variable des spécimens fossiles, la forme moyenne globale (FMG) a été construite à partir des représentants actuels seulement et les individus fossiles ont été projetés *a posteriori* dans l'atlas afin d'analyser les variations morphologiques dans cet ensemble (cf. section 3.3). Par ce procédé, les distorsions possibles affectant les spécimens fossiles n'affectent pas la forme de référence.

Comme annoncé dans l'introduction de cette section, nous avons tout d'abord analysé les variations morphologiques dans une fraction de notre échantillon comportant des individus avec un stade de développement similaire (âge dentaire correspondant à l'occlusion et la fermeture apicale des racines des M3 supérieures et inférieures). Pour respecter ce critère, nous avons retenu 24 spécimens actuels et exclu les individus fossiles sub-adultes M 3073, MP 224 et SK 561. Nous n'avons pas considéré STS 538 dont la surface endocrânienne révèle une condition juvénile (cf. section 4.3.1.). En l'absence de restes dentaires, nous avons retenu les spécimens STS 564 et TP 7 sur la base des informations disponibles dans la littérature (Freedman, 1957) ainsi que MP 36, pour lequel nous n'avons pas observé l'impression des sutures crâniennes sur l'endocrâne (cf. section 4.3.1.). Les déformations entre la forme moyenne globale générée pour les représentants actuels de l'échantillon et les individus sont

présentées dans une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.33.). Les spécimens fossiles sont projetés *a posteriori* dans l'atlas et dans la bgPCA.

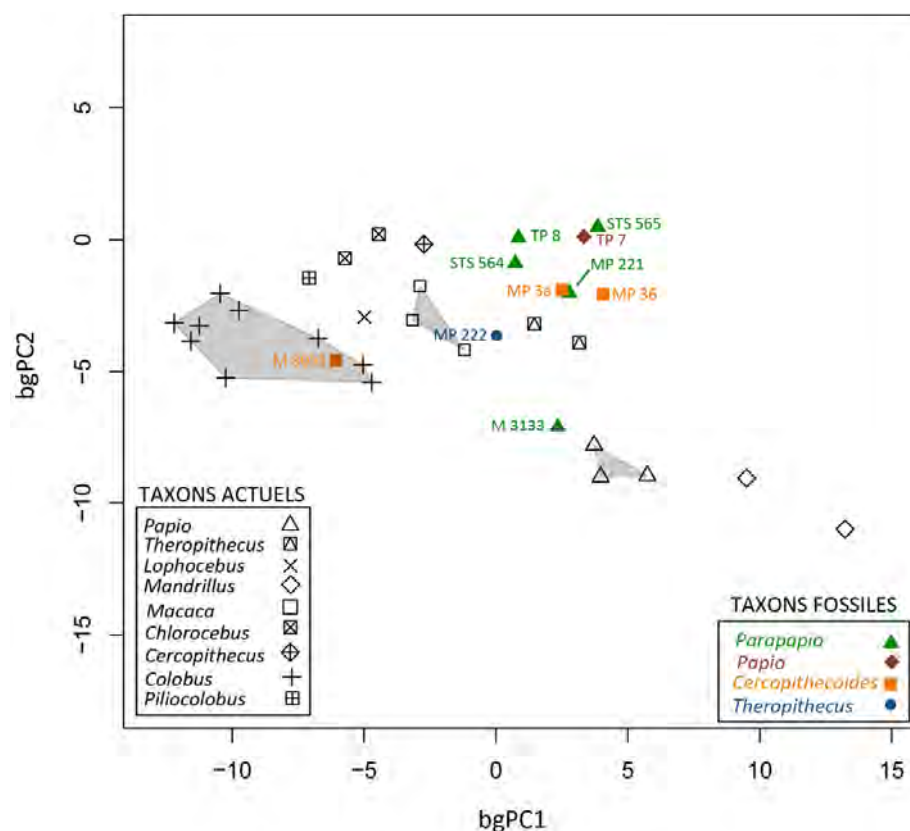


Fig. 4.33. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon réduit à une classe d'âge dentaire.

La distribution des spécimens dans la bgPCA distingue trois groupes comprenant les colobines dans les valeurs négatives de la première composante ; les papionines dans les valeurs positives ; et les cercopithécines positionnés entre les deux premiers groupes (Fig. 4.33.). Les fossiles forment un ensemble proche de *Theropithecus* et de *Macaca* excepté pour le spécimen de *C. williamsi* M 3055, classé parmi les colobines actuels, et M 3133, proche de la variabilité de *Papio* actuel. Les représentants actuels des genres *Mandrillus* et *Papio* tendent à se regrouper et se distinguent des autres taxons dans les valeurs négatives de bgPC2.

Nous avons réalisé un cladogramme (HCPC) à partir de l'analyse en composantes principales inter-groupes sur l'ensemble de l'échantillon actuel et des projections des fossiles (Fig. 4.34.). Parmi les spécimens actuels, les colobines forment les groupes A et B et les cercopithécines les groupes C et D alors que les papionines sont inclus dans les groupes E à I, comprenant également les spécimens fossiles. Le spécimen M 3055 représentant *C. williamsi*

est clairement intégré dans le groupe de colobines actuels (groupe A). Au sein du groupe G, les spécimens fossiles tendent à se diviser en deux sous-groupes, l'un composé des spécimens de Makapansgat et l'autre des spécimens de Taung et Sterkfontein. Les spécimens MP 222 et M 3133 sont en revanche contenus dans le groupe comprenant les représentants actuels de *Macaca*. L'unique individu de *Lophocebus* (groupe H) se rapproche du groupe I contenant *Macaca*, alors que les spécimens actuels *Papio* et *Mandrillus* forment une branche distincte des autres papionines et des spécimens fossiles.

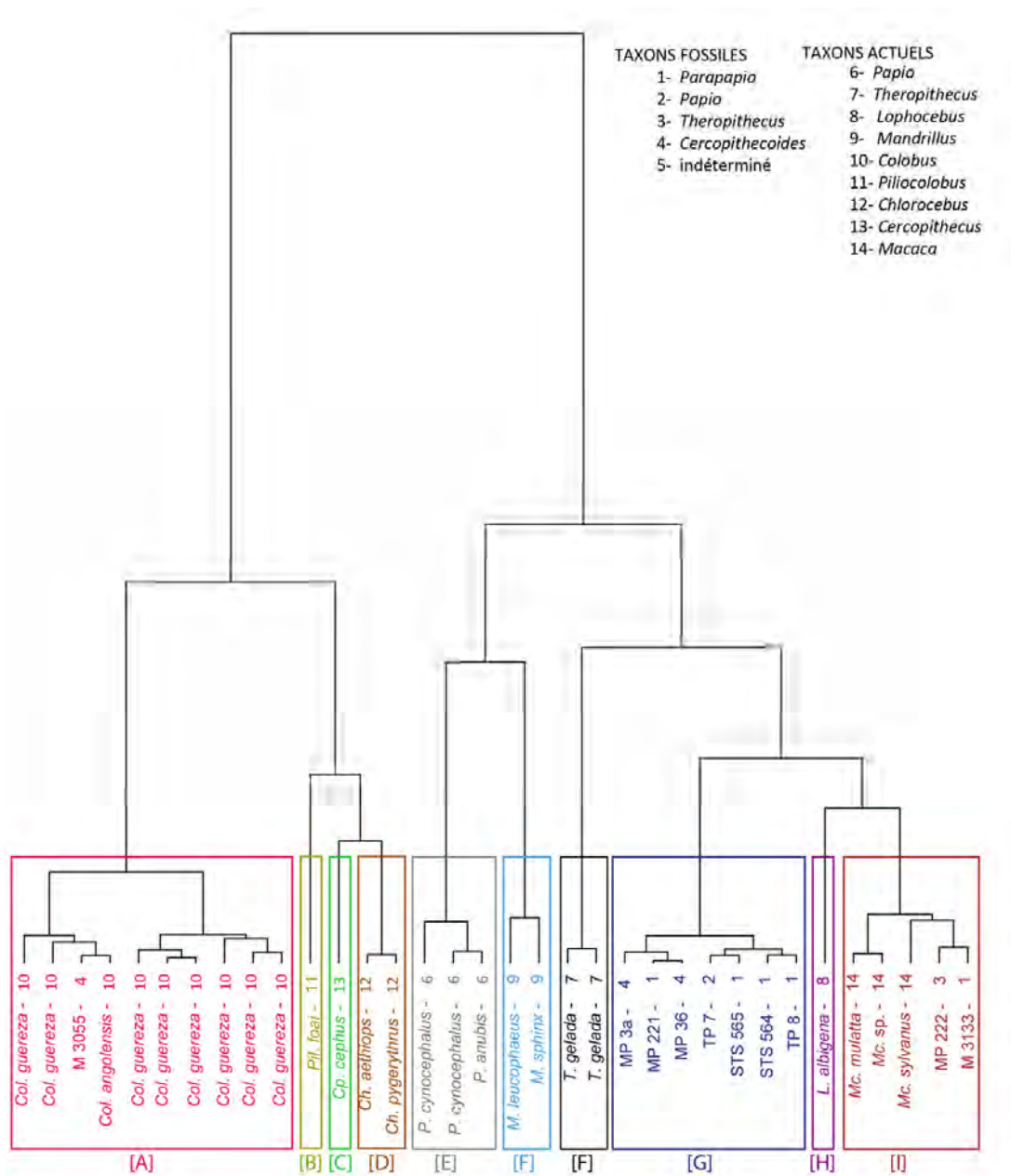


Fig. 4.34. Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon réduit à une classe d'âge dentaire. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au-dessus).

Afin de maximiser la représentativité de chacun des taxons considérés, nous avons également réalisé un test sur l'échantillon total qui se compose de 14 endocrânes fossiles représentant les taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*, *Pp. sp.*, *P. izodi*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti* et *Cercopithecoides williamsi* comparés à un échantillon actuel de 46 individus. Les déformations entre la forme moyenne globale générée pour les représentants actuels de l'échantillon et les individus sont présentées dans une analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) (Fig. 4.35.).

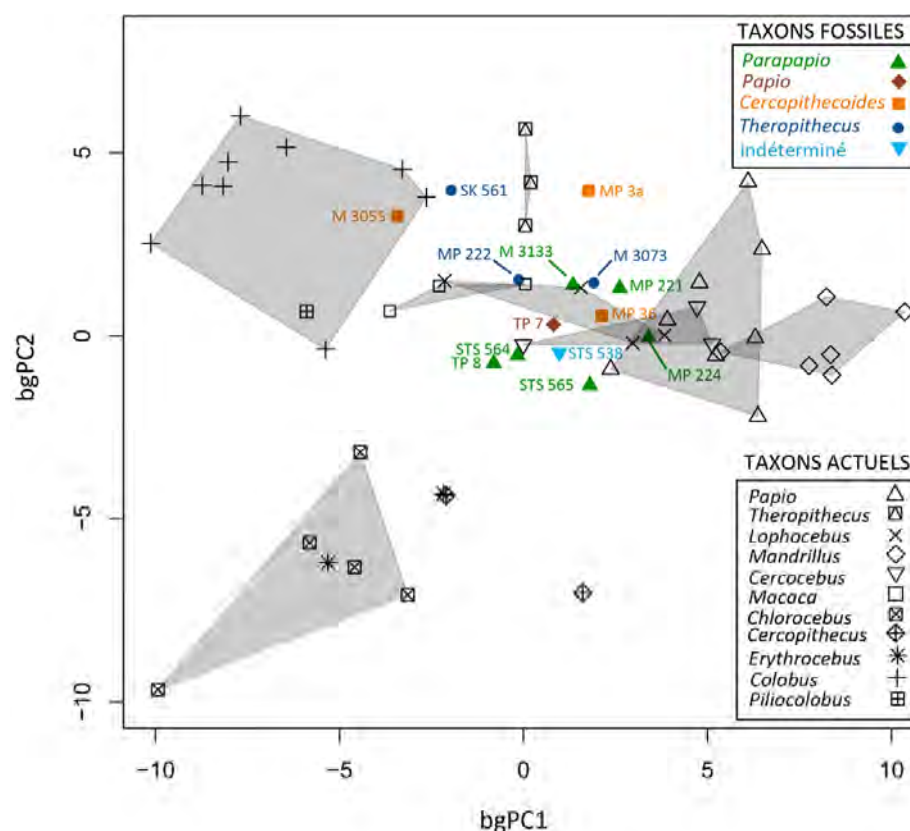


Fig. 4.35. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon total.

Comme pour l'échantillon réduit, la distribution des spécimens dans la bgPCA pour l'échantillon total s'organise autour de trois groupes principaux. Selon la seconde composante, les genres actuels de cercopithécines *Cercopithecus*, *Chlorocebus* et *Erythrocebus* sont rassemblés dans les valeurs négatives et nettement distingués du reste de l'échantillon. Dans la partie positive du même axe, les groupes *Colobus* et *Piliocolobus* sont regroupés dans le quadrant correspondant aux valeurs négatives de la première composante. Les papionines occupent la partie positive des deux axes. Plus précisément, *Mandrillus* et

Papio sont très proches entre eux et localisés dans les valeurs positives de l'axe bgPC1. Les genres *Macaca* et *Theropithecus* occupent une position plutôt intermédiaire entre les deux groupes *Colobus/Piliocolobus* et *Papio/Cercocebus/Lophocebus/Mandrillus*.

Dans ce contexte, les spécimens fossiles s'approchent de la variabilité exprimée par *Cercocebus*, *Lophocebus*, *Papio*, *Macaca*, et, dans une moindre mesure, par *Theropithecus*. En revanche, le spécimen M 3055, attribué à *Cercopithecoides williamsi*, est distinctement inclus dans le groupe des colobines actuels, comme observé pour l'échantillon précédent, alors que les deux autres représentants de ce taxon fossile, MP 36 et MP 3a, sont proches des papionines fossiles et actuels.

Le spécimen de *Theropithecus oswaldi oswaldi* SK 561 est proche de la condition actuelle de *Theropithecus* dans l'analyse graphique. Notre échantillon comprend également deux représentants du taxon fossile *T. o. darti*, MP 222 et M 3073, qui s'éloignent significativement du groupe actuel de *Theropithecus* et sont inclus dans la variabilité des papionines actuels.

Pour une visualisation hiérarchisée des déformations entre la forme moyenne globale et les spécimens, nous avons réalisé un cladogramme (HCPC) à partir de l'analyse en composantes principales inter-groupes sur l'ensemble de l'échantillon actuel et des projections des fossiles (Fig. 4.36.). L'emplacement relatif des nœuds reproduit la division entre les papionines (groupes A à G), les colobines actuels (groupes H et I) et les cercopithécines (groupes J à L). Dans ce cadre, les spécimens SK 561 et M 3055 sont respectivement classés parmi les *Theropithecus* et *Colobus* actuels, démontrant leurs affinités avec les représentants actuels des deux genres déjà anticipées par l'analyse précédente pour M 3055. Le spécimen MP 222 est intégré dans le groupe B qui réunit les macaques. Les clades comprenant les spécimens de *Mandrillus* et *Papio* sont proches d'après leur embranchement distinct des autres papionines. Comme pour l'échantillon réduit, les spécimens fossiles sont majoritairement inclus dans les groupes D et E où les individus de Sterkfontein et Taung sont distingués des individus de Makapansgat. Ces derniers sont rapprochés du genre *Lophocebus*.

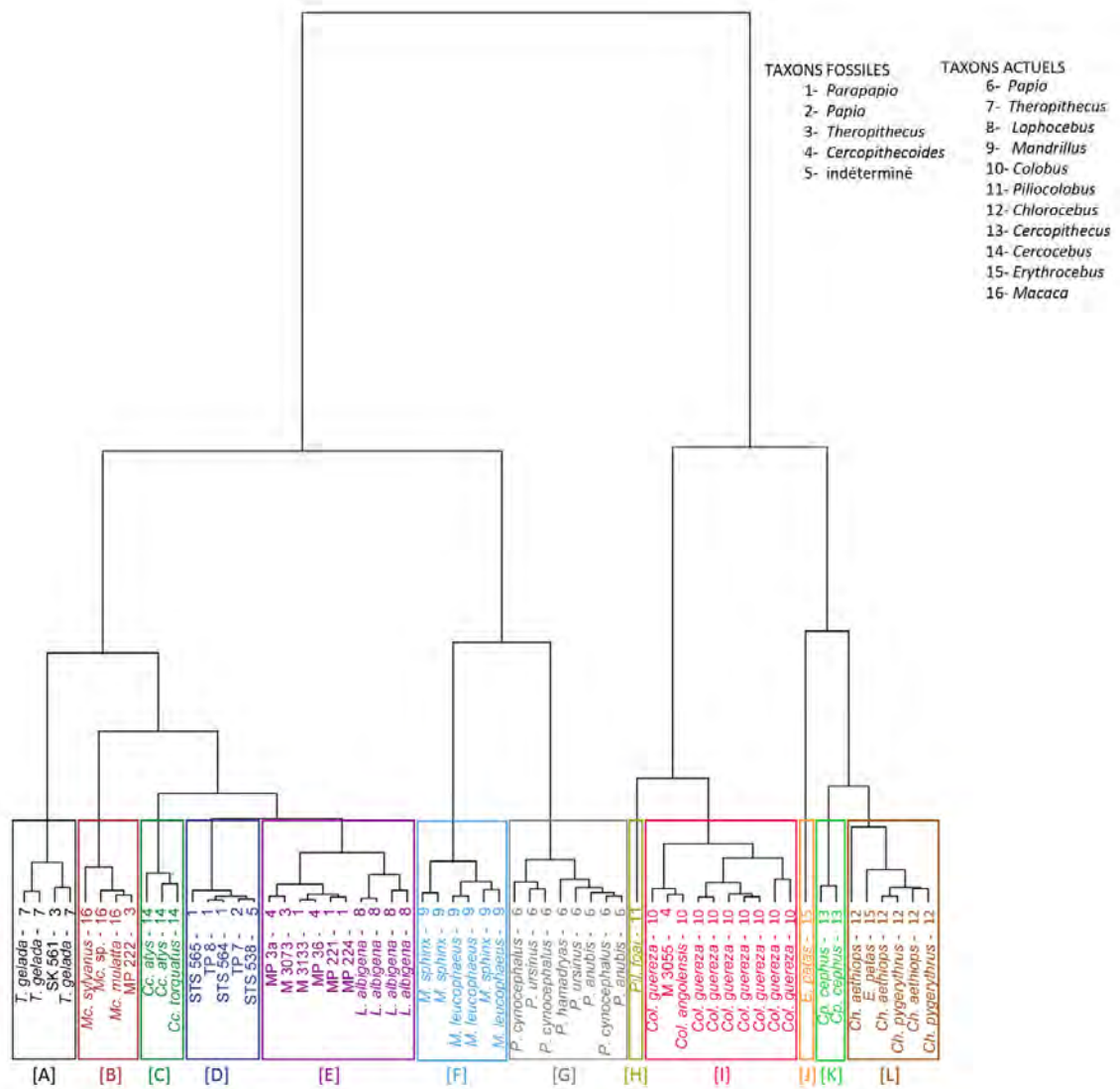


Fig. 4. 36. Cladogramme représentant les déformations enregistrées entre la forme moyenne globale (FMG) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des surfaces des endocrânes reconstitués virtuellement inclus dans l'échantillon total. Chaque spécimen représenté à l'extrémité des branches est codé par un numéro selon le genre représenté (liste au-dessus).

Les résultats des analyses de l'échantillon réduit et total ont permis de mettre en évidence des tendances similaires entre les deux groupes, c'est pourquoi nous avons détaillé plus précisément les variations morphologiques dans l'échantillon complet afin de maximiser la représentativité des groupes et d'extraire le plus d'informations inter-spécifiques possibles. Les déplacements expérimentés pendant le processus de déformation par les surfaces endocrâniennes moyennes de chacun des taxons actuels et les surfaces individuelles dans le cas des spécimens fossiles (et de *Piliocolobus*) sont également illustrés par des cartographies à travers une échelle de couleur standardisée de 0 à 3 mm, qui constitue un bon compromis pour distinguer les informations locales dans les échantillons actuels et fossiles, même si des magnitudes plus élevées ont été relevées ponctuellement (*e.g.*, valeur maximale de 9.4 mm pour SK 561) (Fig. 4. 37.-4.40.). En appliquant une échelle moyenne pour l'ensemble de l'échantillon, les déformations même très faibles sont visibles, ce qui permet d'apprécier l'ensemble des informations délivrées par les cartographies. Les couleurs « chaudes » représentent de fortes valeurs tandis que les couleurs « froides » indiquent des valeurs plus faibles. Les vecteurs représentent les directions principales des déformations de la FMG vers les spécimens et leur taille est proportionnelle à la magnitude des déplacements. Pour une visualisation plus claire des déformations, la surface de l'endocrâne en arrière-plan dans l'illustration a été supprimée (*e.g.*, pour la vue supérieure la partie inférieure est occultée).

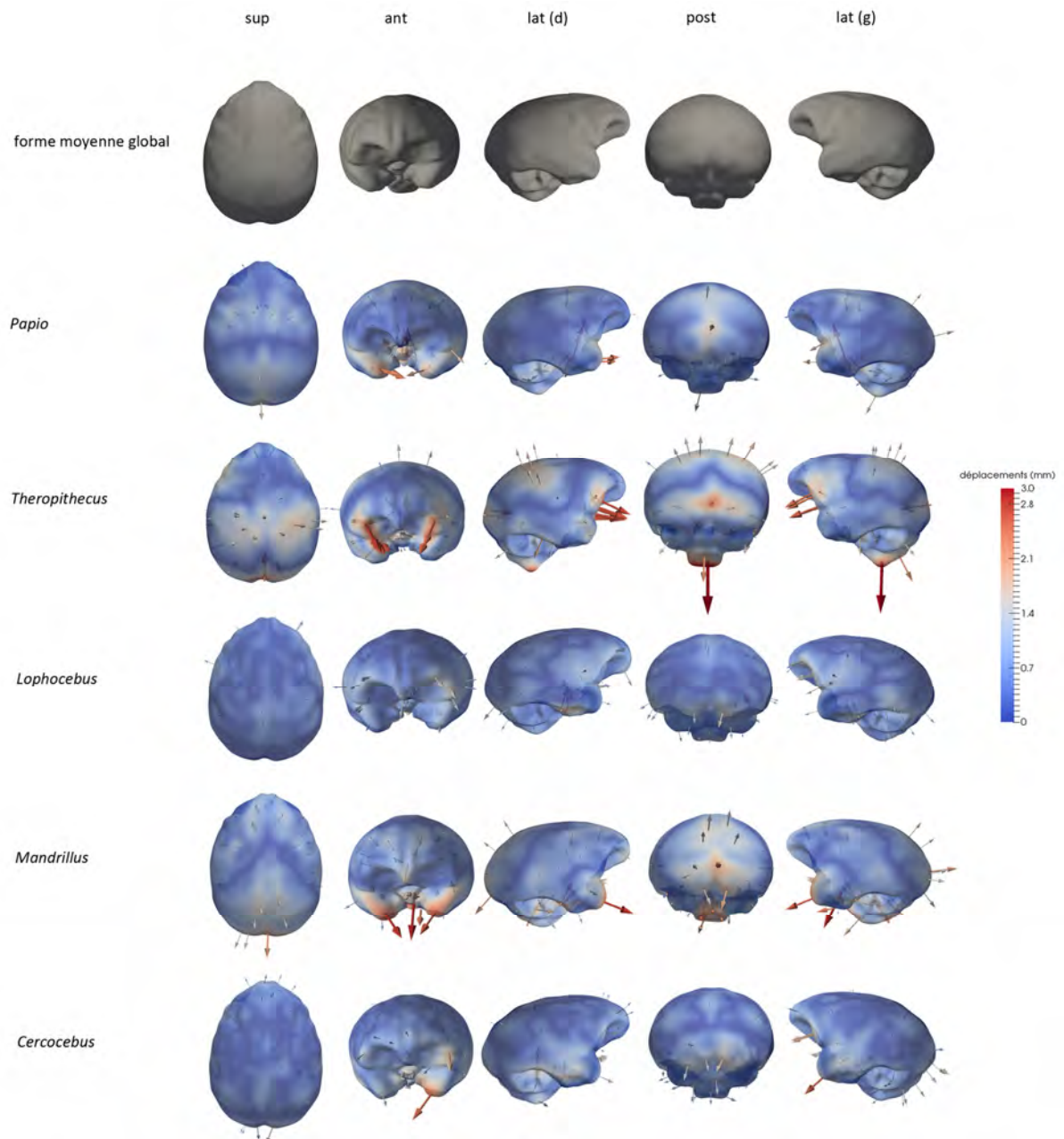


Fig. 4. 37. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les formes moyennes des genres (FMT) cercopithécidés *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus*, *Mandrillus* et *Cercocebus*. sup : supérieure ; ant : antérieur, lat : latéral, post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.

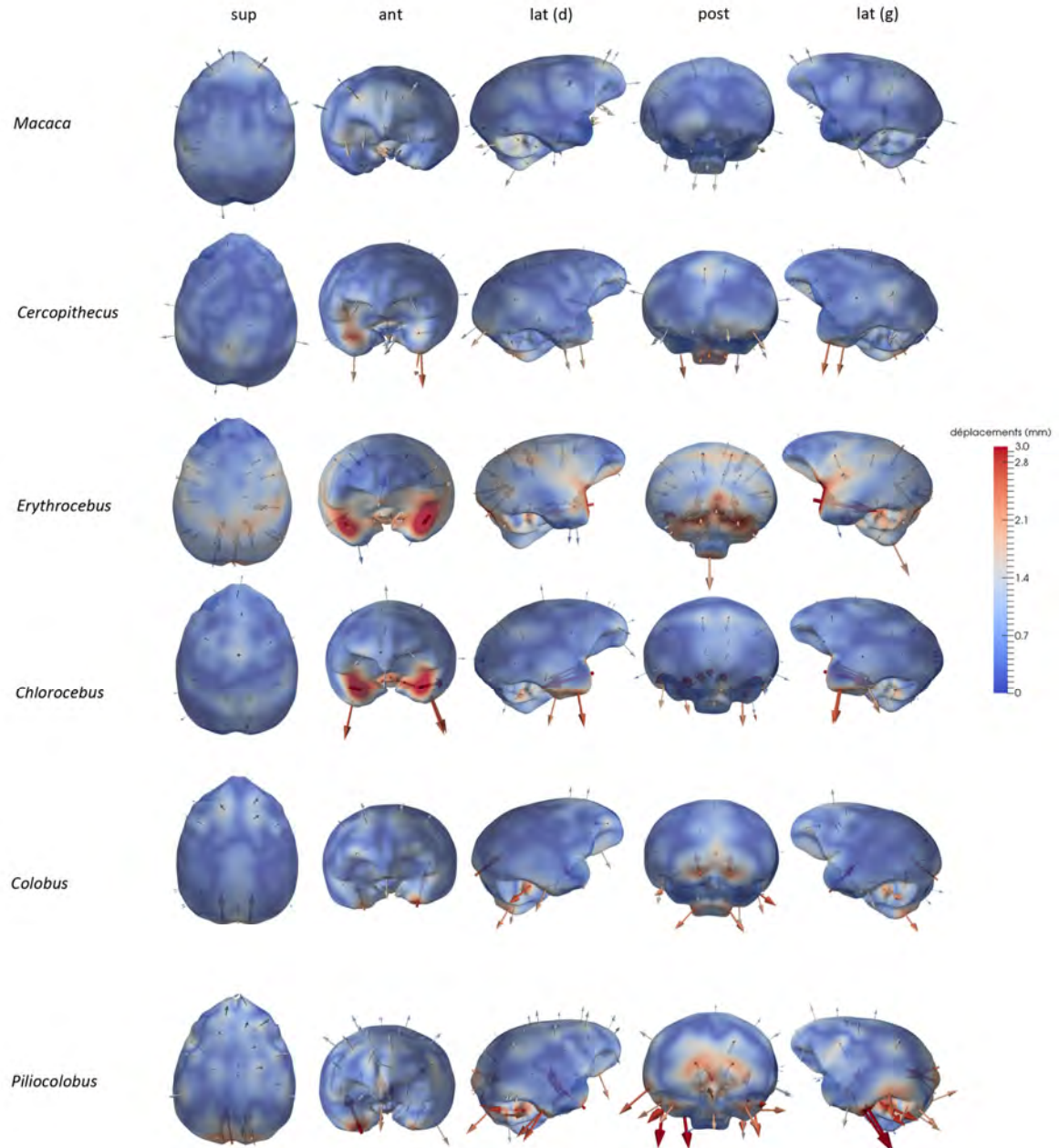


Fig. 4. 38. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les formes moyennes des genres (FMT) cercopithécidés *Macaca*, *Cercopithecus*, *Erythrocebus*, *Chlorocebus*, *Colobus* et *Piliocolobus*. sup : supérieure ; ant : antérieur, lat : latéral, post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.

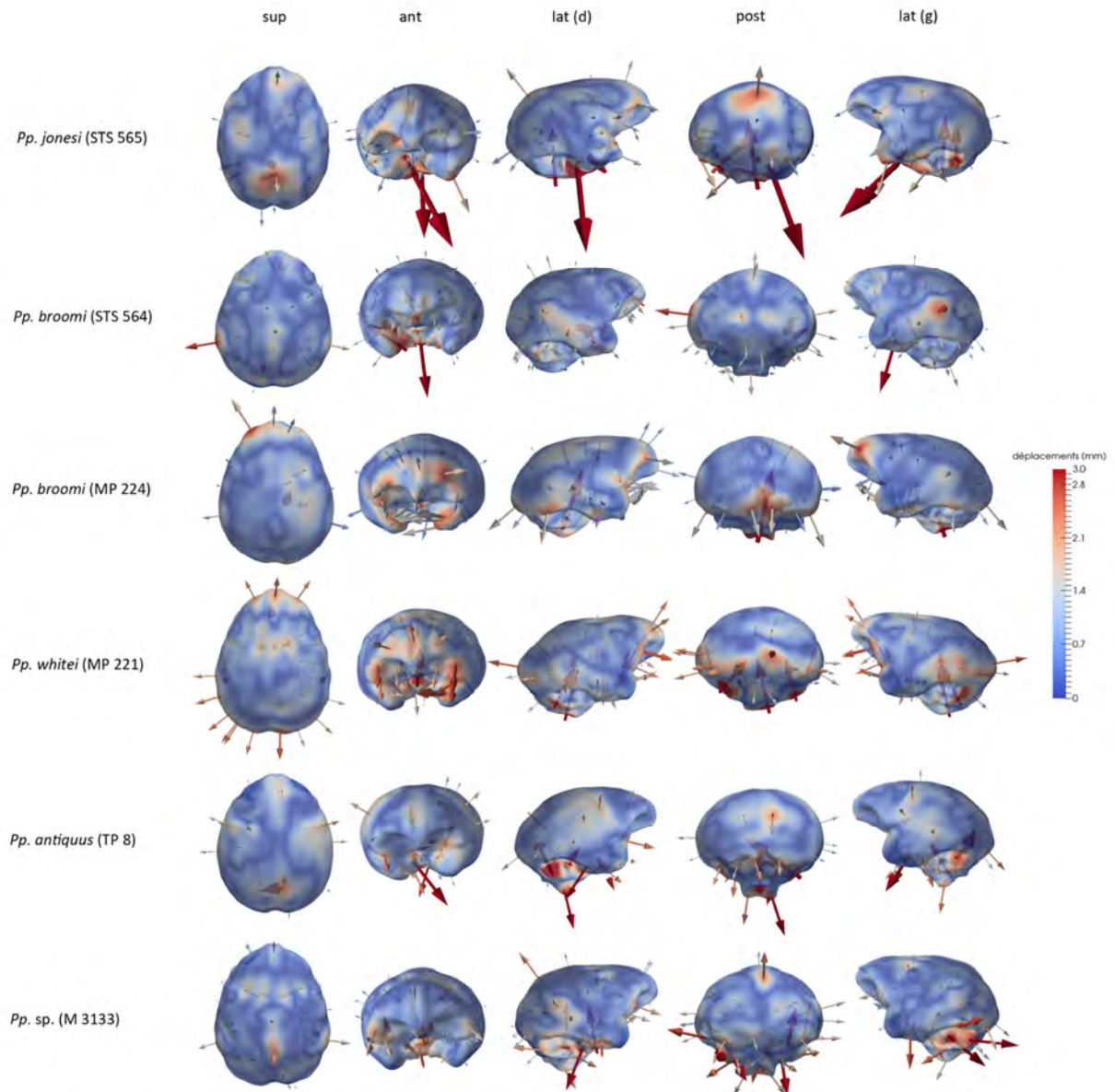


Fig. 4.39. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les spécimens cercopithécidés des taxons *Parapapio jonesi*, *Pp. broomi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus* et *Pp. sp.* sup : supérieure ; ant : antérieur, lat : latéral, post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.

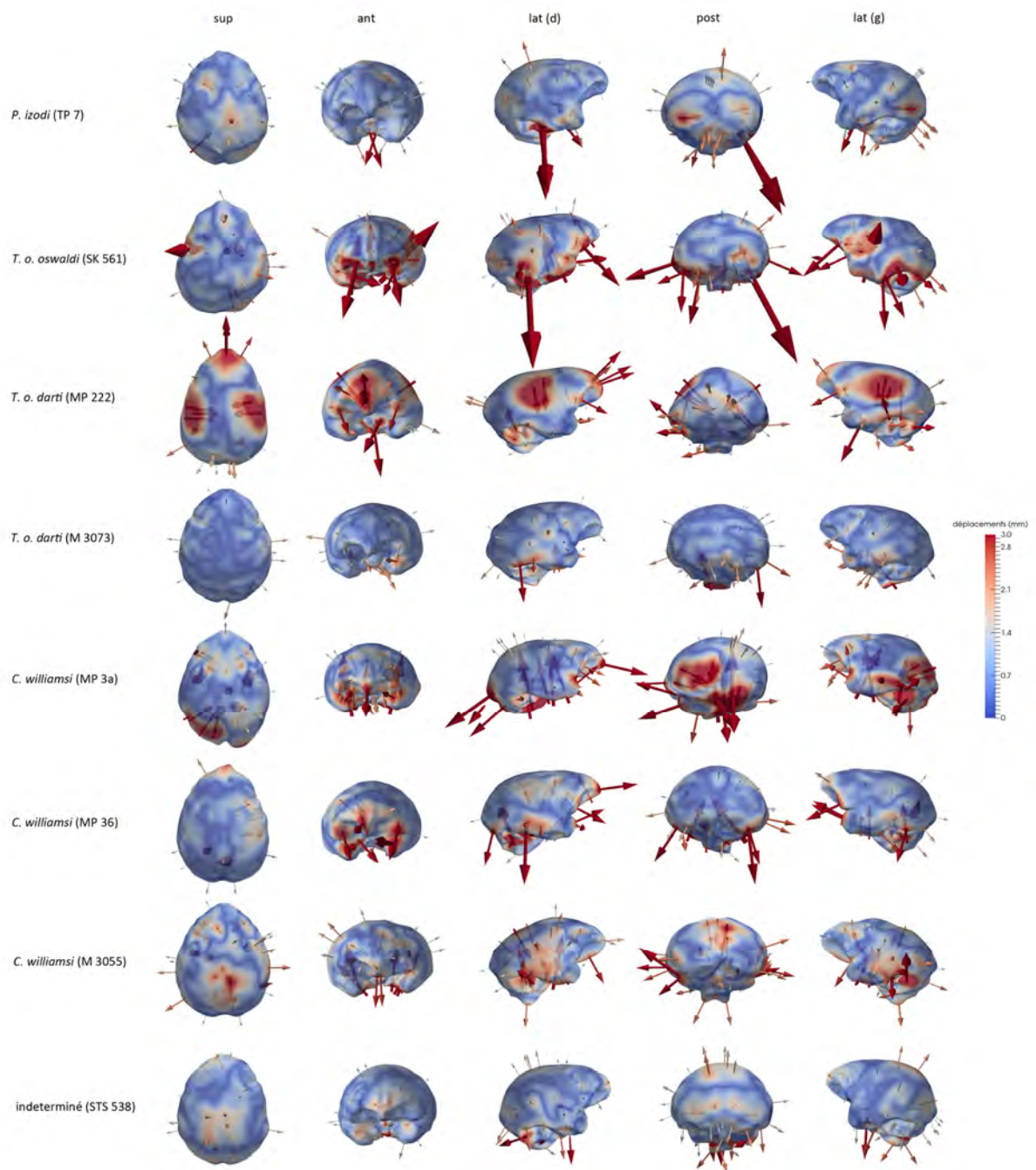


Fig. 4.40. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale (FMG ; première ligne) calculées à partir des endocrânes de l'échantillon actuel vers les spécimens cercopithécidés des taxons *Papio izodi*, *Theropithecus oswaldi oswaldi*, *T. o. darti* et *Cercopithecoides williamsi* ainsi qu'un spécimen indéterminé de Sterkfontein. sup : supérieure ; ant : antérieur ; lat : latéral ; post : postérieur ; d : droit ; g : gauche. Images non à l'échelle.

En ce qui concerne les papionines actuels, les lobes temporaux de *Papio* et *Mandrillus* se distinguent de la FMG par une convergence importante entre les deux hémisphères en vue antérieure ainsi qu'une élongation dans le sens antéro-postérieur. De même, les lobes occipitaux sont davantage développés postérieurement et le contour cérébral est globalement moins élevé (Fig. 4.37.). Les endocrânes de *Cercocebus* et *Lophocebus* sont très proches de la forme moyenne globale de l'échantillon et s'en distinguent par une légère extension antérieure des lobes temporaux et une position plus inférieure des lobes occipitaux (Fig. 4. 37.). La séparation de *Macaca* et *Theropithecus* des autres papionines dans les graphiques s'explique par une conformation spécifique de l'endocrâne décrite respectivement par une élévation importante des lobes frontaux, pour le premier, et une position relativement plus haute verticalement de la surface pariétale supérieure associée à une importante réduction du volume des lobes occipitaux, pour le second (Fig. 4. 37. et 4.38.).

Le regroupement des colobines *Colobus* et *Ptilocolobus* dans les analyses statistiques se traduit morphologiquement par la réduction importante du volume des lobes temporaux et occipitaux et, au contraire, l'extension de la surface inférieure des lobes frontaux, avec une élévation de la partie antérieure de l'endocrâne. Ces particularités dans l'agencement des lobes confèrent à l'ensemble une conformation davantage globuleuse par rapport à la forme moyenne globale (Fig. 4. 38.). Le volume relativement réduit des lobes occipitaux de l'endocrâne des colobines a déjà été remarqué dans des études précédentes (Radinsky, 1974). De même, Falk (1978) note une expansion antéro-postérieure plus importante du *gyrus* temporal inférieur chez les cercopithécines alors qu'il est plus réduit chez les colobines, ce qui est également le cas pour notre étude.

Les formes moyennes des cercopithécines *Cercopithecus*, *Chlorocebus* et *Erythrocebus* se caractérisent globalement par la position inférieure des lobes temporaux et la réduction de leur extension selon l'axe antéro-postérieur par rapport à la forme moyenne globale, ainsi que la contraction relative de la partie postérieure de l'endocrâne (signalée par l'abaissement de la surface supérieure) (Fig. 4. 38.).

Du point de vu morphologique, l'endocrâne des spécimens fossiles de *Parapapio* et *Papio* se caractérise par une élongation et une élévation relative du pôle frontal. Les lobes occipitaux sont également déplacés vers une position inférieure et leur volume réduit par rapport à la forme moyenne globale, ce qui se traduit par un basculement relatif de la région occipitale sous les lobes pariétaux (Fig. 4.39. et 4.40.). En vue supérieure, ces spécimens présentent également un élargissement de la distance bi-pariétale. Les corrections apportées dans les cas de lacunes dans le matériel osseux se révèlent fiables d'après leur faible influence

sur la déformation globale dans les cas de MP 221, MP 224 et STS 565. En revanche, la segmentation manuelle réalisée pour TP 7 n'est pas suffisamment précise pour la surface en contact avec la base de crâne à en juger par les déplacements importants enregistrés dans cette région. Le spécimen indéterminé STS 538 présente les mêmes caractéristiques que les groupes de *Parapapio* et *Papio* avec l'élévation de la surface supérieure et l'abaissement des lobes occipitaux, ce qui suggère une proximité taxinomique (Fig. 4.39. et 4.40.).

Dans ce contexte, la proximité du spécimen de *Cercopithecoides williamsi* M 3055 et les colobines actuels se justifient par l'extension de la surface inférieure des lobes frontaux et la réduction des volumes des lobes temporaux et occipitaux (Fig. 4.40.). Les deux autres spécimens de ce taxon fossile, MP 36 et MP 3a, partagent également avec les colobines actuels une elongation antérieure du pôle frontal et la réduction des lobes temporaux dans le cas de MP 3a. Cependant, pour ce dernier spécimen, il faut noter la forte contraction du lobe occipital gauche qui suppose, par comparaison avec l'échantillon global, l'intervention de phénomènes de distorsion post-mortem (cependant des études plus poussées sont nécessaires pour tester cette hypothèse).

Le rapprochement entre le spécimen de *Theropithecus oswaldi oswaldi* SK 561 et les représentants actuels du genre se retrouve dans la morphologie de l'endocrâne par l'élévation de la surface pariétale supérieure et la réduction des volumes temporaux (Fig. 4. 40.). Néanmoins, ce résultat est à nuancer en tenant compte des dégradations importantes affectant la surface en contact avec le basicrâne signalées par des vecteurs de forte magnitude dirigés inférieurement. Notre échantillon comprend également deux représentants du taxon fossile *Theropithecus oswaldi darti*, MP 222 et M 3073, qui ne partagent pas la conformation de SK 561 mais approchent respectivement la condition de *Macaca* et des autres papionines fossiles. Les cartographies mettent en évidence un biais introduit par la correction des dommages affectant la surface supérieure de l'endocrâne de MP 222 en indiquant une importante contraction du volume à ce niveau, ce qui entraîne un soulèvement relatif des lobes occipitaux et frontaux (Fig. 4. 40.). Cependant, il n'est pas exclu que la morphologie globale soit convergente avec la condition exprimée par *Macaca*. Le spécimen M 3073 est proche de la forme moyenne globale et s'en distingue par une largeur bi-temporale plus importante (Fig. 4. 40.).

Par l'analyse des cartographies de déformations, la division inter-sites observée dans le cladogramme entre les individus de Sterkfontein et Taung des individus de Makapansgat ne s'explique pas par une variation dans la nature des déplacements des lobes cérébraux mais plutôt dans leur intensité relative, avec notamment des différences plus

marquées au niveau antérieur pour les spécimens de Makapansgat et postérieurs et supérieurs pour les spécimens de Taung et Sterkfontein (Fig. 4.39. et 4.40.). De ce fait, la morphologie globale des spécimens de Makapansgat se définit par un profil de l'endocrâne relativement « droit ».

À partir du calcul des déformations entre la FMG et les individus, nous avons calculé une analyse en composantes principales et généré des cartographies représentant la variabilité intra-groupe exprimée par la variation de la forme moyenne du groupe en question le long des deux premiers axes pour chaque taxon actuel comprenant plus de deux individus (Fig. 4.41.-4.42.). Les échelles chromatiques représentent les distances enregistrées par la déformation de la forme moyenne le long de chacun des axes pour une déviation standard (un sigma). En termes de distribution, les déformations liées à la variabilité intra-générique affectent des régions limitées topographiquement à la partie supérieure des lobes pariétaux et à l'extrémité antérieure des lobes frontaux et temporaux selon les deux axes. L'homogénéité dans les patrons de déplacements tend à illustrer une condition commune dans la variabilité intra-groupe des taxons de cercopithécidés actuels.

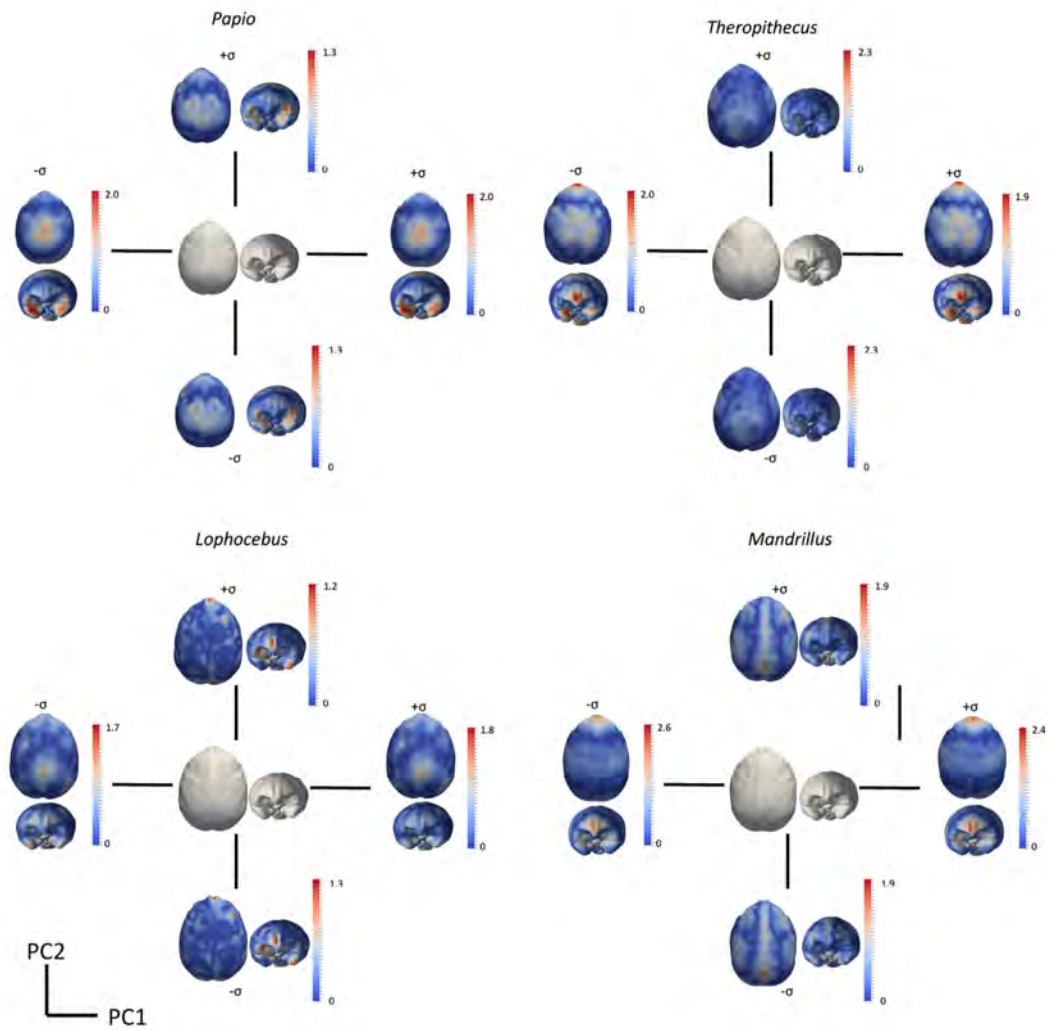


Fig. 4.41. Cartographies en vues supérieure et antérieure de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans l'échantillon total d'endocrânes des genres cercopithécidés actuels *Papio*, *Theropithecus*, *Lophocebus* et *Mandrillus*. Images non à l'échelle.

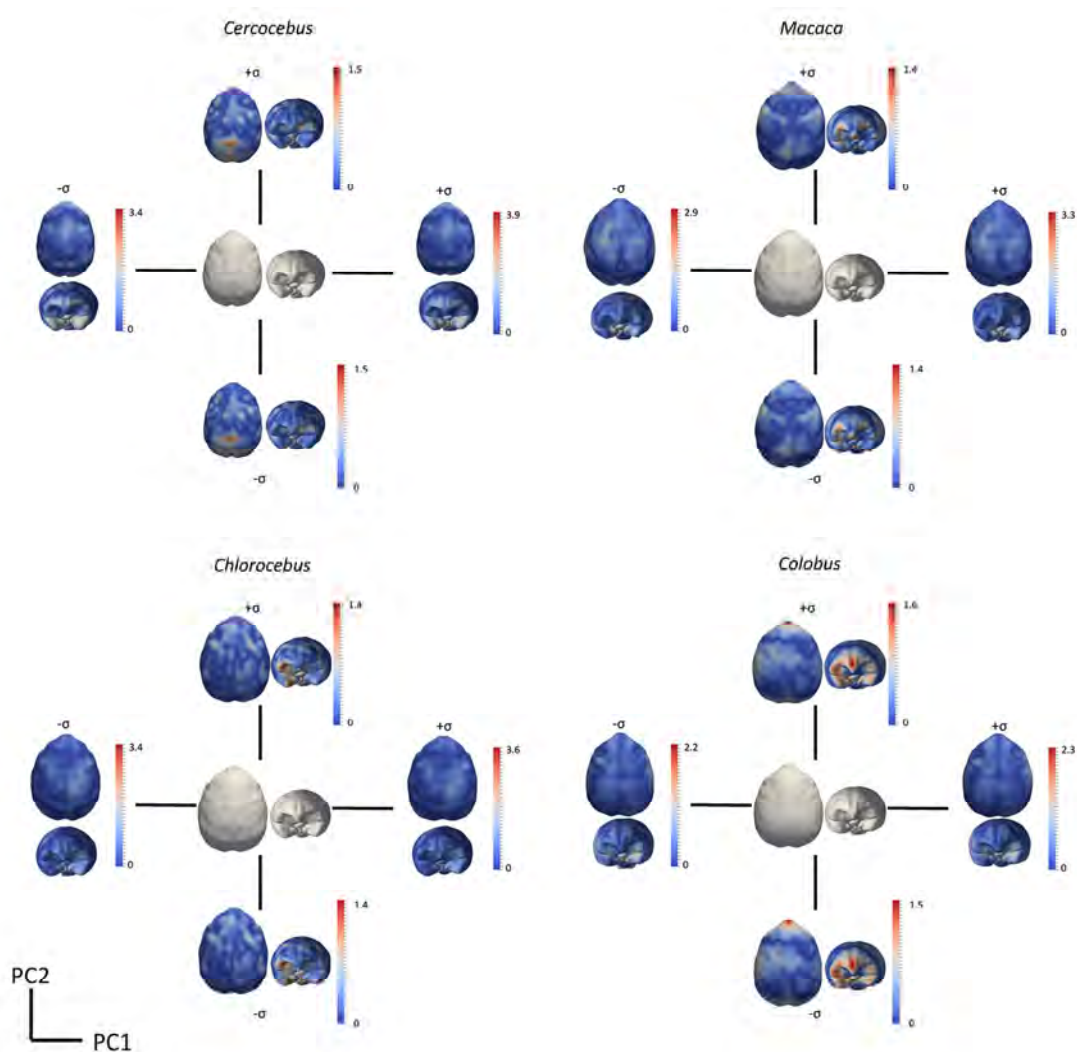


Fig. 4.42. Cartographies en vues supérieure et antérieure de la déviation morphologique standard des formes moyennes de chaque taxon (FMT ; surfaces grises) de plus de deux individus inclus dans l'échantillon total d'endocrânes des genres cercopithécidés actuels *Cercocebus*, *Macaca*, *Chlorocebus* et *Colobus*. Images non à l'échelle.

Les résultats de la caractérisation des endocrânes fossiles des spécimens fossiles de Taung, Swartkrans, Makapansgat et Sterkfontein ont été présentés dans des communications à l'occasion du *86rd Annual Meeting of the American Association of Physical Anthropologists* tenue à Calgary du 8 au 12 Avril 2014 (cf. résumé section 4.1.); ainsi que pour le *4rd Annual Meeting of the European Society for the Study of Human Evolution*, organisé à Florence du 18 au 20 Septembre 2014 (cf. résumé section 4.1.), à la réunion scientifique *The African Human Fossil Record* qui s'est déroulée à Toulouse les 26 et 27 Septembre 2014 (cf. résumé section 4.1.).

4.4 Applications sur du matériel fossile inédit (*publications*)

En parallèle de notre révision des assemblages fossiles des sites sud-africains du Plio-Pléistocène nous avons également participé à la description et à la caractérisation de matériel inédit provenant des sites de Sterkfontein et Kromdraai, ainsi que de Melka Kunture, en cours de publication. À travers ces exemples d'application, nous avons pu mettre en évidence la pertinence des outils méthodologiques développés dans notre étude pour l'attribution taxinomique de nouveaux spécimens.

4.4.1. Le spécimen STS 1039 de Sterkfontein

Le spécimen STS 1039 est inclus dans un bloc de brèche provenant du Membre 4 de Sterkfontein et a tout d'abord était signalé sur la base des restes dentaires qui émergent à la surface (Brain, 1981; Heaton, 2006). Excepté sa mention dans le registre fossile et son attribution à un cercopithécoïde d'une espèce indéterminée, aucune description n'était disponible jusqu'à ce jour, la matrice sédimentaire occultant la majeure partie du matériel. Afin de révéler la structure complète du spécimen, le bloc de brèche a été détaillé en utilisant la méthode de microtomographie neutronique en 2014 par Burkhard Schillinger, Vladimira Vodopivec et Frikkie de Beer sur la plateforme d'imagerie neutronique ANTARES et en utilisant la ligne SR4a du Heinz Maier-Leibnitz Center (réacteur FRM II) de l'Université Technique de Munich, en Allemagne (cf. section 3.2.1.).

L'imagerie par neutrons a permis de distinguer et de reconstruire virtuellement les différents composants osseux et dentaires du spécimen STS 1039 dont la description est détaillée dans Beaudet *et al.* (2015b). Sur la base de la morphologie dentaire interne et externe et des dimensions globales, nous proposons une attribution potentielle au taxon *Cercopithecoides williamsi*.

La description du spécimen STS 1039 ainsi que son attribution taxinomique ont été présentées dans un article publié dans l' <i>American Journal of Physical Anthropology</i> (cf. manuscrit ci-après).

Beaudet, A., Braga, J., de Beer, F., Schillinger, B., Steininger, C., Vodopivec, V., Zanolli, C., 2015. Neutron microtomography-based virtual extraction and analysis of a cercopithecoid partial cranium (STS 1039) embedded in a breccia fragment from Sterkfontein Member 4 (South Africa). Am. J. Phys. Anthropol.

Neutron Microtomography-Based Virtual Extraction and Analysis of a Cercopithecoid Partial Cranium (STS 1039) Embedded in a Breccia Fragment From Sterkfontein Member 4 (South Africa)

Amélie Beaudet,^{1*} José Braga,^{1,2} Frikkie de Beer,³ Burkhard Schillinger,⁴ Christine Steininger,² Vladimira Vodopivec,⁴ and Clément Zanolli^{1,5}

¹Laboratoire AMIS, UMR 5288 CNRS, Université Toulouse III Paul Sabatier, France

²Evolutionary Studies Institute University of the Witwatersrand, Johannesburg, South Africa

³South African Nuclear Energy Corporation, Pelindaba, North West Province, South Africa

⁴Heinz Maier-Leibnitz Center (FRM-II), Technische Universität München, Garching, Germany

⁵Department of Anatomy, University of Pretoria, South Africa

KEY WORDS Sterkfontein breccia; cercopithecoid cranium; neutron microtomography; internal structure

ABSTRACT

The Plio-Pleistocene karstic sedimentary deposits of Sterkfontein Cave, South Africa, yielded numerous fossil primate specimens embedded in blocks of indurated breccia, including the partial cercopithecoid cranium labelled STS 1039. Because the surrounding matrix masks most of its morphology, the specimen remains taxonomically undetermined. While the use of X-ray microtomography did not allow extracting any structural information about the specimen, we experimented a new investigative technique based on neutron microtomography. Using this innovative approach, we successfully virtually extracted, reconstructed in 3D and quantitatively assessed the preserved dentognathic structural morphology of STS 1039, including details of its postcanine maxillary dentition. Following comparative analyses with a number of Plio-Pleistocene and extant cercopithecoid taxa, we tentatively propose a taxonomic attribution to the taxon *Cercopithecoides williamsi*. Our experience highlights the remarkable potential of this novel imaging method to extract diagnostic information and to identify the fossil remains embedded in hard breccia from the South African hominin-bearing cave sites. *Am J Phys Anthropol* 000:000–000, 2015. © 2015 Wiley Periodicals, Inc.

The Plio-Pleistocene karstic complex site of Sterkfontein (Gauteng Province, South Africa) is known for having yielded numerous australopithecine remains, as well as chronologically younger evidence of early *Homo* (e.g., Broom and Schepers, 1946; Broom et al., 1950; Tobias, 1965; Clarke and Tobias, 1995; Moggi-Cecchi et al., 2006). The hominin-bearing units also delivered more cercopithecoid remains than any other fossiliferous site in South Africa (Heaton, 2006). As yet, six papionin taxa (*Parapapio jonesi*, *Pp. whitei*, *Pp. broomi*, *Papio izodi*, *P. robinsoni*, *Theropithecus oswaldi*) and one colobine (*Cercopithecoides williamsi*) were recovered in its deposits (Delson, 1984, 1988; Pickering et al., 2004; Heaton, 2006).

Among the primate assemblages from Sterkfontein, Brain (1981: 205) mentioned a monkey cranial fragment labelled STS 1039 and preliminarily assigned it to *Cercopithecoides* indet. Heaton (2006: 440) provided a first anatomical description of this incomplete fossil specimen based on the meagre tooth evidence appreciable at the external surface of the breccia. However, as STS 1039 is embedded in a block of sedimentary breccia which masks most details of its morphology (Fig. 1A), no detailed study of this material has been performed so far and its taxonomic attribution remains uncertain. In order to reveal the presence of any possible diagnostic element

preserved in the hardened sediment, we preliminary detailed the breccia block by using X-ray microtomography. However, due to the extremely low contrast between “container” (the breccia) and “content” (bony and tooth elements), the record failed to provide reliable information of taxonomic value. Accordingly, we tentatively experienced the use of advanced investigative techniques

Abbreviations: AST-RX, Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons-X; CIRIMAT, Centre Inter-Universitaire de Recherche et d'Ingénierie des Matériaux; EDJ, Enamel-dentine junction; FER-MaT, Fluides Energie Réacteurs Matériaux et Transferts; GM, Geometric morphometric; MD, Mesiodistal

Grant sponsors: Center of Research and Higher Education (PRES) of Toulouse, the Midi-Pyrénées Region and the French Ministry of Foreign Affairs.

*Correspondence to: A. Beaudet, Laboratoire AMIS UMR 5288, Bâtiment 4R3 B2, 118 route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex, France. E-mail: amelie.beaudet@univ-tlse3.fr

Received 28 June 2015; revised 16 November 2015; accepted 19 November 2015

DOI: 10.1002/ajpa.22916

Published online 00 Month 2015 in Wiley Online Library (wileyonlinelibrary.com).

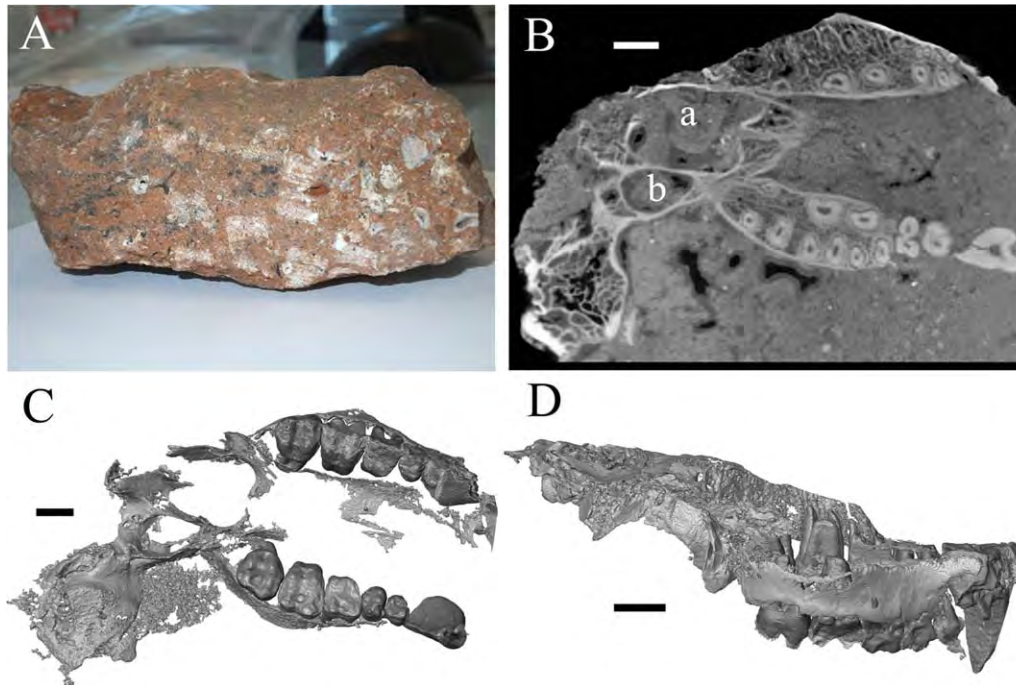


Fig. 1. The block of sedimentary breccia from Sterkfontein embedding the specimen STS 1039 (A). Virtual slice of the breccia (B) by neutron microtomography (n- μ CT) showing the quality of the signal and the preservation state of the specimen, notably of the nasal cavity (a) and of the pterygoid fossa (b). The 3D reconstruction of the virtually extracted maxilla is shown in occlusal (C) and right lateral (D) views. Scale bars: 1 cm.

based on neutron microtomography (n- μ CT), whose absorption profile (interaction mechanism of neutrons with matter) differs from X-rays because of the unique ability of neutrons to penetrate materials opaque to X-rays and by being more strongly attenuated by the organic material (Kardjilov et al., 2003; Winkler, 2006; Sutton, 2008; Tremsin et al., 2015).

MATERIALS AND METHODS

X-rays tube microfocus and synchrotron radiations contrasts between materials are attenuated due to the different natural absorption and scattering (e.g., Pair-production or Compton scattering principles) of X-rays and to the different electron cloud densities surrounding the atoms of the analyzed materials (thus depending of the element positions in the periodic system). Since the neutrons are only being absorbed or scattered by the nucleus of the atom, this principle does not apply to neutron-based analyses. The neutrons only interact directly with the nuclei of the atoms as being neutral particles, delivering contrast depending on the inner structure of the nuclei which often shows huge differences between neighbouring elements, and even between isotopes of the same element (Kardjilov et al., 2003; Winkler, 2006; Tremsin et al., 2015). Hydrogen is a special case, which attenuates neutron beams by equal-mass scattering, while heavier mineral elements, usually constituting geological and paleontological material, are easily penetrated and additionally show high contrast levels between bone and matrix (breccias) (Schwarz et al., 2005; Sutton, 2008). In summary, neutron radiography and n- μ CT are bound to deliver contrast very different from X-rays, sometimes even complementary (Sutton, 2008). In this study, neutrons help to distinguish

between the otherwise very similar dense materials representing the matrix, maxillary bone, tooth enamel and dentine.

The block of breccia bearing the partial cranium STS 1039 (c. 13.5x7x3 cm) is permanently stored at the Ditsong National Museum of Natural History, Pretoria, South Africa. In 2014, the specimen has been detailed by n- μ CT at the ANTARES Imaging facility (SR4a beamline) of the Heinz Maier-Leibnitz Center (FRM II) of Technische Universität München, Germany. The measurements were carried out according to the following parameters: the neutron beam originated from the cold source of the FRM II reactor, with an energy range mostly from 3 to 20 meV, a collimation ratio of $L/D = 500$ (ratio between sample-detector distance and collimator aperture) and an intensity of 6.4×10^7 n/cm²s. The final virtual volume was reconstructed with an isotropic voxel size of 75.0 μ m. Because the detection of the tissue interfaces is based on attenuation at the boundary of a structure in both X-ray and neutron-based microtomography, we performed a threshold-based segmentation with manual corrections (Spoor et al., 1993), as usually applied for X-ray acquisitions using the software Avizo v.7.0 (Visualization Sciences Group Inc.).

In order to compare STS 1039 to the reference dimensional record provided by Freedman (1957) for the fossil Cercopithecoidea crania of South Africa, we measured the distance between the lateral surfaces of the maxillae anteriorly to the third premolar (meas. BP3) and anteriorly to the third molar (meas. BM3).

Following segmentation, the elements of each tooth row have been isolated and virtually extracted for visualization and quantitative assessment of their structural features (Figs. 1C,D and 2). Besides the outer mesiodistal (MD) and buccolingual (BLm and BLd) crown

TABLE 1. Linear, surface and volumetric variables used for assessing external and internal tooth structural variation and tissue proportions

Variables	Definition	Unit
MD	Crown mesiodistal diameter	mm
BLm	Crown trigon buccolingual diameter	mm
BLd	Crown talon buccolingual diameter	mm
Ve	Volume of the enamel cap	mm ³
Vcdp	Volume of the coronal dentine and pulp	mm ³
Vc	Total crown volume, including enamel, dentine and pulp	mm ³
SEDJ	Enamel-dentine junction surface	mm ²
3D AET (=Ve/SEDJ)	Average enamel thickness	mm
3D RET (=3DAET/Vcdp ^{1/3} *100)	Scale-free three-dimensional relative enamel thickness (Kono, 2004; Olejniczak et al., 2008)	

diameters of the upper left M1 and M2 and of the right M3, a total of six linear, surface and volumetric variables describing internal tooth crown structure and tissue proportions were digitally measured or calculated on the unsmoothed virtual surfaces of the upper right M3, the best preserved tooth element of STS 1039 (Table 1). Before assessing their crown size, we virtually integrated the punctually damaged lateral enamel of both left M1 and M2. Intra- and inter-observer tests for measurement accuracy run by two observers revealed differences less than 5% (cf. Bondioli et al., 2010; Zanolli et al., 2014).

Enamel thickness topographic distribution in the upper third molar was rendered at the outer enamel surface through a 3D map (where thickness increases from “thin” dark blue to “thick” red), which facilitates the site-specific and synthetic comparative assessment of this complex variable (Macchiarelli et al., 2008, 2013; Bayle et al., 2011).

A comparative geometric morphometric (GM) analysis of the enamel-dentine junction (EDJ) of the right M3 was performed on the reconstructed virtual surface by placing six sets of 3D semilandmarks along the marginal ridges and transverse crests connecting the mesiolingual and mesiobuccal and the distolingual and distobuccal cusps, respectively, representing a total of 88 points (Skinner et al., 2008). A between-group principal component analysis (bgPCA) was performed to examine overall shape variation of both the extant and fossil samples, and the taxonomically undetermined specimen STS 1039 was thus projected onto the shape space to identify its closest neighbours (Mitteroecker and Bookstein, 2011).

For comparative purposes, we used information from the literature and the original high resolution X-ray microtomographic record of a number of Plio-Pleistocene South African and extant cercopithecoid specimens representing a whole of 9 taxa (Table 2). The fossil sample has been detailed by microtomography at the South African Nuclear Energy Corporation (Necsa), Pretoria, and at the Palaeosciences Centre in the University of the Witwatersrand, Johannesburg. Extant specimens were imaged at the platform Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons-X (AST-RX), Paris, and using the equip-

ment provided by the French Research Federation Fluides Energie Réacteurs Matériaux et Transferts (FERMaT) available at the Centre Inter-Universitaire de Recherche et d'Ingénierie des Matériaux (CIRIMAT), Toulouse.

RESULTS

The specimen preserves both maxillary bones, the pterygoid bones and part of the left temporal bone, including the mastoid process and the external acoustic meatus, up to the level of the canine jugum (Fig. 1B). Even if only partially preserved, the maxilla apparently lacks the maxillary fossa extending from P3 to M3 commonly seen in *Papio* and suggests instead a relatively flat and smooth outline. The presence of a maxillary sinus, a structure usually found above the postcanine tooth roots in living macaques and fossil colobines (Kuykendall and Rae, 2008; Rae, 2008), cannot be assessed in STS 1039 because of incomplete preservation (Fig. 1B). The maximal external breadth across the maxillae measured anterior to the P3s (BP3) and to the M3s (BM3) corresponds to 37.5 mm and 45.7 mm, respectively (Table 3). For both BP3 and BM3 cross-sectional breadths, STS 1039 nears the condition expressed by *Pp. jonesi* and *C. williamsi* from Sterkfontein and *Pp. antiquus* from Taung. Conversely, in terms of absolute values and proportions, STS 1039 differs from both the larger *G. major* from Kromdraai A and *D. ingens* from Swartkrans, but better approximates the condition of extant *P. ursinus* males.

Together with the relatively complete elements of the right and left upper postcanine dentition, the crown of the left maxillary canine and a small root fragment of the right canine are also preserved (Fig. 1C,D). Because of some occlusal wear having slightly affected both third molars (stage 1B; Delson, 1973) and the completely developed roots, STS 1039 certainly represents an adult, more likely a young adult individual.

On comparative ground, the minimal estimate of the well-preserved left canine crown height (25.3 mm; Fig. 2A) is compatible with the South African male cercopithecoid condition reported by Freedman (1957).

The third and fourth premolar, as well as the first molar crowns are damaged, most of their enamel being lost. While the roots of the left post-canine teeth are perfectly preserved, those of the right raw, from the third premolar to second molar, are broken (Fig. 2A,B). The postcanine dentition of STS 1039 significantly differs from the high-crowned and columnar-cusped specialized cheek teeth of *Theropithecus* (Jolly, 1972; Jablonski, 2002; Jablonski and Frost, 2010). Conversely, STS 1039 molar morphology is consistent with *C. williamsi*, especially by displaying a marked lingual median notch, and both South African fossil *Papio* and *Parapapio* taxa, which share flared crowns bearing relatively low bulbous cusps (Freedman, 1957; Szalay and Delson, 1979; Jablonski, 2002).

The assessed crown dimensions of the left M1 and M2 (following virtual integration of the missing enamel), as well as of the right M3 of STS 1039 are shown in the Table 4 and comparative analyses are illustrated in the Figure 3. In this comparative context, the molar dimensions of STS 1039 globally fit the proportions displayed by fossil *Pp. broomi*, *Pp. jonesi*, *P. izodi* and *C. williamsi*, and that of extant *P. cynocephalus*.

TABLE 2. List of the Plio-Pleistocene and extant cercopithecoid specimens / samples detailed by X-ray microtomography (μ CT) and used for comparatively assessing external and internal maxillary morphology and tooth structural variation and tissue proportions

	Specimen/ Sample	Site/Provenience	Description	Stored at	References	μ CT acquisition voxel size (μ m)	Tissue proportions	Enamel maps	EDJ
Fossil taxa (genus abbrev.) <i>Parapapio</i> (Pp.) <i>broomi</i>	STS 544	Sterkfontein (Member 4)	Maxilla	Ditsong ^a	Eisenhart, 1974; Heaton, 2006	50.2	X	X	X
	MP 224	Makapansgat	Female cranium	Wits ^b	Freedman, 1976; Jablonski, 2002	81.6	X		X
	MP 221	Makapansgat	Male cranium	Wits ^b	Freedman, 1976; Gilbert, 2013	71.2		X	X
	STS 565	Sterkfontein (Member 4)	Female cranium	Ditsong ^a	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Heaton, 2006	71.9		X	
	KA 194	Kromdraai A	female cranium	Ditsong ^a	Freedman, 1957; Gilbert, 2013	74.0		X	X
<i>Papio</i> (P.) <i>angusticeps</i>	SK 555	Swartkrans (Member 1)	Male muzzle	Ditsong ^a	Freedman, 1957; Jablonski, 2002	77.5			X
	SK 602	Swartkrans (Member 1)	Male maxilla	Ditsong ^a	Freedman, 1957	86.6	X	X	X
<i>Gorgopithecus</i> (G.) <i>major</i>	KA 192	Kromdraai A	Male cranium	Ditsong ^a	Freedman, 1957; Jablonski, 2002; Gilbert, 2013	63.6		X	X
<i>Cercopithecoides</i> (C.) <i>williamsi</i>	M 3055	Makapansgat	Male cranium	Wits ^b	Maier, 1970; Jablonski, 2002	78.7	X	X	X
Extant taxa (genus abbrev.) <i>Papio</i> (P.) sp.	$n = 6$	Ethiopia, Zambia, Central African Republic, Congo	Male & female crania	MNHN ^c RMCA ^d		32.7-104.5	4	1	6
	$n = 3$	Congo	Male & female crania	MNHN ^c RMCA ^d		32.7-66.2	2	1	3
<i>Colobus</i> (Col.) sp.									

For each variable (tissue proportions, enamel distribution maps and EDJ morphology), the fossil specimens that were used are notified by "X", while the number of individuals is given for the extant groups.

^a Ditsong National Museum of Natural History, Pretoria.

^b University of the Witwatersrand, Johannesburg.

^c Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

^d Royal Museum for Central Africa, Tervuren.

TABLE 3. Dimensions (in mm) of the maxillary breadth measured anterior to the P3 and to the M3 in STS 1039 and in some Plio-Pleistocene and extant cercopithecoid specimens/samples

Taxon	Origin	n	BP3 ^a	s.d.	n	BM3 ^b	s.d.
STS 1039	STS ^c		37.5			45.7	
<i>Pp. broomi</i>	STS ^c , MP ^h	3	41.3		2	49.5	
<i>Pp. jonesi</i>	STS ^c	2	37		2	47	
<i>Pp. antiquus</i>	TG ^e	1	36		3	48.3	
<i>P. izodi</i>	TG ^e				3	44.7	
<i>P. robinsoni</i>	SK ^d	6	46	8.3	4	53.3	
<i>P. angusticeps</i>	CO ^g , KA ^f	2	41.5		2	46	
<i>D. ingens</i>	SK ^d	2	48		1	53	
<i>G. major</i>	KA ^f	2	47.5		1	54	
<i>C. williamsi</i>	STS ^c , MP ^h	2	34.5		2	42	
<i>P. ursinus</i> M	extant	35	54	2.3	35	56	3.3
<i>P. ursinus</i> F	extant	7	41	2.0	7	50	1.3

See Table 2 for the meaning of the genera abbreviations.

^aDistance between the lateral surfaces of the maxillae anterior to P3; ^bDistance between the lateral surfaces of the maxillae anterior to M3; ^cSterkfontein; ^dSwartkrans; ^eTaung; ^fKromdraai A; ^gCooper's; ^hMakapansgat; male; M, male; F, female. All comparative data are from Freedman (1957).

The tissue proportions were quantified in unworn crowns available in our comparative sample (Table 2). Compared with *Parapapio broomi*, *P. robinsoni*, *C. williamsi* and extant *Papio* sp. the M3 of STS 1039 shows the lowest values for the total volume of the enamel cap (Ve) and the volume of the coronal dentine and pulp (Vcdp) (Table 5), but significantly exceeds the estimates available for *Colobus*. In terms of both relative (RET) and average (AET) enamel thickness, STS 1039 closely approximates the pattern displayed by *C. williamsi* in showing a relatively thin-enamel (Table 5).

The cartographies imaging enamel thickness distribution across the overall M3 crowns projected in different perspectives in STS 1039 and selected comparative specimens are presented in Figure 4. STS 1039 clearly reveals relatively thin enamel across the entire crown, the thickest areas being located on the buccal cusp apices and along the buccal marginal ridge. The *C. williamsi* specimen represents the closest fit, while *Papio*, *Parapapio* and *Gorgopithecus* species exhibit much thicker lateral enamel.

The results of the between-group principal component analysis (bgPCA) shown in Figure 5 based on the third molar EDJ Procrustes shape coordinates of STS 1039 and 17 comparative specimens are shown in Figure 5. The first component of the bgPCA distinguishes the buccolingually wide occlusal basin of STS 1039, *C. williamsi* and *Colobus* sp. (in the negative space of bgPC1) from the straighter condition seen in the group constituted by fossil *Parapapio* species and *P. robinsoni*, as well as from the larger fossil papionin *G. major* (mostly located in the positive space of bgPC1). Along bgPC2, mainly influenced by the position of the mesial cusps, STS 1039 again approximates the condition shown by *Colobus* sp. and *C. williamsi*, as well as, to a lesser extent, of *Papio* sp.

DISCUSSION

Based on the set of morphological, dimensional and structural dentognathic features specifically considered in this study, we note that STS 1039 shows affinities in

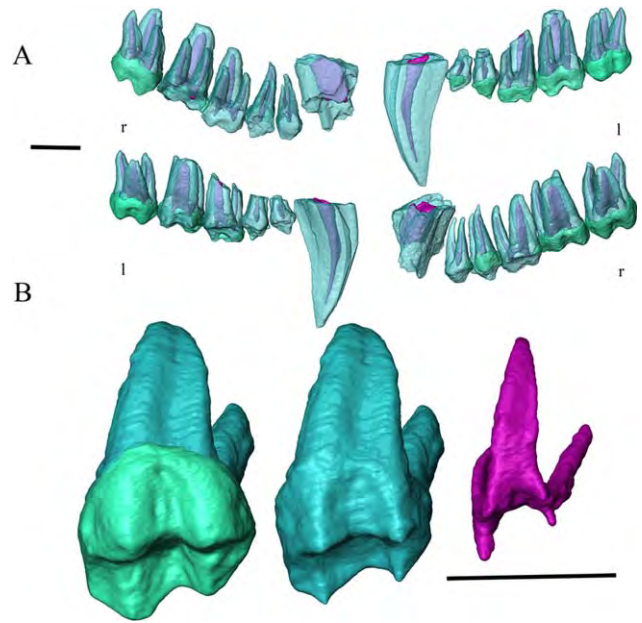


Fig. 2. (A) The virtually extracted right (r) and left (l) tooth rows of STS 1039 rendered in semi-transparency in buccal (upper) and lingual view (lower). (B) 3D rendering of the upper RM3 showing the outer enamel and dentine (left), the enamel-dentine junction (centre), and the pulp cavity (right) in occluso-lingual view. Scale bars: 1 cm.

TABLE 4. Crown length (MD diameter) and mesial (mBL) and distal (dBL) breadths (in mm) of the upper LM1, LM2 and RM3 measured in STS 1039

	MD	BLm	BLd
ULM1	8.4	9.6	9.0
ULM2	10.5	11.1	10.1
URM3	10.2	10.4	8.3

terms of molar crown dimensions, enamel thickness and EDJ morphology with the fossil species *Cercopithecoides williamsi*. At this stage, pending the availability of larger comparative Plio-Pleistocene cercopithecoid virtual records to perform similar analyses, the most parsimonious decision is to temporarily attribute this specimen to the extinct colobine taxon *C. williamsi*.

The use of advanced radiography techniques based on neutron microtomography (n-μCT) to inspect the breccia block embedding the partial monkey cranium from Sterkfontein proved to be successful. So far, n-μCT has been used to detail some vertebrate fossil specimens (Schwarz et al., 2005; Grellet-Tinner et al., 2011) and to tentatively discriminate between enamel and dentine in highly mineralized hominid teeth (Zanolli et al., 2013). However, at the best of our knowledge, this is the first time such highly promising analytical approach is applied to virtually disclose and 3D render the content of breccified primate remains from the South African hominin-bearing cave sites. Our experience with STS 1039 illustrates a potentially novel approach to solving the problems commonly encountered in such contexts, where as much of paleontological work centres on physically removing fossils from breccia blocks, a delicate and time-consuming activity which is not systematically free from the risk of damaging the embedded specimens.

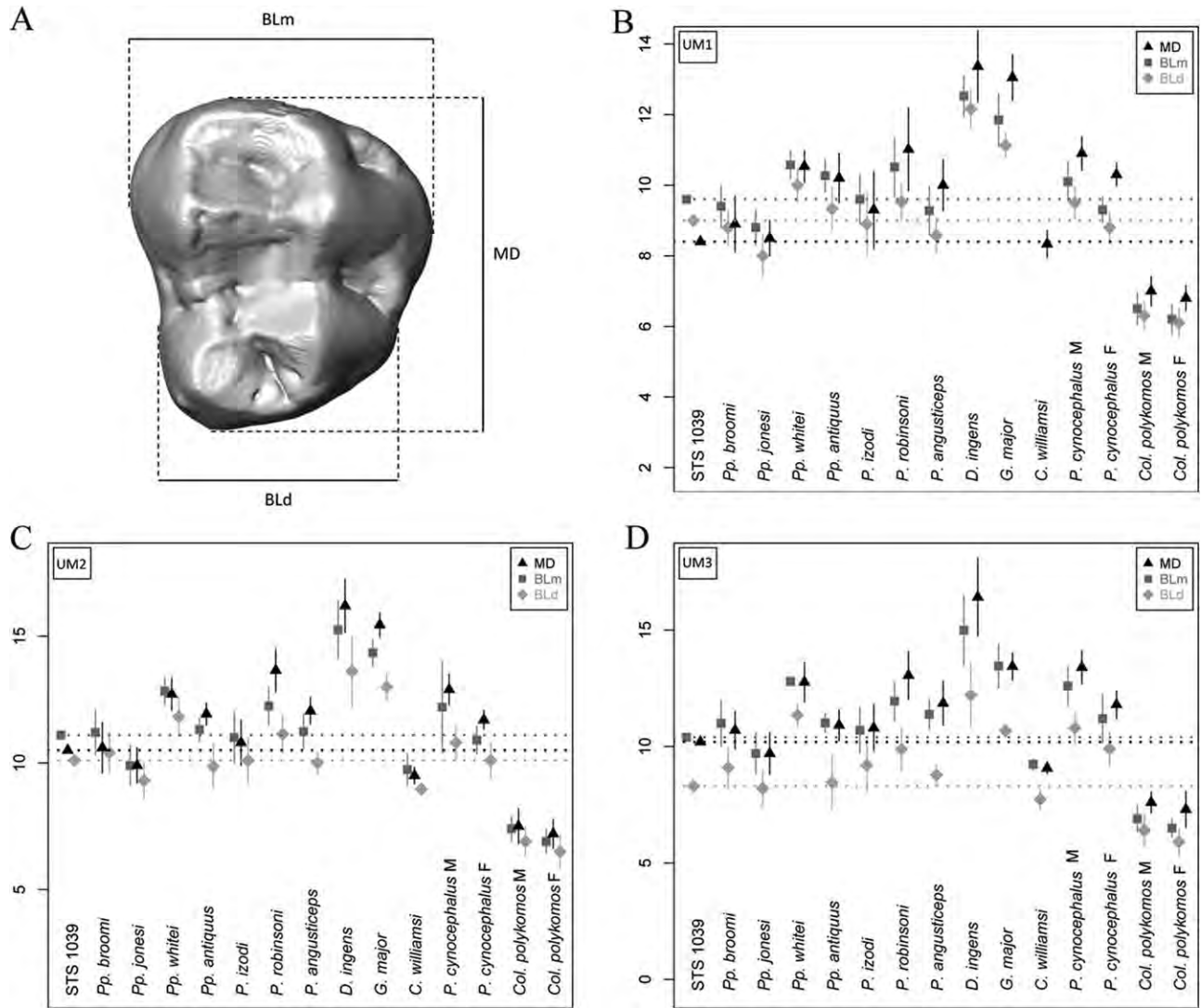


Fig. 3. (A) Occlusal surface model of an extant *Papio* upper M3 showing the crown length (MD diameter) and mesial (mBL) and distal (dBL) breadths. (B-D) Plots of the crown dimensions (in mm) of the upper M1 (B), M2 (C) and M3 (D) measured in STS 1039 and in some Plio-Pleistocene and extant (*P. cynocephalus* and *Col. polykomos*) cercopithecoïd samples. The dotted lines represent the STS 1039 projected values. See Table 2 for the meaning of the genera abbreviations. M, male; F, female. Comparative data sources: statistics for *Parapapio broomi*, *Pp. jonesi* and *P. izodi* from Sterkfontein are from Heaton (2006); *Pp. whitei* (STS 259-263-303-336-343-370B-389B-462) from Sterkfontein, *Pp. antiquus* (AD 943, CT 5356, T 10-16-17-20-25, Tv 639) from Taung, *P. robinsoni* (CO 134D, SK 25-436-439-444-456-458-465-476-479-484-485-497-499-500-503-508-509-529-531-536-537-538-540-544-555-557-558-560-562-565-566-571B-576-582-587-590-592-602-608-613-614-623) and *D. ingens* (SB 3, SK 440-441-443-473-487-498-513-542-545-546-548-553-574-577-578-585-593-600-603-604-630) from Swartkrans, Skurweberg and Cooper's, *P. angusticeps* (KA 156-157-161-174-194, CO 100-102-105-117-137) from Kromdraai A and Cooper's, *G. major* (KA 153-154-170-178-182-192-193), from Kromdraai A and *C. williamsi* (AD 1326, M 631-655A-666, STS 252-350-347-361-392-394A, T 15) from Sterkfontein, Taung and Makapansgat are from Freedman (1957); statistics for extant *P. cynocephalus* and *Col. polykomos* are from Swindler (2002).

TABLE 5. Crown tissue proportions (including average and relative enamel thickness) of the M3 in STS 1039 (right side) and in some Plio-Pleistocene and extant cercopithecoïd specimens/samples

Taxon (specimen)	Ve (mm ³)	Vcdp (mm ³)	Vc (mm ³)	SEDJ (mm ²)	3D AET (mm)	3D RET
STS 1039	119.1	189.2	308.3	165.7	0.7	12.5
<i>Pp. broomi</i> (STS 544)	191.8	238.0	429.8	215.0	0.9	14.4
<i>Pp. broomi</i> (MP 224)	248.2	254.7	502.9	218.1	1.1	18.0
<i>P. robinsoni</i> (SK 602)	343.2	447.0	790.3	321.2	1.1	14.0
<i>C. williamsi</i> (M 3055)	129.9	196.3	326.2	177.6	0.7	12.6
<i>P. sp.</i> mean (<i>n</i> = 4)	232.4	237.2	469.7	205.9	1.1	18.2
min.	163.6	159.0	322.6	167.4	1.0	17.3
max.	285.4	281.0	566.4	231.5	1.2	18.8
<i>Col. sp.</i> (<i>n</i> = 2)	49.8	58.0	107.8	81.1	0.6	16.0
min.	49.5	52.5	102.0	74.7	0.6	14.3
max.	50.1	63.5	113.5	87.6	0.7	17.7

See Table 1 for the meaning of the variables and Table 2 for the genera abbreviations.

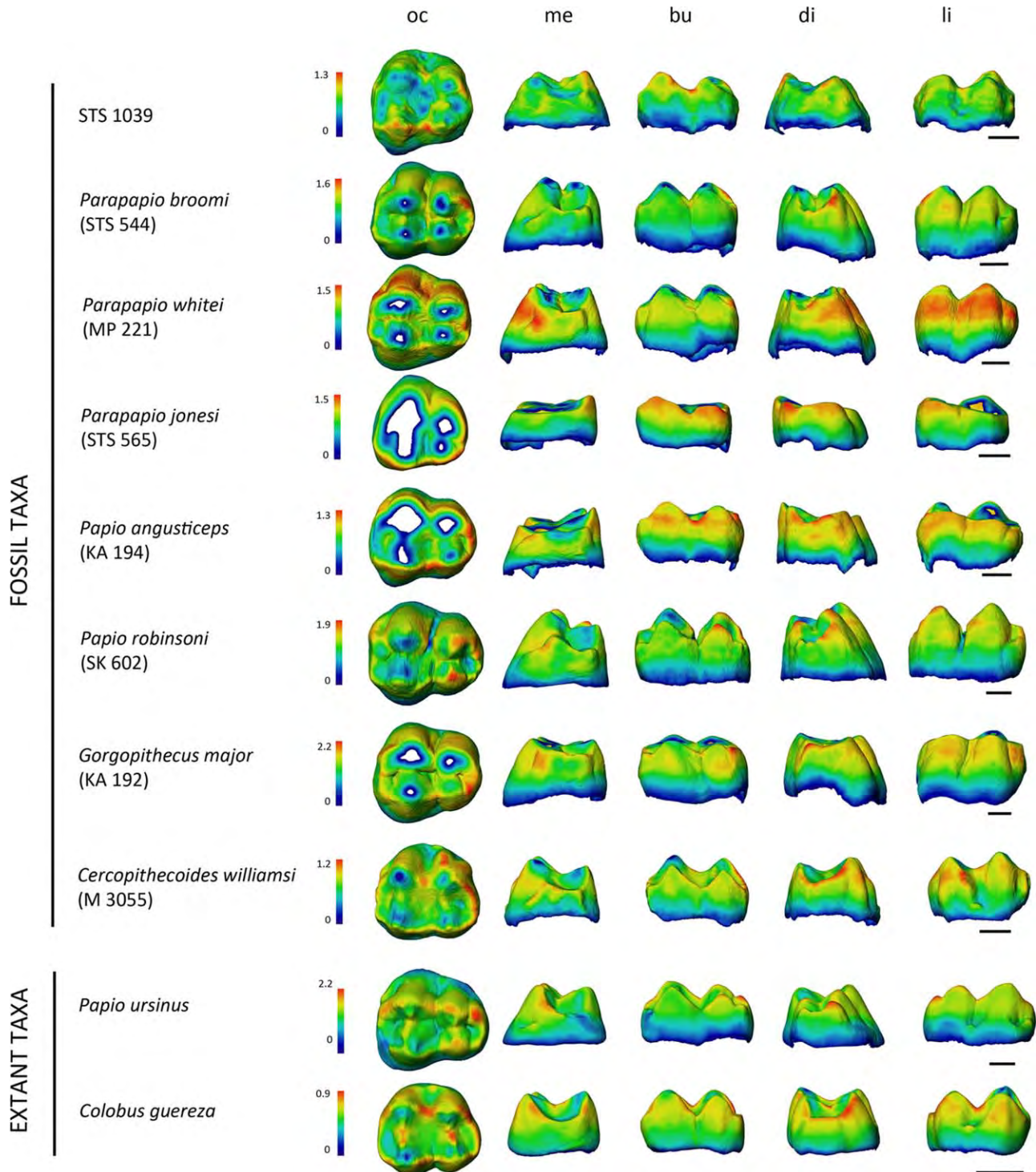


Fig. 4. Enamel thickness (mm) cartographies of the upper RM3 crown of STS 1039 compared with the condition revealed by some selected Plio-Pleistocene and extant (*P. ursinus* and *Col. guereza*) cercopithecoid specimens. Topographic thickness variation is rendered by a pseudo-colour scale ranging from thinner dark-blue to thicker red; isolated spots correspond to enamel removal following wear. Independently from their original side, all crowns are shown as right and imaged in occlusal (oc), mesial (me) buccal (bu), distal (di), and lingual (li) views. See Table 2 for information about the fossil specimens. Scale bars: 3 mm.

Before deciding, case by case, for any physical/chemical extraction—a decision which, anyhow, essentially relies on the specific research questions (Schwarz et al., 2005)—we note the ability of n- μ CT in providing an immediate accurate picture of the whole elements con-

tained in the blocks and in revealing sources of data previously impossible to access (e.g., bone morphology, enamel thickness across the crown, EDJ shape, etc.).

Accordingly, it is likely that advances in n- μ CT technology will allow in a near future the extensive

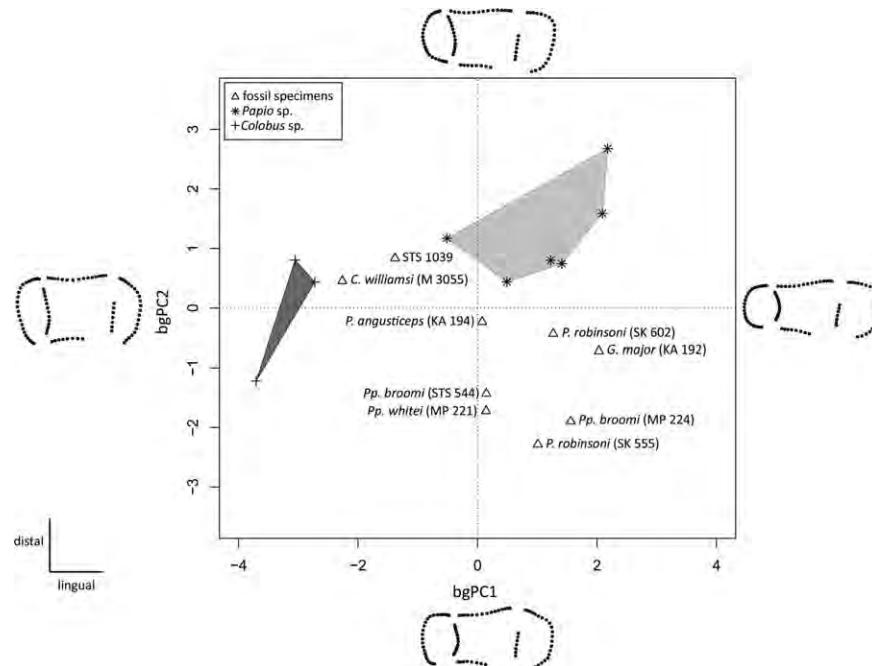


Fig. 5. Between-group principal component analysis (bgPCA) of the Procrustes-registered shape coordinates of the EDJ morphology calculated for the upper RM3 of STS 1039 compared with the evidence from some Plio-Pleistocene and extant (*Papio* sp. and *Col.* sp.) specimens. The shapes at the extremities of the axes illustrate the morphological variation trends along each component. The light and dark grey convex hulls represent the variability expressed by modern *Papio* and *Colobus*, respectively.

investigation of a variety of paleontological remains, including notably for the abundant South African hominin specimens embedded in breccia, for which laboratory X-ray analyses cannot grant the extraction of reliable structural information.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are indebted to S. Potze (Pretoria), B. Zipfel (Johannesburg), J. Cuisin (Paris), G. Fleury (Toulouse), E. Gilissen and W. Wendelen (Tervuren) for having granted access to fossil and comparative material under their care. They also thank K. Carlson and T. Jashashvili (Johannesburg), L. Bam and J. Hoffman (Pretoria), G. Clément and M. Garcia-Sanz (Paris), C. Tenailleau and B. Duployer (Toulouse) for micro-X-ray tomographic acquisitions, J. Dumoncel and D. Ginibriere (Toulouse) for methodological support and contribution to data processing. For scientific discussion, they are especially grateful to E. Delson (New York), N. Jablonski (University Park), R. Macchiarelli (Poitiers and Paris), and F. Thackeray (Johannesburg). They thank two anonymous reviewers for their valuable comments that improved the quality of the paper. The French research federation FERMaT (FR3089), the National Research Foundation (NRF) and Department of Science and Technology (DST) of South Africa are acknowledged for providing access to micro-X-ray tomography facilities.

LITERATURE CITED

- Bayle P, Bondioli L, Macchiarelli R, Mazurier A, Puymeraul L, Volpato V, Zanolli C. 2011. Three-dimensional imaging and quantitative characterization of human fossil remains. Examples from the NESPOS database. In: Macchiarelli R, Weniger GC, editors. Pleistocene databases. Acquisition, storing, sharing. Wissenschaftliche Schriften des Neanderthal Museums 4. p 29–46.
- Bondioli L, Bayle P, Dean MC, Mazurier A, Puymeraul L, Ruff C, Stock JT, Volpato V, Zanolli C, Macchiarelli R. 2010. Morphometric maps of long bone shafts and dental roots for imaging topographic thickness variation. *Am J Phys Anthropol* 142:328–334.
- Brain CK. 1981. The hunters of the hunted? An introduction to African cave taphonomy. Chicago: University of Chicago Press.
- Broom R, Schepers GWH. 1946. The South African fossil ape—men: the Australopithecinae. *Transv Mus Mem* 2.
- Broom R, Robinson JT, Schepers GWH. 1950. Sterkfontein ape—man Plesianthropus. *Transv Mus Mem* 4.
- Clarke RJ, Tobias PV. 1995. Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. *Science* 269:521–524.
- Delson E. 1973. Fossil colobine monkeys of the Circum-Mediterranean region and the evolutionary history of the Cercopithecidae (Primates, Mammalia), PhD dissertation, New York: Columbia University.
- Delson E. 1984. Cercopithecoid biochronology of the African Plio–Pleistocene: correlation among eastern and southern hominid-bearing localities. *Cour Forsch Inst Senckenberg* 69:199–281.
- Delson E. 1988. Chronology of South African australopithecids site units. In: Grine FE, editor. Evolutionary history of the ‘robust’ australopithecines. New York: Aldine de Gruyter. p 317–324.
- Eisenhart WL. 1974. The fossil cercopithecoids of Makapansgat and Sterkfontein, AB Thesis, Cambridge: Harvard College.
- Freedman L. 1957. The fossil Cercopithecoidea of South Africa. *Ann Transv Mus* 23:121–262.
- Freedman L. 1976. South African fossil Cercopithecoidea: a re-assessment including a description of new material from Makapansgat, Sterkfontein and Taung. *J Hum E* 5:297–315.
- Gilbert CC. 2013. Cladistic analysis of extant and fossil African papionins using craniodental data. *J Hum E* 64:399–433.
- Grellet-Tinner G, Sim CM, Kim DH, Trimby P, Higa A, An SL, Oh HS, Kim T, Kardjilov N. 2011. Description of the first lithostrotian titanosaur embryo *in ovo* with Neutron

- characterization and implications for lithostrotian Aptian migration and dispersion. *Gondwana Res* 20:621–629.
- Heaton JL. 2006. Taxonomy of the Sterkfontein fossil Cercopithecinae: the Papionini of Members 2 and 4 (Gauteng, South Africa), PhD dissertation, Indiana: Indiana University.
- Jablonski NG, 2002. Fossil Old World monkeys: the late Neogene radiation. In: Hartwig W, editor. *The primate fossil record*. Cambridge: Cambridge University Press. p 255–299.
- Jablonski NG, Frost S. 2010. Cercopithecoidea. In: Werdelin L, Sanders WJ, editors. *Cenozoic mammals of Africa*. Berkeley: University of California Press. p 393–428.
- Jolly CJ. 1972. The classification and natural history of *Theropithecus* (*Simopithecus*) (Andrews, 1916), baboons of the African Plio–Pleistocene. *Bull Br Mus Nat Hist Geol* 22:1–123.
- Kardjilov N, Baechler S, Bastürk M, Dierick M, Jolie J, Lehmann E, Materna T, Schillinger B, Vontobel P. 2003. New features in cold neutron radiography and tomography. Part II: applied energy–selective neutron radiography and tomography. *Nucl Instr Meth Phys Res A* 501:536–546.
- Kono R. 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3–dimensional whole crown perspective. *Anthrop Sci* 112:121–146.
- Kuykendall KL, Rae TC. 2008. Presence of the maxillary sinus in fossil Colobinae (*Cercopithecoidea williamsi*) from South Africa. *Anat Rec* 291:1499–1505.
- Macchiarelli R, Bayle P, Bondioli L, Mazurier A, Zanolli C. 2013. From outer to inner structural morphology in dental anthropology. The integration of the third dimension in the visualization and quantitative analysis of fossil remains. In: Scott GR, Irish JD, editors. *Anthropological perspectives on tooth morphology. Genetics, evolution, variation*. Cambridge: Cambridge University Press. p 250–277.
- Macchiarelli R, Bondioli L, Mazurier A. 2008. Virtual dentitions: touching the hidden evidence. In: Irish JD, Nelson GC, editors. *Technique and application in dental anthropology*. Cambridge: Cambridge University Press. p 426–448.
- Maier W. 1970. New fossil Cercopithecoidea from the lower Pleistocene cave deposits of the Makapansgat Limeworks, South Africa. *Palaeont Afr* 13:69–107.
- Mitteroecker P, Bookstein F. 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evol Biol* 38:100–114.
- Moggi-Cecchi J, Grine FE, Tobias PV. 2006. Early hominid dental remains from Members 4 and 5 of the Sterkfontein Formation (1966–1996 excavations): catalogue, individual associations, morphological descriptions and initial metrical analysis. *J Hum E* 50:239–328.
- Olejniczak AJ, Smith TM, Feeney RNM, Macchiarelli R, Mazurier A, Bondioli L, Rosas A, Fortea J, de la Rasilla M, Garcia-Tabernero A, Radović J, Skinner MM, Toussaint M, Hublin JJ. 2008. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars. *J Hum E* 55:12–23.
- Pickering TR, Clarke RJ, Heaton JL. 2004. The context of Stw 573, an early hominid skull and skeleton from Sterkfontein Member 2: taphonomy and paleoenvironment. *J Hum E* 46:279–297.
- Rae TC. 2008. Paranasal pneumatization in extant and fossil Cercopithecoidea. *J Hum E* 54:279–286.
- Schwarz D, Vontobel P, Lehmann EH, Meyer CA, Bongartz G. 2005. Neutron tomography of internal structures of vertebrate remains: a comparison with X–ray computed tomography. *Palaeont Electron* 8. Available at: http://palaeo-electronica.org/2005_2/neutron/issue2_05.htm.
- Skinner MM, Gunz P, Wood BA, Hublin JJ. 2008. Enamel–dentine junction (EDJ) morphology distinguishes the lower molar molars of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *J Hum E* 55:979–988.
- Spoor CF, Zonneveld FW, Macho GA. 1993. Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems. *Am J Phys Anthropol* 91:469–484.
- Sutton MD. 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proc R Soc B* 275:1587–1593.
- Swindler DR. 2002. *Primate dentition. An introduction to the teeth of non-human primates*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Szalay FS, Delson E. 1979. *Evolutionary history of the primates*. New York: Academic Press.
- Tobias PV. 1965. *Australopithecus, Homo habilis*, tool–using and tool-making. *S Afr Archaeol Bull* 20:167–192.
- Tremsin AS, Morgano M, Panzner T, Lehmann E, Filgers U, Vallergera JV, McPhate JB, Siegmund OHW, Feller WB. 2015. High resolution neutron imaging capabilities at BOA beamline at Paul Scherrer Institut. *Nucl Instr Meth Phys Res A* 784:486–493.
- Winkler B. 2006. Applications of neutron radiography and neutron tomography. *Rev Min Geochem* 63:459–471.
- Zanolli C, Bondioli L, Coppa A, Dean MC, Bayle P, Candilio F, Capuani S, Dreossi D, Fiore I, Frayer DW, Libsekal Y, Mancini L, Rook L, Medin Tekle T, Tuniz C, Macchiarelli R. 2014. The late Early Pleistocene human dental remains from Uadi Aalad and Mulhuli–Amo (Buia), Eritrean Danakil: macromorphology and microstructure. *J Hum E* 74:96–113.
- Zanolli C, Mancini L, Kullmer O, Macchiarelli R, Rook L, Schillinger B, Schrenk F, Tuniz C, Vodopivec V. 2013. Problems and limitations of X–ray microtomography for the endostructural characterization of fossil tooth tissues. Munich: 1st Int Conf Neutron Imaging and Neutron Methods in Archaeology.

4.4.2. Le spécimen KB 6582 de Kromdraai B

Publication

Le bloc de brèche contenant le spécimen KB 6582 ainsi que du matériel osseux et dentaire isolé a été mis au jour pendant la fouille du Membre B de Kromdraai B en Février 2015. L'assemblage comporte un crâne partiel (KB 6582) ainsi que des éléments post-crâniens et une dent isolée de primates. Le bloc de brèche ainsi que la dent isolée ont été détaillés par microtomographie à rayons-X à Necsa en Mai 2015.

Le crâne partiel et les os du post-crâniens ont été virtuellement extrait de la gangue sédimentaire et caractérisés comparativement à partir de notre registre virtuel de spécimens fossiles et actuels et également des données de la littérature (Thackeray et Braga, 2015). La description et les dimensions de la morphologie externe, associées à l'exploration du labyrinthe osseux préservé dans KB 6582, suggèrent une attribution à un taxon de papionine de grande taille, qui pourrait concorder avec *Papio robinsoni* ou bien *Gorgopithecus major*.

La description du spécimen KB 6582 ainsi que du matériel de cercopithécidés associés et l'argumentation de son statut taxinomique ont été présentés dans une contribution pour la monographie de Kromdraai intitulée *Kromdraai, a birthplace of Paranthropus in the Cradle of Humankind* (Thackeray et Braga, 2015).

Afin d'affiner la caractérisation et l'attribution taxinomique de la dent isolée en association stratigraphique avec le spécimen KB 6582, qui correspond à une troisième molaire inférieure, nous avons réalisé un test en calculant les déformations entre la surface émail-dentine extraite de cet individu et la forme moyenne de notre échantillon complet incluant les troisièmes molaires inférieures des spécimens fossiles sud-africains et également actuels traités dans notre travail de recherche. Les résultats de ce test sont présentés dans une analyse en composante principale inter-groupe (bgPCA) (Fig. 4.43.) et les déformations entre la forme moyenne (FMG) et la dent isolée de Kromdraai B sont illustrées par des cartographies de distribution des déformations (Fig. 4.44.).

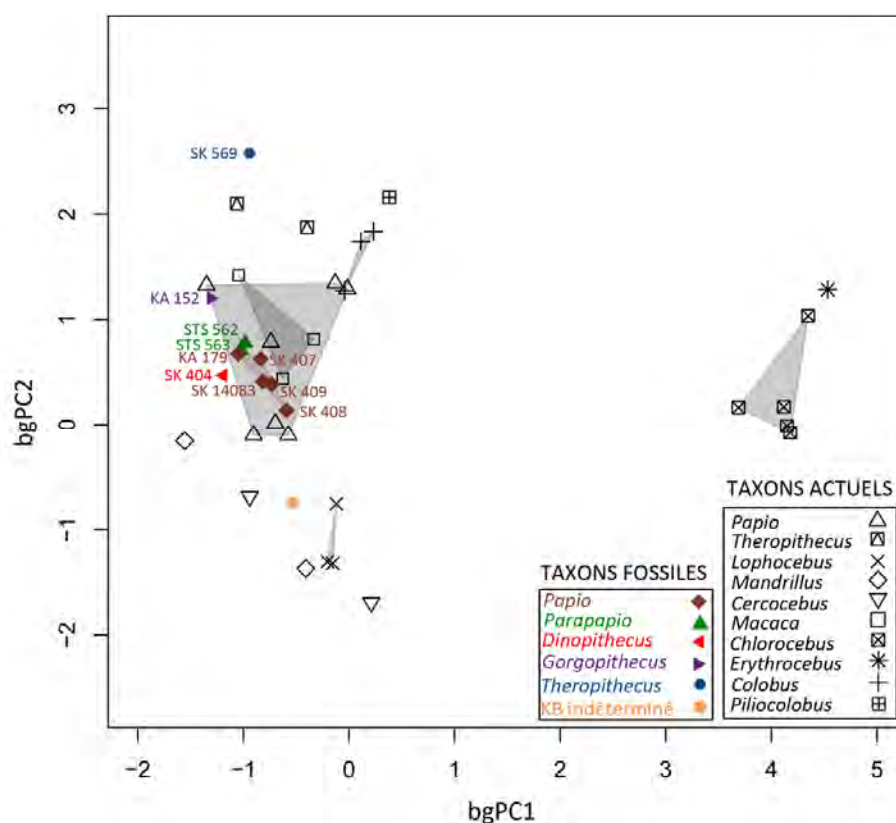


Fig. 4.43. Analyse en composantes principales inter-groupes (bgPCA) des déformations calculées entre la forme moyenne globale (FMG) et les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels à partir des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures non-usées. La dent isolée de Kromdraai B est projetée *a posteriori* dans l'atlas (KB indéterminé).

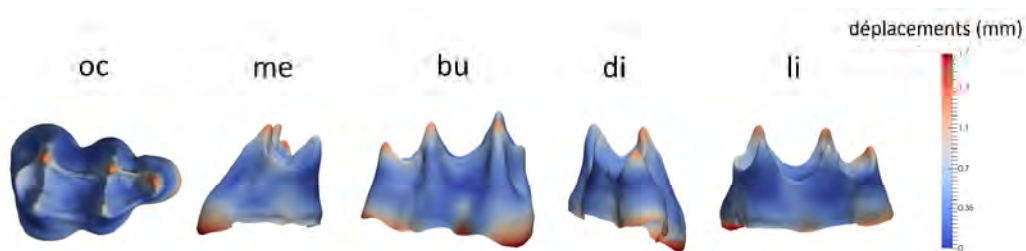


Fig. 4.44. Cartographies de déformations de la forme moyenne globale calculées à partir de l'échantillon total d'interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures de cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain et actuels vers le spécimen de Kromdraai B. Se reporter aux cartographies de la section 4.1.3. pour une comparaison avec l'échantillon total. Images non à l'échelle.

Alors que la morphologie globale externe et les dimensions montrent des affinités avec les représentants du genre *Papio* fossiles (*P. robinsoni*) et actuels (Thackeray et Braga, 2015), l'interface émail-dentine de la dent isolée de Kromdraai B révèle de fortes ressemblances morphologiques avec les mangabeys *Lophocebus* et *Cercocebus* d'après la bgPCA (Fig. 4.43.). Les cartographies de distribution des déformations du spécimen indéterminé signalent des différences avec la forme moyenne qui se traduisent par des cuspides relativement plus hautes, particulièrement les cuspides buccales, et un gonflement important de la surface buccale à la base du protoconide, partagé avec *Cercocebus* et *Lophocebus*. La surface émail-dentine est contractée bucco-lingualement et ce caractère est commun avec les spécimens de *Theropithecus*, *Gorgopithecus* et *Dinopithecus*, tout comme la présence d'un hypoconulide particulièrement développé. En vue occlusale, la morphologie globale de l'EDJ est proche de celle des spécimens fossiles de *Papio*.

Les caractères partagés avec les taxons *Cercocebus* et *Lophocebus* pourraient justifier un rapprochement avec ces genres ; néanmoins, cette proposition nécessite un échantillon de comparaison fossile que nous n'avons pas pu réunir dans ce travail. Le seul spécimen à notre disposition dans notre registre virtuel, M 3057/8/9, est un spécimen juvénile dont les troisièmes molaires sont en cours de formation. Cependant, il faut également noter l'incompatibilité entre les dimensions du spécimen de Kromdraai B (Thackeray et Braga, 2015) et celles mesurées dans l'hypodigme de *Cercocebus* sp. décrit par Eisenhart (1974) à Makapansgat (p. 309). La présence de *Cercocebus* sp. à Kromdraai B n'est cependant pas une hypothèse à exclure puisque qu'elle a été potentiellement suggérée pour les assemblages de Kromdraai A (Delson, 1984, 1988).

4.4.3. Le spécimen SIM III-13-1 de Melka Kunture

Le spécimen dentognathique SIM III-13-1 a été découvert sur le site de Simbiro III, dans la localité de Melka Kunture, en Éthiopie, le 18 Novembre 2013 (Beaudet *et al.*, 2015a). Ce fragment de maxillaire droit portant la troisième et la quatrième prémolaire a été détaillé par tomographie à rayons-X au Wudassie Diagnostic Centre of Addis Ababa (cf. section 3.2.1.).

Par comparaison avec notre registre virtuel de cercopithécins des sites sud-africains du Plio-Pléistocène et sur base de la littérature disponible répertoriant les spécimens est-africains, la description générale de ce spécimen ainsi que ses caractéristiques cranio-dentaires externes et internes concordent avec une attribution potentielle à *Theropithecus* sp. cf. *oswaldi*.

La description du spécimen SIM III-13-1 ainsi que son attribution taxonomique ont été présentées dans un article publié aux *Comptes Rendus Palevol* (cf. manuscrit ci-après).

Beaudet, A., Zanolli, C., Engda Redae, B., Endalamaw, M., Braga, J., Macchiarelli, R., 2015. A new cercopithecoid dentognathic specimen attributed to *Theropithecus* from the late Early Pleistocene (c. 1 Ma) deposits of Simbiro, at Melka Kunture, Ethiopian highlands. C. R. Palevol.



Human Palaeontology and Prehistory

A new cercopithecoid dentognathic specimen attributed to *Theropithecus* from the late Early Pleistocene (c. 1 Ma) deposits of Simbiro, at Melka Kunture, Ethiopian highlands



Un nouveau spécimen dentognathique de cercopithécoïde attribué à Theropithecus, provenant des dépôts du Pléistocène inférieur final (c. 1 Ma) de Simbiro, à Melka Kunture, plateaux d'Éthiopie

Amélie Beaudet^{a,*}, Clément Zanolli^{a,b}, Blade Engda Redae^c,
Metasebia Endalamaw^c, José Braga^a, Roberto Macchiarelli^{d,e}

^a Laboratoire AMIS, UMR 5288 CNRS, Université de Toulouse-III (Paul-Sabatier), France

^b Multidisciplinary Laboratory, International Centre for Theoretical Physics, Trieste, Italy

^c Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage (ARCC), National Museum of Ethiopia, Addis Ababa, Ethiopia

^d Département de Préhistoire, UMR 7194 CNRS, Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France

^e Département Géosciences, Université de Poitiers, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 12 May 2015

Accepted after revision 16 July 2015

Available online 14 October 2015

Handled by Roberto Macchiarelli

Keywords:

Melka Kunture

Simbiro

Ethiopia

Late Early Pleistocene

Theropithecus

Dentognathic remains

ABSTRACT

The archeological and paleontological area of Melka Kunture, in the Ethiopian highlands, has yielded particularly rich mammal fossil assemblages, including a few human and nonhuman primate remains. The cercopithecoid specimens reported so far consist of a fragmentary lower third molar crown and of a maxillary fragment, coming from the Early Pleistocene sites of Garba IV and Garba XII, respectively. In this study we describe an additional dentognathic specimen, labelled SIM III-13-1, collected in 2013 in the c. 1 Ma sedimentary deposits of Simbiro. In addition to classical descriptions and measurements, this specimen was detailed by X-ray tomography (CT) and two-three dimensional (2–3D) quantitative analyses were performed on the virtual reconstruction to assess its taxonomic assignment. Comparison with a number of fossil and extant cercopithecoid specimens/samples suggests that SIM III-13-1 belongs to the genus *Theropithecus*, more likely to *Theropithecus* sp. cf. *oswaldi*.

© 2015 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

R É S U M É

L'aire archéologique et paléontologique de Melka-Kunture, sur les plateaux d'Éthiopie, a délivré des assemblages de mammifères particulièrement riches, incluant quelques restes de primates humains et non humains. Les spécimens de cercopithécoïdes rapportés jusqu'ici consistent en un fragment de couronne de troisième molaire inférieure et en un fragment de maxillaire, provenant respectivement des sites du Pléistocène inférieur de Garba IV et Garba XII. Dans cette étude, nous décrivons un spécimen dentognathique supplémentaire, catalogué SIM III-13-1, collecté en 2013 dans les dépôts sédimentaires de

Mots clés :

Melka Kunture

Simbiro

Éthiopie

Pléistocène inférieur final

Theropithecus

Restes dentognathiques

* Corresponding author.

E-mail address: amelie.beaudet@univ-tlse3.fr (A. Beaudet).

c. 1 Ma de Simbiro. En plus des descriptions et mesures classiques, ce spécimen a été détaillé par tomographie à rayons X (CT), et des analyses quantitatives bi-/tridimensionnelles (2–3D) ont été réalisées à partir de la reconstruction virtuelle afin de proposer une attribution taxinomique. La comparaison avec un certain nombre de spécimens/échantillons cercopithécoïdes fossiles et actuels suggère que SIM III-13-1 appartient au genre *Theropithecus*, plus probablement à *Theropithecus* sp. cf. *oswaldi*.

© 2015 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

1. Introduction

Melka Kunture is an archaeological and paleontological area of the Ethiopian highlands located on the western shoulder of the Rift Valley, at c. 2000 m asl. This complex of sites extends over some 100 km² along the upper Awash valley, 50 km south of Addis Ababa. The deposits, produced by fluvial-lacustrine sedimentation and by volcanic activity, accumulated and eroded in a semi-graben depression during most of the Pleistocene (Chavaillon and Piperno, 2004a; Gallotti, 2013; Morgan et al., 2012; Piperno et al., 2009). After the discovery of the area, in 1963, archaeological surveys and excavations were undertaken by G. Bailloud (Bailloud, 1965), then by J. Chavaillon, who directed the French Archaeological Mission from 1965 to 1998. Since 1999, the research has been under the responsibility of the Italian Archaeological Mission (Chavaillon and Piperno, 2004b; Mussi et al., 2014).

The many sites of Melka Kunture are named after the gullies where they have been discovered, i.e., after the seasonal tributaries of the Awash River that drain the area (Fig. 1A–B). The presence of volcanic deposits allowed ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating (Morgan et al., 2012; for magnetostratigraphy, see Tamrat et al., 2014). The archaeological record starts at c. 1.7 Ma with the Oldowan of Karre I, Gombore I, Gombore Iγ and Garba IV E (Gallotti, 2013; Morgan et al., 2012; Piperno et al., 2009), while the first evidence of Acheulean dates back to 1.5 Ma at Garba IV D (Gallotti, 2013). The occurrence of the Acheulean lasts c. one million years (Chavaillon and Berthelet, 2004; Gallotti et al., 2010, 2014). Notably, the early Middle Stone Age is represented at Garba III (Mussi et al., 2014), while Late Stone Age sites are less substantial and still lack any geochronological resolution (Chavaillon and Berthelet, 2004; Hivernel-Guerre, 1976; Mussi et al., 2014).

Seven human fossil remains have been discovered so far in the area of Melka Kunture (Coppens, 2004; rev. and updating in Mussi et al., 2014). They consist of an immature partial mandible (the specimen Garba IV E) from Garba IV (Condemi, 2004; Zanolli et al., 2014; Zilberman et al., 2004a, b) and a distal humerus (MK 76 GOM IB 7594) from Gombore I (Chavaillon et al., 1977; Puymerau et al., 2014; Senut, 1979), both associated with Oldowan industries; two cranial portions (MK 73 GOM II 6169 and MK 76 GOM II 576) from Gombore II (Chavaillon and Coppens, 1986; Chavaillon et al., 1974), associated with a Middle Acheulean industry; and three cranial fragments (MK 78 GAR III A4-W9 n. 1918, MK 78 GAR III B3-A13 n. 1656–1919, and MK 78 GAR III A4-W9 n. 1917) from Garba III (Chavaillon et al., 1987; Mussi et al., 2014), associated with an early Middle Stone Age industry (Mussi et al., 2014).

Besides the paleoanthropological findings, the large mammal fossil assemblage, particularly rich at the localities of Garba and Gombore, includes bovids (notably, Alcelaphini and some Antilopini and Reduncini, while Tragelaphini are absent), hippopotamids, equids, suids, giraffids, and a few specimens/fragments representing proboscideans, rhinocerotids, carnivores and nonhuman primates (Chavaillon and Berthelet, 2004; Gallotti et al., 2010; Geraads, 1979, 1985; Geraads et al., 2004a; Oussedik, 1976; rev. in Morgan et al., 2012; Tamrat et al., 2014). As a whole, this assemblage associates *Hippopotamus* sp. (cf. *amphibious* and cf. *aethiopicus*) and other artiodactyls indicative of relatively wet grasslands (*Kobus*) along with grazer taxa (e.g., *Connochaetes*, *Damaliscus*) more commonly found in drier open savannah environments (Geraads et al., 2004a, b). While the latter scenario is also consistent with information from the microfauna (Gallotti et al., 2010; Geraads et al., 2004b; Sabatier, 1980–82) and with some biogeochemical (Bocherens et al., 1996) and palynological data (Bonnefille, 1976) supporting the presence of open C4 grasslands across most Early to early Middle Pleistocene (in Morgan et al., 2012), conclusive paleoecological interpretations at Melka Kunture should be drawn with caution, as strong taphonomic biases have affected the faunal assemblage as a whole, notably the proportions of ungulate remains (Gallotti et al., 2010: 298).

The nonhuman primate fossil record reported so far from this site complex consists of a fragmentary lower M3 crown (GAR IV D-74-7596) and a maxillary fragment bearing both premolars and the M1 (GAR XII J-78-1952) from the Early Pleistocene levels of Garba IV D and Garba XII J, respectively, both attributed to *Theropithecus* sp. cf. *oswaldi* (Geraads, 1979; Geraads et al., 2004a).

Here we report an additional dentognathic cercopithecoïd specimen collected in 2013 in the late Early Pleistocene sedimentary deposits outcropping in the vicinity of the locality of Simbiro.

2. The site of Simbiro III

The deposits of the Simbiro gully, a feeder of the Awash river (Fig. 1A–B), were first identified by Taieb (1967) and the archaeological sequence of the Simbiro III site excavated from 1973 to 1976 (Chavaillon and Berthelet, 2004; Oussedik, 1976), and again in 2005 (in Gallotti et al., 2010). The fluvatile and associated floodplain depositional environments of the creek are mostly made up of pebbles, sandy gravels and sandy clays. Groundwater washing carried the ash and pumice from the surrounding volcanic deposits down into the valley mixing them with the alluvial deposits (Chavaillon and Berthelet, 2004; Kieffer et al., 2004; Raynal

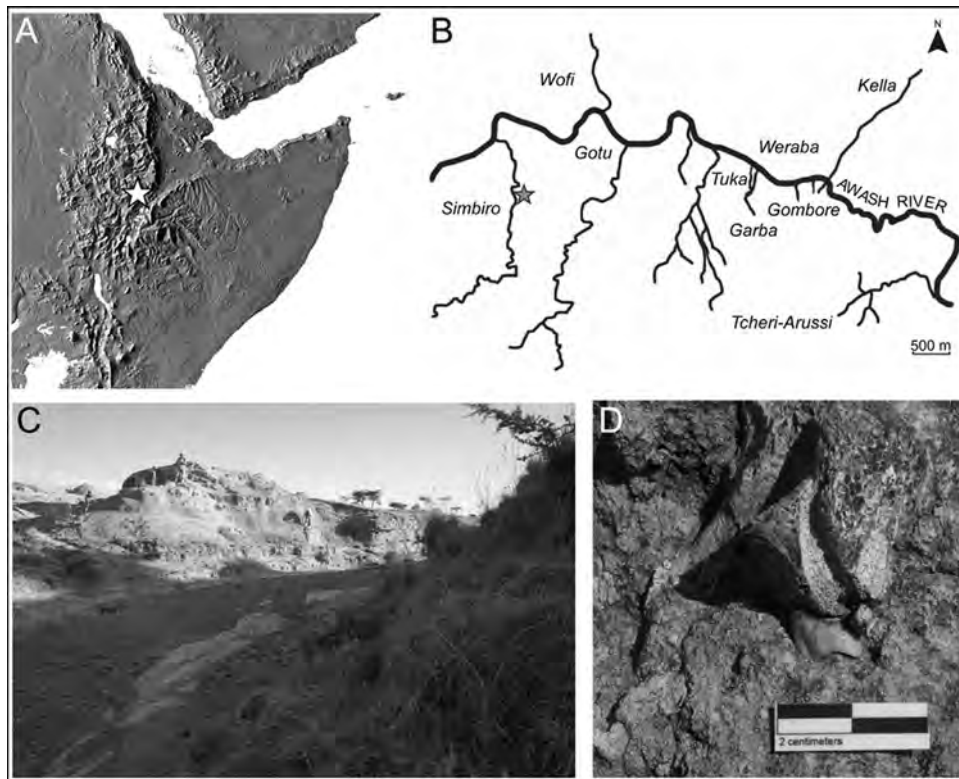


Fig. 1. Location of Melka Kunture (white star) on the shoulder of the Main Ethiopian Rift (A); map of the Melka Kunture area with location of the major archaeological and paleontological sites, including Simbiro (grey star); the deposits outcropping at Simbiro III (C); the specimen SIM III-13-1 (posterior aspect of the right maxillary fragment) still embedded in the sediments.

Fig. 1. Localisation de Melka Kunture (étoile blanche) sur les hauteurs du rift principal d'Éthiopie (A) ; carte de la région de Melka Kunture, avec la position des sites archéologiques et paléontologiques majeurs, incluant Simbiro (étoile grise) ; les dépôts affleurant à Simbiro III (C) ; le spécimen SIM III-13-1 (aspect postérieur du fragment maxillaire droit), encore en place dans le sédiment.

et al., 2004). At Simbiro III (Fig. 1 C), the upper part of the c. 15 m thick litho-stratigraphic sequence of unconsolidated sediments is composed of clays, tuffs, sandy-clay and gravels, while the middle part consists predominantly of sandy-clay layers interbedded with fine sands, thin volcanic ash and conglomerates (Tamrat et al., 2014).

Published and unpublished evidence (F. Altamura, R. Melis and M. Mussi, pers. comm.) points to a minimum of seven archaeological levels, which yielded abundant Early Acheulean industry and some faunal remains (Chavaillon and Berthelet, 2004; Geraads et al., 2004a; Oussedik, 1976). Importantly, the sequence is capped by a volcanic deposit, the so-called tuff 'B' (Kieffer et al., 2004; Morgan et al., 2012), dating back to 0.878 ± 0.014 Ma (Morgan et al., 2012; Tamrat et al., 2014).

Below the tuff 'B' and the underlying 20–60 cm thick sandy level bearing sporadic bone remains (unit A), the 20 to 50 cm thick level B, considered as the most significant of the entire archaeological sequence of the Simbiro creek formation, consists of yellowish gravel-sand deposits bearing the highest number of lithic artefacts, mostly manufactured from fine-grained lavas (Chavaillon and Berthelet, 2004; Gallotti et al., 2010; Piperno et al., 2009). Below, the 5 to 20 cm thick archaeostratigraphic unit C of coarse channel-lag deposits represents the Acheulean accumulation level remarkably rich of obsidian flakes, handaxes, cleavers and

other tools embedded in a greyish sandy matrix preserving some macrofaunal remains (Chavaillon and Berthelet, 2004). Regional lithostratigraphic correlations place Simbiro III B and C units approximately at the same age as Gombore II (Gallotti et al., 2010), thus slightly earlier 0.878 ± 0.014 Ma, likely around 1.0 Ma (Morgan et al., 2012). At its bottom, just below the unit C, the sequence starts with a fine-grained light grey tuffaceous silty-sandy deposit, the so-called level D (in Chavaillon and Berthelet, 2004).

Following the discovery, in 1973, of a *Pelorovis* skull embedded in level B (Oussedik, 1976), nearly 300 bony, horny, and tooth remains representing bovids (e.g., *Pelorovis turkanensis*, *Damaliscus* cf. *lunatus*, cf. *Connochaetes gentryi*), hippos (*Hippopotamus* cf. *amphibius*) and other large mammals have been reported from the A–D archaeological sequence at Simbiro III (Chavaillon and Berthelet, 2004; Geraads et al., 2004a) (Fig. 1 C).

The cercopithecoid dentognathic specimen considered in the present study, consisting of a partial maxilla bearing two premolars preliminarily labelled SIM III-13-1, has been found on 18th November 2013 during a survey of the eastern river bank of the creek performed by three among us (B.E.R., R.M. and C.Z.). The fossil (Fig. 1D) was found still embedded in the sediments along the section outcropping at Simbiro III ($8^{\circ}42' 34.56''$ N, $38^{\circ}34' 1.79''$ E), c. 50 m N to

the accumulation of obsidian tools of level C described and imaged as “locality 2b” by [Chavaillon and Berthelet \(2004: 46\)](#). More precisely, SIM III-13-1 was collected in situ in a variably thickened (5–50 cm) whitish/slightly yellow level of consolidated fine silty sands sandwiched between level C and B, intermittently exposed along the section and immediately overlying level C, c. 15–20 cm above its top. Accordingly, its chronological age nears 1 Ma.

3. Materials and methods of analysis

The morphodimensional description of the outer aspect of SIM III-13-1 was performed in November 2013 at the Dept. of Paleoanthropology of the National Museum of Ethiopia, Addis Ababa, where the specimen is permanently stored, using traditional analytical methods supported by observations realized by a Nikon SMZ645 stereomicroscope (magnification from $0.8\times$ to $5\times$) and a Keyence VHX-600 digital microscope equipped by a 2.11 Mp CCD camera (zoom up to $10\times$). Descriptions of the dental features basically follow [Swindler \(2002\)](#). The specimen was also detailed by X-ray tomography (CT) at the Wudassie Diagnostic Centre of Addis Ababa. The acquisitions have been realized with a Philips Brilliance16 equipment according to the following parameters: 140 kV voltage, 100 μ A current, 1.76 s exposition time per projection. Its final volume was reconstructed with a voxel size of $130\times 130\times 300\ \mu\text{m}$. All two-three dimensional (2–3D) elaborations (quantitative virtual imaging and morphometrics) were performed at the ICTP of Trieste and at the laboratory AMIS (University of Toulouse).

To comparatively characterize the internal morphology of SIM III-13-1, for the purposes of this study we used the high-resolution microtomographic (μ CT) record of a number of fossil and extant cercopithecoid crania virtually stored at the laboratory AMIS of the University of Toulouse ([Beaudet et al., 2014](#)). More specifically, we used the original record of the following Plio-Pleistocene South African specimens: STS 394A, a complete *Cercopithecoides williamsi* adult female face from Sterkfontein Member 4 ([Eisenhart, 1974](#)); SK 561, a well-preserved adult female cranium of *Theropithecus oswaldi oswaldi* from Swartkrans Member 1 ([Freedman, 1957](#)); and M 3073, a subadult *Theropithecus oswaldi darti* female cranium from Makapansgat Member 4 ([Maier, 1972](#)). The specimens STS 394A and SK 561, permanently stored at the Ditsong National Museum of Natural History, Pretoria, were detailed (by A.B.) using the X-Tek (Metris) XT H225L industrial CT system available at the South African Nuclear Energy Corporation (Necsa). The specimen M 3073, stored at the University of the Witwatersrand, Johannesburg, was scanned (by A.B.) with the Nikon Metrology XTH 225/320 LC dual source industrial CT system set at the Wits Palaeosciences Centre. In order to document the extant variation, several crania of *Theropithecus gelada*, *Papio cynocephalus*, *P. anubis*, *Colobus guereza*, *Chlorocebus aethiops* and *Lophocebus albigena* from the primate skeletal collections of the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN) of Paris, the Muséum d'Histoire naturelle of Toulouse and the Musée royal de l'Afrique centrale of Tervuren were scanned (by A.B.) for comparison at different resolutions at the AST-RX imagery platform set

at the MNHN Paris using the v|tome|x L 240–180 model from GE Sensing & Inspection Technologies, and at the French Research Federation FERMaT (FR3089) of Toulouse by means of a Phoenix/GE Nanotom 180 system. Additional CT-scans of *Macaca fascicularis* were obtained from the Digital Morphology Museum of the Kyoto University Primate Research Institute (KUPRI; www.pri.kyoto-u.ac.jp).

We comparatively assessed topographic enamel thickness variation on the P4 crown. For SIM III-13-1, we used the microscopic image of the naturally fractured mesiodistal section through the paracone (see *infra*) while, in the case of the specimens selected for comparisons (representing two fossil and five extant taxa), we used a homologous μ CT-based virtual section. The linear and surface variables measured to assess enamel thickness include: the area of the sectioned enamel cap (a , mm^2); the area of the dentine (and pulp) enclosed by the enamel-dentine junction (EDJ) and a straight line connecting the mesial and the distal cervical margins (b , mm^2); the enamel-dentine junction length (EDJL, mm); the maximum linear thickness perpendicular to the EDJ (ET max., mm) ([Grine et al., 2005](#)). We thus calculated the average enamel thickness (AET, mm), corresponding to the ratio a/EDJL , and the scale-free relative enamel thickness (RET), obtained through the ratio $(\text{AET}/b^{1/2})\times 100$ ([Martin, 1985](#)).

Following 3D virtual rendering using Avizo v.7.0 (Visualization Sciences Group Inc.), linear cranial and tooth measurements were taken using the software package MPSAK v.2.9 (in [Dean and Wood, 2003](#)). Intra- and inter-observer tests for accuracy of the 2–3D measurements taken in this study were run by two observers (AB, CZ) and recorded differences were less than 4%, which is compatible with similar previous analyses (e.g., [Macchiarelli et al., 2009](#)).

4. Results

4.1. Description of the maxillary fragment SIM III-13-1

The right maxillary fragment SIM III-13-1 (max. length: 5.2 cm; max. height: 4.4 cm; max. thickness: 1.6 cm) is from an adult individual ([Fig. 2](#)), very likely of the female sex based on its estimated canine root size (see *infra*). It preserves the fully erupted third (P3) and fourth (P4) premolars and the mesial root of the first molar (M1), the latter only bearing a tiny enamel fragment. The specimen is broken anteriorly near the intermaxillary suture (still visible for 1.2 cm) and posteriorly at the level of the M1. The vertically-set posterior fracture partially exposes the cancellous network ([Fig. 2B](#)). On the lateral aspect, between the thickening of the nasal aperture and the slightly prominent canine jugum, the premaxillary suture runs along a deep subvertical groove ([Fig. 2C](#)). Medially, the cylindrically-shaped nasal cavity, corresponding to the inferior meatus ([Figs. 2D and 3A](#)), is 3.5 mm long, with a vertical diameter ranging from 0.6 (anteriorly) to 0.9 mm. Virtual imaging reveals no trace of a maxillary sinus, even at the level of the first molar mesial root ([Fig. 3B–C](#)).

In inferior view ([Fig. 2E](#)), the empty sockets of the central and lateral incisors, both showing an ovoid outline, and that of the canine, exhibiting a C-shaped outline, are

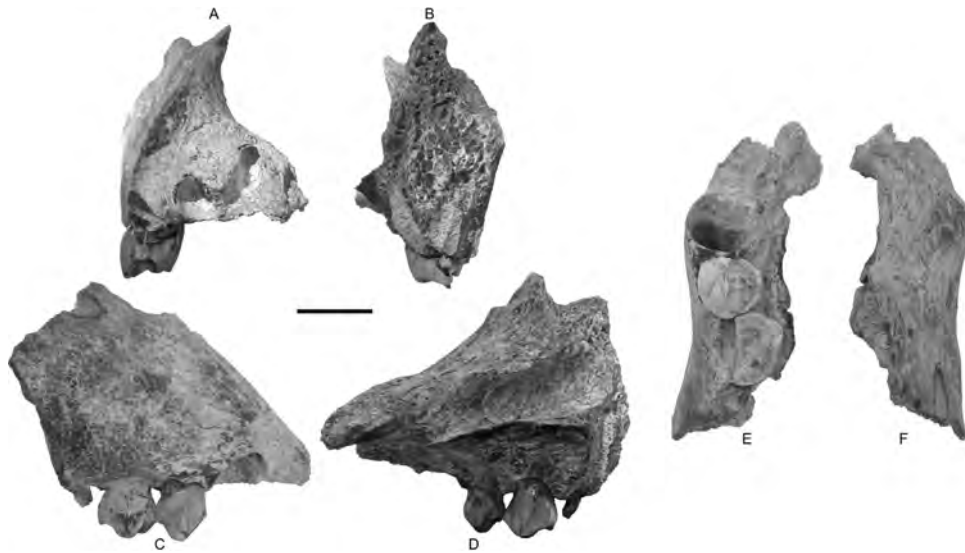


Fig. 2. The right partial maxilla SIM III-13-1 in anterior (A), posterior (B), lateral (C), medial (D), inferior (E) and superior (F) views. Scale bar: 1 cm.

Fig. 2. Le fragment maxillaire droit SIM III-13-1 en vues antérieure (A), postérieure (B), latérale (C), médiale (D), inférieure (E) et supérieure (F). Échelle : 1 cm.

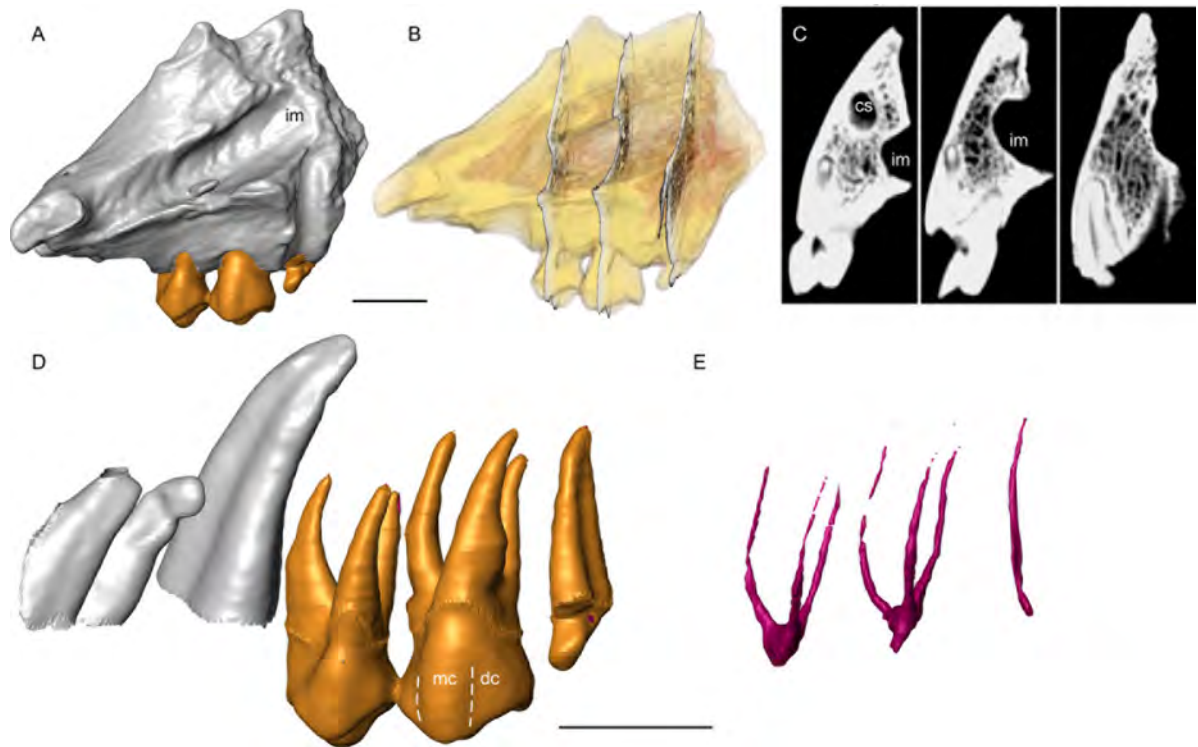


Fig. 3. (Color online). CT-based virtual rendering of SIM III-13-1. The specimen in medial view showing the inferior meatus (A); the specimen (medial view) in semi-transparency with indication of the position of the three coronal sections through the P3, the P4, and the M1 illustrated in (C); virtual filling of the sockets (from left to right) of the central and lateral incisors and the canine (in grey) and 3D rendering of the preserved P3, P4, and M1 (gold) (D); the pulp cavity (from left to right) of the two premolars and the M1 mesial root (E). cs: Canine socket; dc: distal cleft; im: inferior meatus; mc: mesial cleft. Scale bars: 1 cm.

Fig. 3. (Couleur en ligne). Rendu virtuel de SIM III-13-1 d'après les examens CT. Le spécimen en vue médiale, montrant le méat nasal inférieur (A); le spécimen (vue médiale) en semi-transparence, avec la position des trois sections coronales passant par la P3, la P4 et la M1, illustré en (C); remplissage virtuel de l'alvéole (de gauche à droite) des incisives centrale et latérale et de la canine (en gris) et le rendu 3D des P3, P4 et M1 encore présentes (doré) (D); la cavité pulpaire (de gauche à droite) des deux prémolaires et de la racine mésiale de la M1 (E). cs : Alvéole de la canine; dc : fente distale; im : méat inférieur; mc : fente mésiale. Échelle: 1 cm.

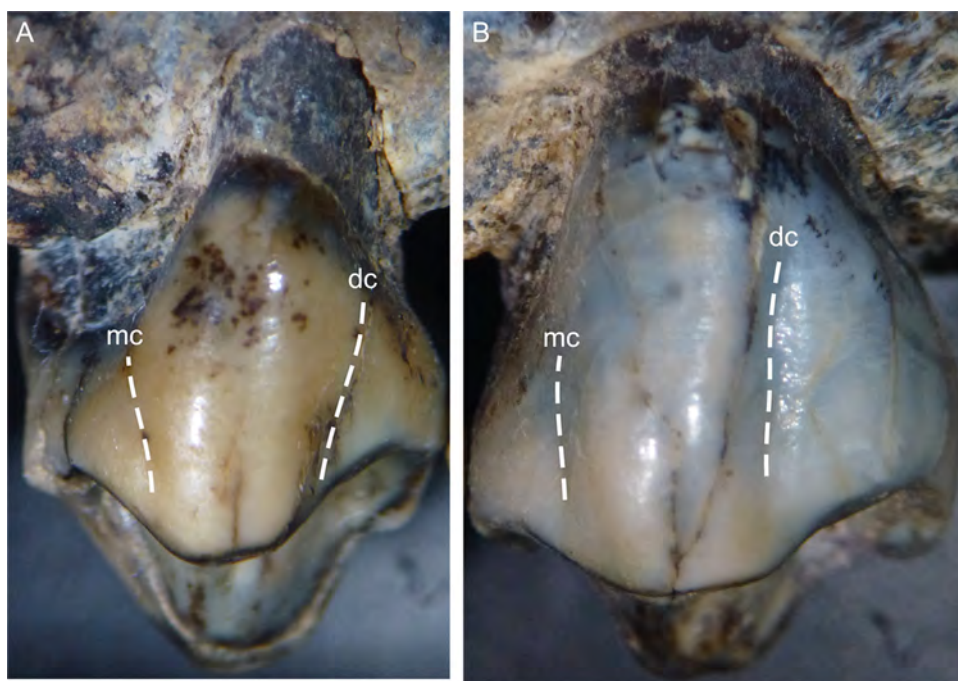


Fig. 4. (Color online). SIM III-13-1. The upper P3 (A) and P4 (B) crowns in lingual view exhibiting a distinct mesial (mc) and a distal cleft (dc). Scale bar: 5 mm.

Fig. 4. (Couleur en ligne). SIM III-13-1. Les couronnes de la P3 (A) et de la P4 (B) supérieures en vue linguale, montrant des fentes mésiale (mc) et distale (dc) distinctes. Échelle : 5 mm.

nearly complete to the alveolar level. The outlines of their roots, rendered by virtually filling the entirely preserved empty sockets (Fig. 3D), reveal a long axis bending distally, notably that of the lateral incisor. Based on the depth of its alveolus used here as a proxy, the estimated length of the canine root (20.5 mm) is compatible with the size of a female cercopithecoid individual (Swindler, 2002).

The P3 is complete and rather well preserved, even if a longitudinal breakage crossing the paracone apex runs mesiodistally through the whole crown and also affects part of the root. The enamel shows no evidence of hypoplasia or other developmental defects; some perikymata are noticeable at c. 2/3 distance from the cervix. The crown, showing an ovoid outline in occlusal view, has a mesiodistal (MD) diameter of 7.6 mm, a buccolingual (BL) diameter of 8.3 mm, and a buccal height of 8.0 mm. While moderately worn and bearing a small dentine spot (Fig. 2E), both main cusps are still high and relatively sharp (Fig. 4A), the paracone being slightly higher than the protocone. A small parastyle and a distostyle lie mesially and distally to the paracone, respectively. Together with a high, thick and slightly incised transverse crest, the lower, thinner and complete mesial marginal ridge encloses a triangular-shaped small and shallow mesial fovea. Conversely, the distal fovea is relatively large, shallow and sub-rectangular, closed by a low, moderately thick and complete distal marginal ridge. Two vertical clefts run on the mesial and distal aspects of the lingual protocone pillar (Fig. 4A). The virtually extracted roots reveal a mesiobuccal, a distobuccal, and a lingual branch (Fig. 3D). The pulp cavity bears

two horns in correspondence of the paracone and the protocone and separates apically into three canals filling each root branch (Fig. 3E).

The P4 crown, whose MD diameter measures 8.8 mm, entirely lacks its buccal aspect (Fig. 2E) because of a relatively fresh mesiodistal fracture through the paracone which has exposed a nearly perfectly preserved enamel section (Fig. 5). On this section, maximal radial thickness corresponds to 0.9 mm, on the mesial, and 1.6 mm, on the distal aspect, respectively, while sub-apical radial thickness measured at the mesial aspect of the paracone equals 0.5 mm. The preserved portion of this tooth shows similar outer and inner features as seen in the P3 (Fig. 3D–E), including a developed mesial and distal cleft on the lingual aspect, a deep distal fovea and a well-developed continuous transverse crest joining the two cusps (Fig. 4B).

4.2. Comparisons and taxonomic assessment

We compared for its general morphology and detailed structural features the late Early Pleistocene specimen SIM III-13-1 from Simbiro with the record from a number of Plio-Pleistocene and extant cercopithecoid taxa (Table 1; Figs. 6–8). Besides the maxillary fragment of *Theropithecus* cf. *oswaldi* from Garba XII J, at Melka Kunture (Geraads, 1979; Geraads et al., 2004a), the comparative fossil record used in this study samples colobine and papionin specimens from eastern (Dechow and Singer, 1984; Delson, 1984, 1988; Frost, 2001, 2007; Frost and Alemseged, 2007;

Table 1

Crown dimensions (mesiodistal, MD, and buccolingual, BL, diameters, in mm) of the upper P3 and P4 of the specimen SIM III-13-1 from Simbiro compared to the estimates from some Plio-Pleistocene and extant cercopithecoid specimens/samples. M, male; F, female.

Tableau 1

Dimensions des couronnes (diamètres mésio-distal, MD, et bucco-lingual, BL, en mm) des P3 et P4 supérieures du spécimen SIM III-13-1 de Simbiro, comparées aux estimations pour des spécimens/échantillons cercopithécoides du Plio-Pléistocène et actuels. M, mâle ; F, femelle.

Specimen/taxon	Location/chronology	UP3			UP4			Source		
		n	MD	sd	n	BL	sd	n	MD	sd
SIM III-13-1	Simbiro/late Early Pleistocene		7.6			8.3			8.8	
<i>Cercopithecoides kimeui</i>	Koobi Fora/Early Pleistocene							2	7	
cf. <i>Chlorocebus</i> aff. <i>aethiops</i>	Afar/Middle Pleistocene	2	3.1		2	4.4		3	3.6	
<i>Colobus</i> cf. <i>angolensis</i>	Afar/Middle Pleistocene	3	5.0		3	5.4		6	4.9	0.5
<i>Lophocebus</i> cf. <i>albigena</i>	Koobi Fora/Early Pleistocene	4	5.5		4	5.9		8	5.9	0.4
<i>Papio hamadryas</i> ssp.	Asbole/Middle Pleistocene	2	5.9		1	7.1		2	6.3	
<i>Theropithec.</i> cf. <i>oswaldi</i>	Garba XII J/Early Pleistocene	1	8.7		1	10.0		1	10.0	
<i>Theropithec.</i> <i>oswaldi darti</i>	Afar/Pliocene	5	7.0	0.5	5	7.8	0.5	9	7.3	0.7
<i>Theropithec.</i> <i>oswaldi</i> ssp.	Swartkrans/Early Pleistocene	6	8.4	0.3	5	9.3	0.3	7	9.2	0.4
<i>Theropithec.</i> <i>oswaldi oswaldi</i>	Afar/Early Pleistocene	5	7.4	0.7	5	9.1	0.8	6	7.9	0.6
<i>Theropithec.</i> <i>oswaldi leakeyi</i>	Afar/Middle Pleistocene	4	8.0		4	10.6		2	9.8	
<i>Theropithec.</i> <i>atlanticus</i>	Ahl al Oughlam/Middle Pleistocene	1	8.6		1	9.4		2	10.3	
<i>Theropithec.</i> <i>brumpti</i>	Koobi Fora/Plio-Pleistocene	3	6.4		3	7.1		3	7.2	
<i>Chlorocebus aethiops</i> M	extant	21	4.0	0.4	25	4.3	0.6	27	4.3	0.3
<i>Chlorocebus aethiops</i> F	extant	11	3.6	0.4	20	3.9	0.5	19	3.9	0.4
<i>Colobus polykomos</i> M	extant	49	5.3	0.6	48	5.6	0.5	47	5.2	0.3
<i>Colobus polykomos</i> F	extant	29	5.1	0.3	29	5.4	0.5	28	5.1	0.3
<i>Lophocebus albigena</i> M	extant	30	5.4	0.5	29	5.8	0.3	30	4.7	0.3
<i>Lophocebus albigena</i> F	extant	28	4.9	0.3	29	5.4	0.3	29	4.5	0.3
<i>Papio cynocephalus</i> M	extant	31	7.3	0.6	33	7.9	0.5	34	7.7	0.4
<i>Papio cynocephalus</i> F	extant	31	6.5	0.4	32	7.2	0.5	32	7.1	0.4
<i>Theropithec.</i> <i>gelada</i> M	Ethiop. highlands/extant	25	6.8	0.7	28	7.2	0.4	12	7.2	0.4
<i>Theropithec.</i> <i>gelada</i> F	Ethiop. highlands/extant	11	6.2	0.4	24	6.7	0.4	8	7.0	0.3

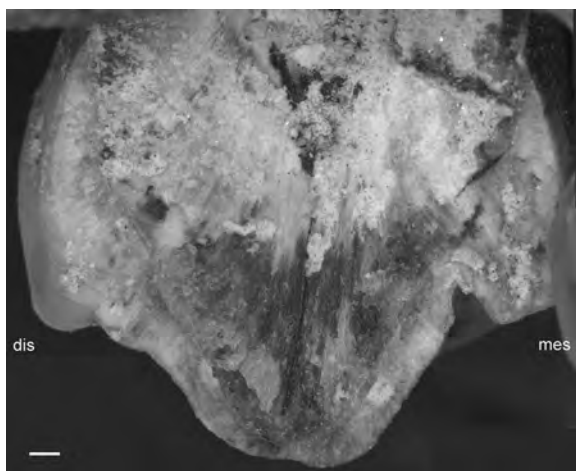


Fig. 5. SIM III-13-1. Buccal view of the naturally fractured upper P4 crown revealing the enamel thickness topographic variation. mes: mesial; dis: distal. Scale bar: 0.5 mm.

Fig. 5. SIM III-13-1. Vue buccale de la couronne de la P4 supérieure naturellement fracturée, révélant les variations topographiques d'épaisseur de l'émail. mes : mésial ; dis : distal. Échelle : 0.5 mm.

Frost and Delson, 2002; Frost et al., 2014; Gilbert and Frost, 2008; Harrison and Harris, 1996; Jablonski and Leakey, 2008; Rook et al., 2010), southern (Dechow and Singer, 1984; Delson, 1984, 1988; Delson, 1993), and northwestern Africa (Alemseged and Geraads, 1998; Dechow and Singer, 1984; Delson and Hoffstetter, 1993).

The moderately prognathic profile of SIM III-13-1 (facial angle of c. 50°) and its absolutely small and short canine alveolus are compatible with the condition seen in likely female specimens attributed to *T. o. oswaldi* (spec. SK 561 from Swartkrans) and *T. o. darti* (spec. M 3073 from Makapansgat), as well as in *Cercopithecoides williamsi* (spec. STS 394A from Sterkfontein) (Fig. 6A). Also, given its lack of maxillary fossa and ridges (relatively flat and smooth maxillary outline), SIM III-13-1 is similar to the morphology of extant *T. gelada*, *Macaca fascicularis*, *Colobus guereza*, *Chlorocebus aethiops* and *Lophocebus albigena*, but distinct from that of *Papio anubis* where, in association with a maxillary ridge running along the muzzle dorsum from the line of the canine eminence to the origin of the muzzle below the infraorbital margin, a relatively deep fossa extending just behind the canine to the level of the third molar is commonly found (Jablonski, 2002; Szalay and Delson, 1979).

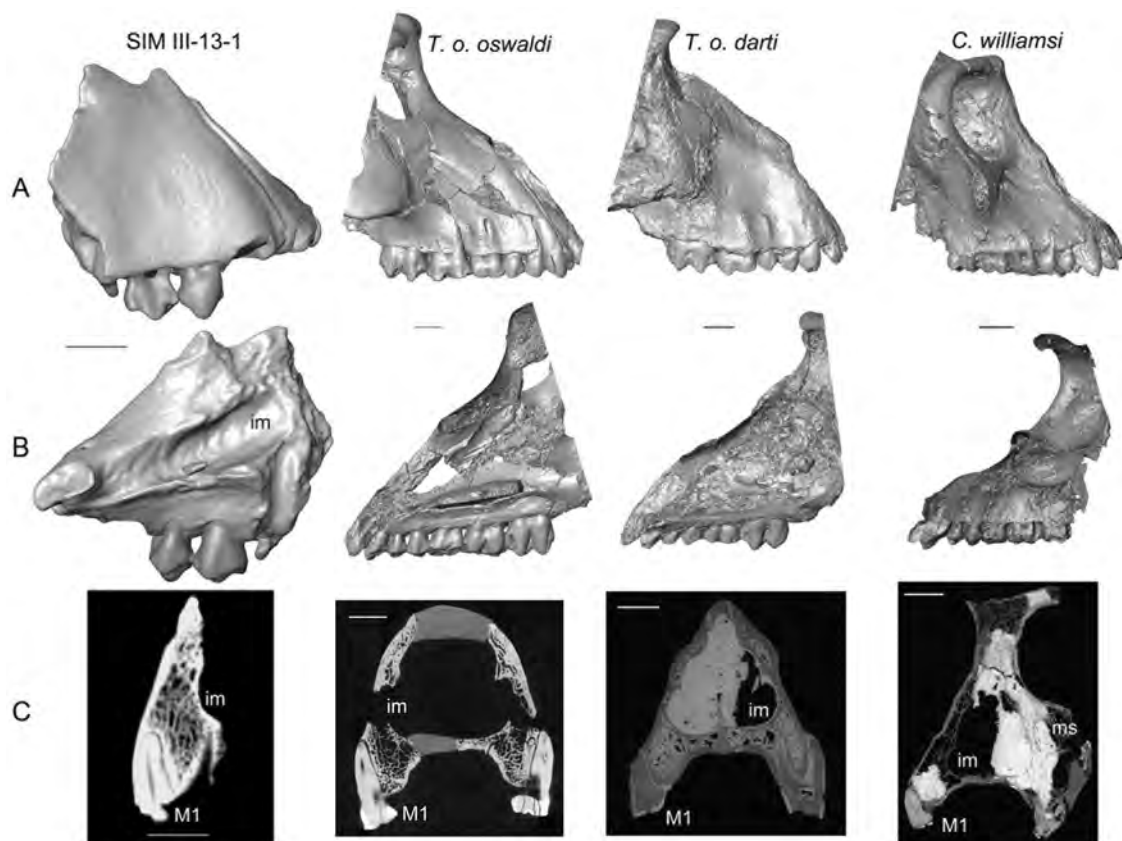


Fig. 6. (Color online). Outer and inner morphology of SIM III-13-1 compared to three South African Plio-Pleistocene specimens representing *Theropithecus oswaldi oswaldi* (SK 561 from Swartkrans), *T. o. darti* (M 3073 from Makapansgat) and *Cercopithecoides williamsi* (STS 394A from Sterkfontein). Lateral (A) and medial (B) aspects of the maxillary region; CT-based coronal section through the M1 mesial root (C). im: Inferior meatus; ms: maxillary sinus. Scale bars: 1 cm.

Fig. 6. (Couleur en ligne). Morphologies externe et interne de SIM III-13-1, comparées à celles de trois spécimens sud-africains du Plio-Pléistocène représentant *Theropithecus oswaldi oswaldi* (SK 561 de Swartkrans), *T. o. darti* (M 3073 de Makapansgat) et *Cercopithecoides williamsi* (STS 394A de Sterkfontein). Aspects latéral (A) et médial (B) de la région maxillaire; section coronale par CT passant par la racine mésiale de la M1 (C). im: Méat inférieur; ms: sinus maxillaire. Échelles: 1 cm.

(Figs. 6A and 7A). However, because of its sex-related variable degree of expression observed in extant baboon taxa (Dechow and Singer, 1984), this feature is of only modest diagnostic value in taxonomic assessments.

The lack of a maxillary sinus in SIM III-13-1 (Fig. 6C) is shared with fossil and extant *Theropithecus*, *Papio*, *Chlorocebus*, *Lophocebus* and *Colobus* species, whereas this structure, while variably positioned and developed, is commonly present in South and East African forms of *Cercopithecoides* and in extant *Macaca* (Kuykendall and Rae, 2008; Nishimura et al., 2007; Rae, 2008) (Figs. 6B–C and 7B–C).

The well-preserved P3 from Simbiro exhibits a proportionally large and elevated protocone, a paraloph between the two cusps separating a small mesial fovea, and a larger trigon basin, features also partially preserved on the P4. This condition, which is clearly distinct from the morphology seen in Colobinae members (Delson, 1973, 1975; Swindler, 2002), is similar to that displayed by extinct *Theropithecus* taxa, even if the columnar aspect of the protocone and the enamel infolding are usually expressed to a greater extent in this latter genus (Jablonski, 1993;

Jolly, 1972). More importantly, both premolar crowns in SIM III-13-1 show a fully developed mesial and distal cleft on their lingual aspect (Fig. 4), a morphological combination typical of *Theropithecus* but absent in other papionin taxa, where only a distolingual cleft is commonly found (Delson, 1973; Swindler, 2002).

Comparative P3 and P4 crown dimensions measured in the specimen from Simbiro and in a number of extinct and extant cercopithecoids are summarized in Table 1 and the related adjusted Z-scores shown in Fig. 8. The diameters of SIM III-13-1 exceed the estimates reported for fossil *P. hamadryas* (*P. hamadryas* ssp.), extant and extinct colobine species (Col. cf. *angolensis* and *Col. polykomos*), and the *Lophocebus* and *Chlorocebus* specimens/samples included in this study. They also exceed the male values of some extant papionins, such as *T. gelada* and *P. cynocephalus*. Conversely, the diameters are compatible with the size variation range expressed by fossil *Theropithecus* taxa (Fig. 8), the closest fit being the Early Pleistocene *T. o. oswaldi* sample from the Afar region (Frost, 2001).

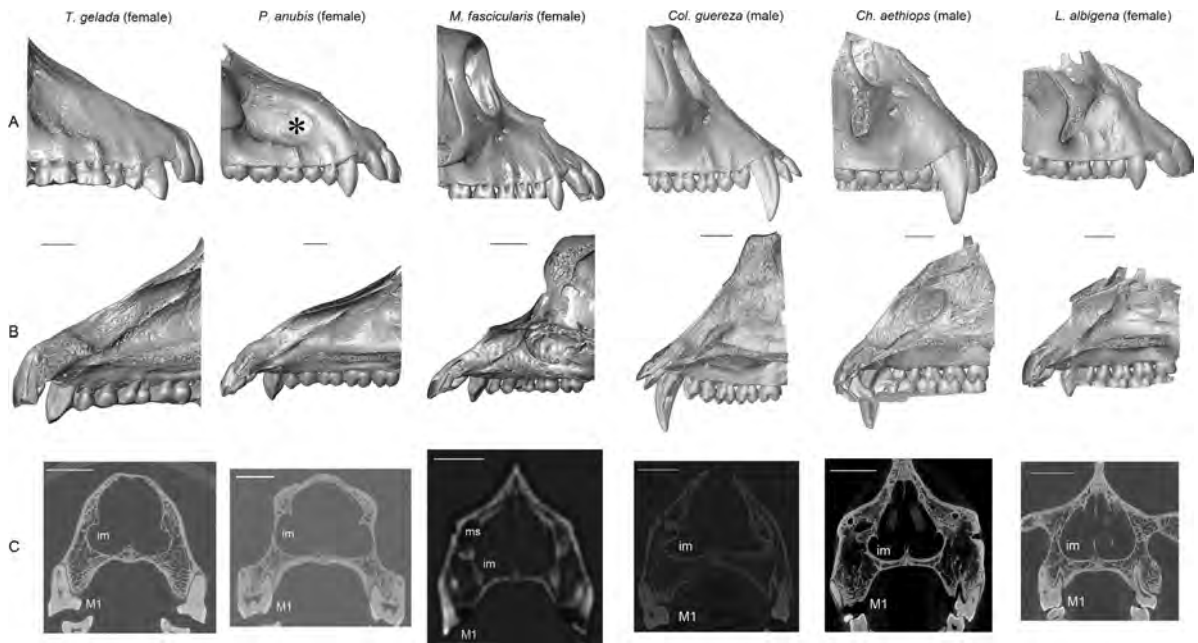


Fig. 7. Comparative outer and inner morphology of the maxillary region in six cercopithecoid specimens representing extant *Theropithecus gelada*, *Papio anubis*, *Macaca fascicularis*, *Colobus guereza*, *Chlorocebus aethiops*, *Lophocebus albigena*. Lateral (A) and medial (B) aspects; CT-based coronal section through the first molar (M1). In the *P. anubis* representative, the position of the maxillary fossa is indicated by a black asterisk. im: inferior meatus; ms: maxillary sinus. Scale bars: 1 cm.

Fig. 7. Morphologies comparatives externe et interne de la région maxillaire chez six spécimens cercopithécoïdes actuels, représentant *Theropithecus gelada*, *Papio anubis*, *Macaca fascicularis*, *Colobus guereza*, *Chlorocebus aethiops*, *Lophocebus albigena*. Aspects latéral (A) et médial (B); section coronale par CT passant par la racine mésiale de la M1 (C). Chez le représentant de *P. anubis*, la position de la fosse maxillaire est indiquée par un astérisque noir. im : méat inférieur ; ms : sinus maxillaire. Échelles : 1 cm.

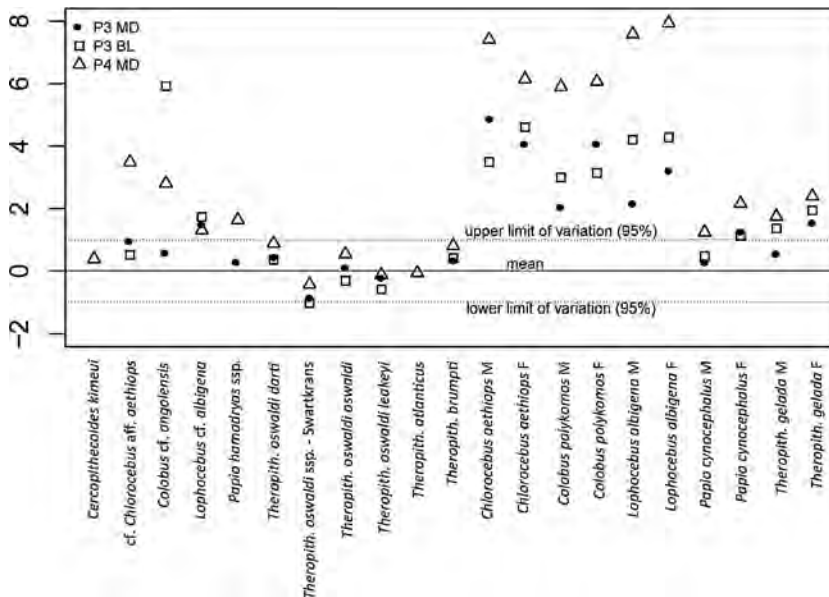


Fig. 8. Adjusted Z-scores of the upper P3 and P4 mesiodistal (MD) and buccolingual (BL) crown diameters in SIM III-13-1 compared to the figures from eleven Plio-Pleistocene and five extant cercopithecoid specimens/samples (see Table 1). M, male; F, female.

Fig. 8. Écartés réduits ajustés des diamètres méso-distal (MD) et bucco-lingual (BL) des P3 et P4 supérieures de SIM III-13-1, comparés à ceux de onze spécimens/échantillons cercopithécoïdes du Plio-Pléistocène et actuels (voir Tableau 1). M, mâle ; F : femelle.

Table 2

Comparative estimates of crown tissue proportions (a, b, EDJL) and enamel thickness (AET, RET and maximum linear thickness) assessed in the P4 of SIM III-13-1, in two South African Plio-Pleistocene specimens and in four representatives of extant cercopithecoids. See the text (section 3) for the meaning of the variables. M, male; F, female.

Tableau 2

Estimations comparatives des proportions des tissus de la couronne (a, b, EDJL) et de l'épaisseur de l'émail (AET, RET et épaisseur linéaire maximale), évaluées pour la P4 de SIM III-13-1, chez deux spécimens sud-africains du Plio-Pléistocène et chez quatre représentants actuels de cercopithécoïdes. Voir le texte (section 3) pour la définition des variables. M, mâle ; F, femelle.

Specimen/taxon	Location/chronology	a (mm ²)	b (mm ²)	EDJL (mm)	AET (mm)	RET	ET max. (mm)
SIM III-13-1	Simbiro/late Early Pleisto.	11.3	28.5	16.4	0.7	12.9	1.6
<i>Theropithec. oswaldi oswaldi</i> (SK 561)	Swartkrans Mem. 1/Early Pleisto.	9.5	23.9	17.7	0.5	11.0	0.9
<i>Theropithec. oswaldi darti</i> (M 3073)	Makapansgat Mem. 4/Plio.-Pleisto.	8.6	23.0	15.6	0.6	11.5	1.0
<i>Theropithec. gelada</i> M	Ethiop. highlands/extant	7.5	17.7	12.9	0.6	13.9	1.0
<i>Papio cynocephalus</i> F	Congo/extant	7.5	13.2	11.8	0.6	17.4	1.0
<i>Colobus guereza</i> M	Congo/extant	4.0	11.2	10.0	0.4	12.0	0.5
<i>Chlorocebus aethiops</i> M	Senegal/extant	3.1	8.0	8.9	0.4	12.4	0.9
<i>Lophocebus albigena</i> F	Cameroon/extant	5.2	10.0	9.1	0.6	18.1	1.1

Both premolars of the *T. cf. oswaldi* maxillary specimen collected at the site of Garba XII, few kilometres apart from Simbiro in the Melka Kunture area (Fig. 1B), exhibit larger crown dimensions than measured in SIM III-13-1 (Geraads, 1979; Geraads et al., 2004a) (Table 1), but comparable proportions and very similar occlusal morphology (Geraads, 1979: planche I, fig. 1).

To the best of our knowledge, comprehensive information on enamel thickness topographic variation assessed in the upper P4s of nonhominin primate taxa is not available. For the specific purposes of the present study, comparative estimates of crown tissue proportions and enamel thickness (AET and RET) assessed in the SIM III-13-1's P4 and in a limited number of South African fossil (*T. o. oswaldi* and *T. o. darti*) and extant African cercopithecoids (*T. gelada*, *P. cynocephalus*, *Col. guereza*, *Ch. aethiops*, *L. albigena*) are shown in Table 2. Despite our very limited comparative framework, we note that the specimen from Simbiro displays the highest value for the maximum linear enamel thickness (1.6 mm measured on the distal aspect). More interestingly, combined enamel thickness values in SIM III-13-1, including the scale-free RET, which indicates intermediate-thin enamel compared to other papionins (Kay, 1981; Swindler and Beynon, 1993), fit the estimates obtained for the two fossil *Theropithecus* and the living gelada specimen (Table 2).

5. Conclusive remarks

The absence of maxillary sinus and the presence of a well-developed protocone on both premolars exclude SIM III-13-1 from representing a fossil colobine (Kuykendall and Rae, 2008; Rae, 2008; Swindler, 2002) but rather indicate affinities with the Papionini tribe. The specimen from Simbiro also shows marked mesial and distal clefts running sub-vertically along the lingual aspect of both premolars, as typically found in the genus *Theropithecus* (Delson, 1973; Jolly, 1972). In our comparative analysis, this affinity is also supported by measures of the premolar and molar crown dimensions, as well as by the assessment of the enamel thickness of the P4 crown.

Previous research in the Melka Kunture site area provided the distal portion of a lower M3 crown (GAR

IVD-74-7596) and a right maxillary fragment (GAR XIIJ-78-1952) bearing the erupting P3 and P4 and the M1 in functional occlusion (Geraads, 1979; Geraads et al., 2004a). The M3 crown comes from the D level of Garba IV (the "Garba IV excavation datum", in Morgan et al., 2012: fig. 2 C), sandwiched between the $<1.719 \pm 0.199$ Ma *Grazia* tuff and a $<1.429 \pm 0.029$ Ma overlying tuff, while the maxillary fragment, penecontemporaneous with SIM III-13-1, comes from a late Early Pleistocene level at Garba XII which underlies a tuff dated to 0.772 ± 0.091 Ma (Morgan et al., 2012). Both specimens were originally attributed to *Theropithecus* (*Simopithecus*) *brumpti* or *oswaldi* (Geraads, 1979). However, given that the former taxon is essentially known from deposits of the Omo Valley and the Turkana Basin (Jablonski, 2002; Leakey, 1993), while the second is widely spread in the African Early-Middle Pleistocene, a more likely attribution to *T. cf. oswaldi* has been proposed (Geraads et al., 2004a). Accordingly, based on the currently available evidence, we also preliminary allocate the specimen SIM III-13-1 to *Theropithecus* sp. cf. *oswaldi* Andrews, 1916.

Besides enlarging the scanty Catarrhine fossil record from the Ethiopian highlands, the interest of the cercopithecoid from Simbiro is twofold: together with the late Early Pleistocene specimen from Garba XII and the c. 1 Ma old cranial fragment UA-463 from Uadi Aalad, Buia, Eritrea (Rook et al., 2010), SIM III-13-1 likely documents one of the last occurrences of *Theropithecus* cf. *oswaldi* in East Africa (Jablonski, 1993; Jablonski and Frost, 2010; Rook et al., 2010). Additionally, given that *Theropithecus* fossils in Quaternary African deposits are often associated with remains belonging to the genus *Homo* (Rook et al., 2010), the presence of spread lithic industry and of relatively well preserved mammal remains at Simbiro III strengthens the possibility of recovering in the future some human fossil specimens in this promising but still poorly explored fossiliferous area at Melka Kunture.

Besides the 1.2–1.6 Ma isolated calcaneus likely representing *Theropithecus* from Ubeidiya, Israel (Belmaker, 2010), a few late Early Pleistocene remains sampling this large-bodied cercopithecine taxon are known also from extra-African deposits. In Spain, associated to some taxonomically controversial tooth and postcranial remains

(Ferrández-Cañadell et al., 2014; Gibert et al., 1995; Martínez-Navarro et al., 2005, 2008), a maxillary P4 of *T. oswaldi leakeyi* was recently reported from Cueva Victoria (Ferrández-Cañadell et al., 2014). While its crown is elongated mesiodistally compared to SIM III-13-1 (9.5 vs. 8.8 mm), it is morphologically similar to the Ethiopian specimen because of the presence of two clefts on both sides of the lingual protocone pillar and of a paraloph between the two cusps. Additionally, the c. 1 Ma old *T. oswaldi delsoni* maxilla preserving two molar teeth from the Mirzapur area (Delson, 1993; Gupta, 1977) shows that, at the same time, the genus occurred also in the north-eastern part of the Indian subcontinent.

African papionins, particularly *Theropithecus*, have been historically used as reference model for assessing different aspects of early hominin biohistory. Indeed, valuable ecological, biogeographical and evolutionary information has been inferred from the cercopithecoid fossil record based on the evidence that monkey taxa underwent selection pressures and radiations similar to those associated with early hominins, thus mirroring, to some extent, the population structural patterns, migration dynamics and speciation events occurred in hominin evolution (e.g., Elton, 2006; Jolly, 1970, 2001; Kopp et al., 2014; Strait and Wood, 1999; Turner and Wood, 1993). Therefore, besides contributing to the reconstruction of catarrhine paleobiodiversity and time-related adaptive trends, the discovery and accurate identification of new cercopithecoid fossil specimens from well-constrained geo-chronological contexts also add to our comprehension of hominin evolution.

Acknowledgments

This study was developed within the activities of the Italian Archaeological Mission at Melka Kunture and Balchit directed by M. Mussi and supported by a “Grandi Scavi di Ateneo” grant from the University of Rome La Sapienza to M. Mussi and A. Coppa, and by a “Missioni archeologiche, antropologiche, etnologiche” grant of the Italian Ministry for Foreign Affairs. Permission for fieldwork in the area of Melka Kunture, access to the collections and authorization for performing the CTscan record of the fossil specimen detailed in this study (SIM III-13-1) were provided by the Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage (ARCCCH) of the Federal Democratic Republic of Ethiopia. We are especially grateful to Y.D. Tsegaye, General Director of ARCCCH, Y. Yilma, Collection directorate, and Y. Assefa (Dept. of Paleoanthropology). Paleoanthropological research was also supported by the French CNRS. Based on a high resolution original microtomographic record, the comparative study of SIM III-13-1 benefited from the support to the laboratory AMIS of Toulouse, of the Center of Research and Higher Education (PRES) of Toulouse, the Midi-Pyrénées Region, the French Ministry of Foreign Affairs, the National Research Foundation (NRF), the Department of Science and Technology (DST) of South Africa, the French FERMaT Midi-Pyrénées Federation (FR3089). The CT record at the Wudassie Diagnostic Centre of Addis Ababa was realized thanks to the collaboration assured by D. Hailu (managing director). At Simbiro, B.E.R., C.Z., and R.M. performed the paleontological

and paleoanthropological survey and collected and identified the specimen SIM III-13-1. For field collaboration at Melka Kunture, we acknowledge F. Altamura, A. Cecili, D. De Rita, L. Di Bianco, R.T. Melis, M. Mussi. In particular, we thank F. Altamura and R.T. Melis for information about the stratigraphy of Simbiro. For access to comparative primate specimens/collections in their care, we acknowledge J. Cuisin and C. Lefèvre (Paris), G. Fleury (Toulouse), E. Gilissen (Tervuren), S. Potze (Pretoria), W. Wendelen (Tervuren), B. Zipfel (Johannesburg). For microtomographic acquisitions of comparative materials, we are indebted to F. de Beer, L. Bam and J. Hoffman (Pretoria), K. Carlson and T. Jashashvili (Johannesburg), G. Clément and M. Garcia-Sanz (Paris), B. Duployer and C. Tenaillieu (Toulouse). J. Dumoncel and D. Ginibriere (Toulouse) provided methodological support and contributed to data processing. For scientific discussion, we are especially grateful to E. Delson (New York), C.C. Gilbert (New York), N. Jablonski (University Park), F. Thackeray (Johannesburg), and especially to J.L. Heaton (Birmingham), B. Martínez-Navarro (Tarragona), and L. Rook (Florence).

References

- Alemseged, Z., Geraads, D., 1998. *Theropithecus atlanticus* (Thomas, 1884) (Primates: Cercopithecidae) from the Late Pliocene of Ahl al Oughlam, Casablanca, Morocco. *J. Hum. Evol.* 34, 609–621.
- Bailloud, G., 1965. Le gisement paléolithique de Melka-Kontouré. *Cahier n°1. Institut éthiopien d'archéologie, Addis Abeba*.
- Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Bam, L., Hoffman, J., De Beer, F., Braga, J., 2014. Full sequence dating of South African early hominins units based on new cercopithecoid chronological markers. *Am. J. Phys. Anthropol.* 153 (suppl. 58), 74 (abstract).
- Belmaker, M., 2010. The presence of large cercopithecine (cf. *Theropithecus* sp.) in the 'Ubeidiya formation (Early Pleistocene, Israel). *J. Hum. Evol.* 58, 79–89.
- Bocherens, H., Koch, P.L., Mariotti, A., Geraads, D., Jaeger, J.J., 1996. Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{18}O) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios* 11, 306–318.
- Bonnefille, R., 1976. Végétations et climats des temps oldowayens et acheuléens à Melka-Kunturé (Éthiopie). In: C.N.R.S. (Ed.), *L'Éthiopie avant l'Histoire*. CNRS, Paris, pp. 55–71.
- Chavaillon, J., Berthelet, A., 2004. The archaeological sites of Melka Kunture. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 25–80.
- Chavaillon, J., Coppens, Y., 1986. Nouvelle découverte d'*Homo erectus* à Melka Kunturé (Éthiopie). *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 303, 99–104.
- Chavaillon, J., Piperno, M., 2004a. *Studies on the Early Paleolithic Site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence.
- Chavaillon, J., Piperno, M., 2004b. History of excavations at Melka Kunture. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic Site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 3–23.
- Chavaillon, J., Brahami, C., Coppens, Y., 1974. Première découverte d'Hominidé dans l'un des sites acheuléens de Melka Kunturé (Éthiopie). *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 278, 3299–3302.
- Chavaillon, J., Chavaillon, N., Coppens, Y., Senut, B., 1977. Présence d'Hominidé dans le site oldowayen de Gomboré I à Melka Kunturé, Éthiopie. *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. D* 285, 961–963.
- Chavaillon, J., Hours, F., Coppens, Y., 1987. Découverte de restes humains fossiles associés à un outillage acheuléen final à Melka-Kunturé (Éthiopie). *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. II* 304, 539–542.
- Condemi, S., 2004. The Garba IV E mandible. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 687–701.
- Coppens, Y., 2004. The hominids of Melka Kunture. Some general reflections. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 685–686.

- Dean, M.C., Wood, B., 2003. A digital radiographic atlas of great apes skull and dentition. In: Bondioli, L., Macchiarelli, R. (Eds.), *Digital Archives of Human Paleobiology*. ADS Solutions, Milan, CD-ROM.
- Dechow, P.C., Singer, R., 1984. Additional fossil *Theropithecus* from Hopefield, South Africa: a comparison with other African sites and a reevaluation of its taxonomic status. *Am. J. Phys. Anthropol.* 63, 405–435.
- Delson, E., 1973. Fossil Colobine Monkeys of the circum-Mediterranean Region and the Evolutionary History of the Cercopithecidae (Primates, Mammalia). PhD dissertation. Columbia University, New York.
- Delson, E., 1975. Evolutionary History of the Cercopithecidae. In: Szalay, F.S. (Ed.), *Approaches to Primate Paleobiology*. Karger, Basel, pp. 167–217.
- Delson, E., 1984. Cercopithecoid biochronology of the African Plio-Pleistocene: Correlation among eastern and southern hominid-bearing localities. *Cour. Forsch. Inst. Senck.* 69, 199–281.
- Delson, E., 1988. Chronology of South African australopithecine sites. In: Grine, F.E. (Ed.), *Evolutionary History of the Robust Australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 317–325.
- Delson, E., 1993. *Theropithecus* fossils from Africa and India and the taxonomy of the genus. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 157–189.
- Delson, E., Hoffstetter, R., 1993. *Theropithecus* from Ternifine, Algeria. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 191–208.
- Eisenhart, W.L., 1974. The fossil cercopithecoids of Makapansgat and Sterkfontein. PhD Dissertation. Harvard College.
- Elton, E., 2006. Forty years on and still going strong: the use of hominid-cercopithecoid comparisons in paleoanthropology. *J. R. Anthropol. Inst.* 12, 19–38.
- Ferrández-Cañadell, C., Ribot, F., Gibert, L., 2014. New fossil teeth of *Theropithecus oswaldi* (Cercopithecoidea) from the Early Pleistocene at Cueva Victoria (SE Spain). *J. Hum. Evol.* 74, 55–66.
- Freedman, L., 1957. The fossil Cercopithecoidea of South Africa. *Ann. Transv. Mus.* 2, 121–262.
- Frost, S.R., 2001. Fossil Cercopithecidae of the Afar Depression, Ethiopia: Species Systematics and Comparison to the Turkana Basin. PhD dissertation. City University of New York, New York.
- Frost, S.R., 2007. Fossil Cercopithecidae from the Middle Pleistocene Dawaitoli Formation, Middle Awash Valley, Afar Region, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134, 460–471.
- Frost, S.R., Alemseged, Z., 2007. Middle Pleistocene fossil Cercopithecidae from Asbole, Afar Region, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 53, 227–259.
- Frost, S.R., Delson, E., 2002. Fossil Cercopithecidae from the Hadar Formation and surrounding areas of the Afar Depression, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 43, 687–748.
- Frost, S.R., Jablonski, N.G., Haile-Selassie, Y., 2014. Early Pliocene Cercopithecidae from Woransa-Mille (Central Afar, Ethiopia) and the origins of the *Theropithecus oswaldi* lineage. *J. Hum. Evol.* 76, 39–53.
- Gallotti, R., 2013. An older origin for the Acheulean at Melka Kunture (Upper Awash, Ethiopia): techno-economic behaviours at Garba IVD. *J. Hum. Evol.* 65, 594–620.
- Gallotti, R., Collina, C., Raynal, J.-P., Kieffer, G., Geraads, D., Piperno, M., 2010. The early Middle Pleistocene site of Gombore II (Melka Kunture, Upper Awash, Ethiopia) and the issue of Acheulean bifacial shaping strategies. *Afr. Archaeol. Rev.* 27, 291–322.
- Gallotti, R., Raynal, J.P., Geraads, D., Mussi, M., 2014. Garba XIII (Melka Kunture, Upper Awash, Ethiopia): a new Acheulean site of the late Lower Pleistocene. *Quat. internat.* 343, 17–27.
- Geraads, D., 1979. La faune des gisements de Melka-Kunturé (Éthiopie) : artiodactyles, primates. *Abbay* 10, 21–49.
- Geraads, D., 1985. La faune des gisements de Melka-Kunturé (Éthiopie). In: *Fondation Singer-Polignac* (Ed.), *L'Environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène*. Masson, Paris, pp. 165–174.
- Geraads, D., Alemseged, Z., Reed, D., Wynn, J., Roman, D.C., 2004b. The Pleistocene fauna (other than Primates) from Asbole, lower Awash Valley, Ethiopia, and its environmental and biochronological implications. *Geobios* 37, 697–718.
- Geraads, D., Eisenmann, V., Petter, G., 2004a. The large mammal fauna of the Oldowan sites of Melka Kunture. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 169–192.
- Gibert, J., Ribot, F., Gibert, L., Leakey, M., Arribas, A., Martínez, B., 1995. Presence of the cercopithecoid genus *Theropithecus* in Cueva Victoria (Murcia, Spain). *J. Hum. Evol.* 28, 487–493.
- Gilbert, W.H., Frost, S.R., 2008. Cercopithecidae. In: Gilbert, W.H., Asfaw, B. (Eds.), *Homo erectus*, Pleistocene Evidence from the Middle Awash Ethiopia. University of California Press, Berkeley, pp. 115–132.
- Grine, F.E., Spencer, M.A., Demes, B., Smith, H.F., Strait, D.S., Constant, D.A., 2005. Molar enamel thickness in the chacma baboon, *Papio ursinus* (Kerr 1762). *Am. J. Phys. Anthropol.* 128, 812–822.
- Gupta, V.J., 1977. Fossil cercopithecoid from the Lower Boulder Conglomerate Formation (Middle Pleistocene) of Mirzapur, Kharar Tehsil, District Ropar, Punjab. *Rec. Res. Geol. (Chandigarh)* 3, 450–452.
- Harrison, T., Harris, E.E., 1996. Plio-Pleistocene cercopithecids from Kanam East, western Kenya. *J. Hum. Evol.* 30, 539–561.
- Hivernel-Guerre, F., 1976. Les industries du Late Stone Age dans la région de Melka-Kunturé. In: Berhanou, A., Chavaillon, J., Sutton, R. (Eds.), *Actes du VII Congrès de Préhistoire et d'Études du Quaternaire*, 1971. Addis-Abeba, pp. 93–98.
- Jablonski, N.G., 1993. *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, 556 p.
- Jablonski, N.G., 2002. Fossil Old World monkeys: the Late Neogene radiation. In: Hartwig, W.C. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 255–299.
- Jablonski, N.G., Frost, S.R., 2010. Cercopithecoidea. In: Werdelin, L., Sanders, W.J. (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, pp. 393–428.
- Jablonski, N.G., Leakey, M.G., 2008. Koobi Fora Research Project, Vol. 6. The Fossil Monkeys. California Academy of Sciences, San Francisco, 469 p.
- Jolly, C.J., 1970. The seed-eaters: a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *Man* 5, 5–26.
- Jolly, C.J., 1972. The classification and natural history of *Theropithecus* (*Simopithecus*) (Andrews, 1916), baboons of the African Plio-Pleistocene. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Geol.* 22, 1–122.
- Jolly, C.J., 2001. A proper study for mankind: analogies from the papionin monkeys and their implications for human evolution. *Yearb. Phys. Anthropol.* 44, 177–204.
- Kay, R.F., 1981. The nut-crackers. A new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. *Am. J. Phys. Anthropol.* 55, 141–151.
- Kieffer, G., Raynal, J.-P., Bardin, G., 2004. Volcanic markers in coarse alluvium at Melka Kunture (Upper Awash, Ethiopia). In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 93–101.
- Kopp, G.H., Roos, C., Butynski, T.M., Wildman, D.E., Alagaili, A.N., Groenewald, L.F., Zinner, D., 2014. Out of Africa, but how and when? The case of hamadryas baboons (*Papio hamadryas*). *J. Hum. Evol.* 76, 154–164.
- Kuykendall, K.L., Rae, T.C., 2008. Presence of the maxillary sinus in fossil Colobinae (*Cercopithecoidea williamsi*) from South Africa. *Anat. Rec.* 291, 1499–1505.
- Leakey, M.G., 1993. Evolution of *Theropithecus* in the Turkana Basin. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 85–124.
- Macchiarelli, R., Mazurier, A., Illerhaus, B., Zanolli, C., 2009. *Ouranopithecus macedoniensis*: virtual reconstruction and 3D analysis of a juvenile mandibular dentition (RPI-82 and RPI-83). *Geodiversitas* 31, 851–863.
- Maier, W., 1972. The first complete skull of *Simopithecus darti* from Makapansgat, South Africa, and its systematic position. *J. Hum. Evol.* 1, 395–405.
- Martin, L., 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314, 260–263.
- Martínez-Navarro, B., Claret, A., Shabel, A.B., Pérez-Claros, J.A., Lorenzo, C., Palmqvist, P., 2005. Early Pleistocene 'hominid remains' from southern Spain and the taxonomic assignment of the Cueva Victoria phalanx. *J. Hum. Evol.* 48, 517–523.
- Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Shabel, A.B., Pérez-Claros, J.A., Lorenzo, C., Claret, A., 2008. Reply to Gibert et al. (2008) on the supposed human phalanx from Cueva Victoria (Cartagena, Spain). *J. Hum. Evol.* 54, 157–161.
- Morgan, L.E., Renne, P.R., Kieffer, G., Piperno, M., Gallotti, R., Raynal, J.-P., 2012. A chronological framework for a long and persistent archaeological record: Melka Kunture, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 62, 104–115.
- Mussi, M., Altamura, F., Macchiarelli, R., Melis, R.T., Spinapolice, E.E., 2014. Garba III (Melka Kunture, Ethiopia): a MSA site with archaic *Homo sapiens* remains revisited. *Quat. internat.* 343, 28–39.
- Nishimura, T.D., Takai, M., Maschenko, E.N., 2007. The maxillary sinus of *Paradolichopithecus sushkini* (Late Pliocene, southern Tajikistan) and its phyletic implications. *J. Hum. Evol.* 52, 637–646.
- Oussedik, O., 1976. Site de Simburro III à Melka-Kunturé. In: C.N.R.S. (Ed.), *L'Éthiopie avant l'Histoire*. CNRS, Paris, pp. 27–33.
- Piperno, M., Collina, C., Gallotti, R., Raynal, J.-P., Kieffer, G., Le Bourdonnec, F.-X., Poupeau, G., Geraads, D., 2009. Obsidian exploitation and utilization during the Oldowan at Melka Kunture (Ethiopia). In: Hovers,

- E., Braun, D.R. (Eds.), *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. Springer, Dordrecht, pp. 111–128.
- Puymerau, L., Bondioli, L., Engda, B., Mazurier, A., Macchiarelli, R., 2014. The Early Pleistocene human distal humerus from Gombore I, Melka Kunture (Upper Awash basin, Ethiopia). Cortical bone topography and structural organization. Intern. Symp. The African Human Fossil Record, Toulouse <http://www.tahfr.cnrs.fr>.
- Rae, T.C., 2008. Paranasal pneumatization in extant and fossil Cercopithecoidea. *J. Hum. Evol.* 54, 279–286.
- Raynal, J.-P., Kieffer, G., Bardin, G., 2004. Garba IV and the Melka Kunture Formation. A preliminary lithostratigraphic approach. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 137–166.
- Rook, L., Ghinassi, M., Libsekal, Y., Martínez-Navarro, B., Medin, T., Papini, M., 2010. Stratigraphic context and taxonomic assessment of the large cercopithecoid (Primates, Mammalia) from the late Early Pleistocene palaeoanthropological site of Buia (Eritrea). *J. Hum. Evol.* 59, 692–697.
- Sabatier, M., 1980–82. Les rongeurs des sites pléistocènes de Melka-Kunturé (Éthiopie). *Abbay* 11, 45–71.
- Senut, B., 1979. Comparaison des Hominidés de Gomboré IB et de Kanapoi : deux pièces du genre *Homo*? *Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris* 6, 111–117.
- Strait, D.S., Wood, B.A., 1999. Early hominid biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 9196–9200.
- Swindler, D.R., 2002. *Primate Dentition. An Introduction to the Teeth of non-Human Primates*. Cambridge University Press, Cambridge, 312 p.
- Swindler, D.R., Beynon, D.A., 1993. The development and microstructure of the dentition of *Theropithecus*. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 351–381.
- Szalay, F.S., Delson, E., 1979. *Evolutionary history of the Primates*. Academic Press, New York, 580 p.
- Taieb, M., 1967. Considérations géologiques préliminaires sur le Quaternaire de la vallée de l'Aouache. *Ann. Éthiopie* 7, 3–8.
- Tamrat, E., Thouveny, N., Maurice Taieb, M., Brugal, J.P., 2014. Magnetostratigraphic study of the Melka Kunture archaeological site (Ethiopia) and its chronological implications. *Quat. internat.* 343, 5–16.
- Turner, A., Wood, B., 1993. Taxonomic and geographic diversity in robust australopithecines and other Plio-Pleistocene larger mammals. *J. Hum. Evol.* 24, 147–168.
- Zanolli, C., Dean, M.C., Condemi, S., Assefa, Y., Endalamaw, M., Macchiarelli, R., 2014. The Early Pleistocene infant partial mandible Garba IV E, from Melka Kunture, Ethiopia. A CT-based 3D investigation of its inner structure. Intern. Symp. The African Human Fossil Record, Toulouse <http://www.tahfr.cnrs.fr>.
- Zilberman, U., Smith, P., Condemi, S., 2004a. Evidence for a genetic disorder affecting tooth formation in the Garba IV child. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 703–713.
- Zilberman, U., Smith, P., Piperno, M., Condemi, S., 2004b. Evidence of amelogenesis imperfect in an early African *Homo erectus*. *J. Hum. Evol.* 46, 647–653.

5. DISCUSSION

La description et la caractérisation des structures crânio-dentaires internes des cercopithécidés fossiles menées dans cette étude ont révélé des signaux complémentaires utiles à la fois pour la diagnose des taxons et pour la reconstruction de leur histoire évolutive. En résumant et combinant ces informations essentielles pour la compréhension de la paléobiodiversité des primates non humains au Plio-Pléistocène, nous apportons des éléments nouveaux aux débats autour de la situation taxinomique et phylogénétique des cercopithécidés africains. Au-delà des considérations inscrites dans le champ disciplinaire de la paléoprimatologie, l'étude de ces groupes fossiles constitue une source non négligeable de données pour la reconstruction du cadre chronologique, mais également des contextes paléoenvironnementaux et écologiques dans lesquels ont évolué les premiers hominins.

Les affinités morphologiques révélées par nos analyses pour chacun des taxons de cercopithécinés fossiles et actuels explorés sont résumées dans les Tableaux 5.1.-5.2. et détaillées dans le texte.

	UM3 émail	UM3 EDJ	LM3 EDJ	labyrinthe	architecture cérébrale	sillons cérébraux
(1) patrons mis en évidence	“colobines”	“colobines”, “ <i>Papio</i> fossiles+ <i>Parapapio</i> ”	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ”, “ <i>Gorgopithecus</i> + <i>Dinopithecus</i> ”	“papionines”, “colobines”	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ”, “papionines”, “colobines”	“papionines”, “colobines”
<i>Parapapio</i>	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ”	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ” (<i>Macaca</i> + <i>Papio</i>)	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ” (<i>Macaca</i>)	“papionines” (<i>Macaca</i>)	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ” (<i>Lophocebus</i>)	“papionines”
<i>Papio</i>	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ”	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ” (<i>Macaca</i> + <i>Papio</i>)	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ” (<i>Macaca</i>)	X	“ <i>Papio</i> fossiles + <i>Parapapio</i> ” (<i>Lophocebus</i>) “papionines” (<i>Theropithecus</i>)	“papionines”
(2)	<i>Theropithecus</i>	(<i>Theropithecus</i>)	spec. (<i>Theropithecus</i>)	“papionines”		spec.
<i>Dinopithecus</i>	X	X	“ <i>Gorgopithecus</i> + <i>Dinopithecus</i> ”	spec. (<i>Papio</i>)	X	X
<i>Gorgopithecus</i>	(<i>Theropithecus</i>)	(<i>Theropithecus</i>)	“ <i>Gorgopithecus</i> + <i>Dinopithecus</i> ” (+ <i>Theropithecus</i>)	X	X	X
<i>Cercopithecoides</i>	“colobines”	“colobines”	X	“papionines”+ “colobines”	“papionines”+ “colobines”	“papionines”+ “colobines”
(3) distribution géochronologique	X	X	Sterkfontein/Swartkrans	X	Makapansgat/ Sterkfontein+Taung	X

Tab. 5.1. Résumé des affinités et spécificités morphologiques détectées dans les taxons de cercopithécidés du Plio-Pleistocène sud-africain entre eux et par rapport aux genres actuels selon les variables de l'étude (2). La première ligne (1) liste les patrons (indiqués entre guillemets) mis en évidence pour chacune des variables en prenant en compte l'échantillon fossile et actuel. Les noms entre parenthèse signalent une affinité particulière des groupes fossiles avec un/des taxons actuels. La dernière ligne (3) présente les groupes discriminés en fonction des sites paléontologiques d'origine. UM3 : troisième molaire supérieure ; EDJ : interface émail-dentine ; LM3 : troisième molaire inférieure ; spec. : caractères spécifiques du/des taxons ; X : affinités/spécificités non détectées ; += et ; A/B : A distingué de B.

	UM3 émail	UM3 EDJ	LM3 EDJ	labyrinthe	architecture cérébrale	sillons cérébraux
discrimination large (tribus)			papionne/cercopithecine/colobine			
discrimination fine (genres)	X	<i>Theropithecus</i>	<i>Theropithecus</i>	<i>Lophocebus</i> , <i>Macaca</i>	<i>Theropithecus</i> , <i>Macaca</i>	<i>Theropithecus</i>
affinités entre les groupes	X	<i>Lophocebus</i> + <i>Cercocebus</i>	<i>Lophocebus</i> + <i>Cercocebus</i>	<i>Mandrillus</i> + <i>Cercocebus</i>	<i>Papio</i> + <i>Mandrillus</i> , <i>Cercocebus</i> + <i>Lophocebus</i>	<i>Papio</i> + <i>Mandrillus</i> + <i>Theropithecus</i>

Tab. 5.2. Résumé des affinités et patrons morphologiques détectées dans les taxons de cercopithécidés actuels selon les variables de l'étude.
 UM3 : troisième molaire supérieure ; EDJ : interface émail-dentine ; LM3 : troisième molaire inférieure ; X : affinités/spécificités non détectées ;
 += et ; A/B : A distingué de B.

5.1. Réévaluation du cadre taxinomique des spécimens fossiles

En adéquation avec la situation générale de la taxinomie des primates, le nombre d'espèces et l'attribution des spécimens fossiles de cercopithécidés sont principalement dépendants des paradigmes et théories en cours dans le champ disciplinaire (Groves, 2001). En considérant chacun des genres répertoriés dans les sites sud-africains du Plio-Pléistocène et échantillonnés dans notre étude, nous avons confronté nos résultats aux hypothèses en vigueur sur la situation taxinomique des taxons de cercopithécidés fossiles (détaillées dans la section 2.2.2.) pour tenter d'apporter des arguments objectifs aux débats sur ces questions fondamentales.

Les tests réalisés sur l'oreille interne sont peu concluants pour la discrimination des taxons au niveau générique et spécifique (Tab. 5.1.-5.2.). En revanche, les affinités caractérisées entre les groupes actuels démontrent clairement une distinction entre les sous-familles Colobinae et Cercopithecinae, et plus finement entre les tribus Cercopithecini et Papionini dans les analyses de morphométrie géométrique. Certaines variables mesurées mettent aussi en évidence un patron relativement stable pour la condition de cercopithécidés en général, comme par exemple les angles entre les composantes du labyrinthe osseux ou bien la position du canal latéral par rapport au canal postérieur, ou encore le nombre de tour de la cochlée. En l'absence de *outgroup* (groupe externe) il est cependant difficile de tester la spécificité de cette condition pour la famille de cercopithécidés par rapport aux autres groupes de catarrhiniens.

L'orientation des canaux semi-circulaires est un des paramètres de l'oreille interne supposé corrélés à la pratique de la locomotion, et traduit plus particulièrement l'agilité et la rapidité dans les déplacements (Malinzak *et al.*, 2012). Dans notre cas, l'absence de discrimination forte entre les taxons représentés pour cette variable est compatible avec des répertoires locomoteurs n'impliquant pas de modes de déplacements extrêmes (*e.g.*, grimpeurs lents, suspenseurs ; Malinzak *et al.*, 2012), notre échantillon comprenant principalement des spécimens terrestres, semi-terrestres et arboricoles quadrupèdes (Fleagle, 1999).

Au contraire, les variations dans l'endostructure des troisièmes molaires inférieures et supérieures et l'organisation cérébrale, en plus de reproduire une division efficace entre les sous-familles et tribus actuels, constituent une source intéressante de critères pour la discrimination des taxons fossiles que nous détaillons ci-après.

Comme souligné par Jolly (1993), la difficulté à quantifier et classer la variabilité actuelle de *Papio* amène à porter un regard critique sur notre compréhension de la paléobiodiversité des papionines fossiles, probablement biaisée par les informations limitées à notre disposition. L'exploration de l'organisation structurale interne des troisièmes molaires supérieures et inférieures et de l'endocrâne dans les assemblages fossiles de *Papio* et *Parapapio* conduite dans cette étude indique des conditions morphologiques très proches entre ces deux groupes. La quantification de la variabilité en réunissant les membres fossiles des deux genres atteste d'une importante homogénéité morphologique dans cet ensemble, qui contredit la tendance historique d'une division inter-générique et inter-spécifique des assemblages de Sterkfontein, Makapansgat et Swartkrans (Broom, 1940 ; Freedman, 1957, 1976 ; Freedman et Stenhouse, 1972 ; Eisenhart, 1974 ; Szalay et Delson, 1979 ; Delson, 1984 ; McKee, 1993b ; McKee et Keyser, 1994 ; McKee *et al.*, 1995 ; Jablonski, 2002 ; Berger *et al.*, 2002 ; Heaton, 2006 ; Gilbert, 2013). Ce résultat s'accorde avec la constatation de Freedman (1957) qui indique, dans sa définition du genre *Parapapio*, « Morphologically, the teeth are indistinguishable from those of the genus *Papio* » (p. 160). De même, Gilbert (2013) fait remarquer dans sa discussion portant sur la légitimité de l'attribution de *Papio izodi* au genre *Papio*, « In fact, it is quite possible that historical reasons are more responsible for many of the South African fossil papionin taxa retaining a *Papio* or *Parapapio* taxonomic classification rather than a more detailed consideration of morphology. » (p. 422). De plus, pour les espèces de *Parapapio*, de nombreuses études tendent à démontrer la faiblesse du modèle trichotomique proposé par R. Broom (*e.g.*, McKee, 1991 ; Thackeray et Myer, 2004 ; Williams *et al.*, 2007 ; Fourie *et al.*, 2008), même si d'autres suggèrent des comportements écologiques différents confortant la division taxinomique (Elton, 2001). Enfin, la possibilité de la coexistence d'espèces sympatriques dans un même environnement est difficile à concevoir, comme souligné par Brain (1981, p. 152) « it seems remarkable that three closely related species of *Parapapio* differing only in size, should have lived synchronously in the immediate vicinity of Sterkfontein and Makapansgat ».

Au sein de cet ensemble morphologique relativement homogène, nos analyses dentaires révèlent cependant des différences fines mais identifiables entre l'assemblage de *Papio robinsoni* de Swartkrans et les espèces de *Parapapio* de Sterkfontein, notamment dans la hauteur des cuspides. Cependant, ces variations morphologiques traduisent des tendances continues plutôt que des autapomorphies justifiant la création d'un genre ou d'une espèce

propre, puisqu'elles s'intègrent tout à fait dans la variabilité actuelle observée pour *Papio*. De telles observations ont déjà été notées dans le genre *Theropithecus*, où la morphologie occlusale des molaires se complexifie au cours du temps, de la sous-espèce *T. o. darti* à *T. o. oswaldi*, et ont donné lieu à l'hypothèse d'une seule lignée évolutive dont les membres sont regroupés sous l'espèce unique *Theropithecus oswaldi* et où chaque grade évolutif est associé à des sous-espèces chronologiques (Leakey, 1993). Ce parallèle *Theropithecus/Parapapio-Papio* est également intéressant à considérer dans le cas de la masse corporelle, qui suit une évolution analogue à la morphologie dentaire chez *Theropithecus* en augmentant graduellement dans la lignée. Or, pour les papionines sud-africains, le taxon *P. robinsoni* est considéré comme une espèce « large » en comparaison avec les membres de *Parapapio* chronologiquement plus anciens (Delson *et al.*, 2000).

En considérant la définition du genre donnée par Mayr *et al.* (1953) et Wood et Collard (1999), impliquant une dimension adaptative aux caractères qui relient les espèces entre elles sous la même appellation générique, peu d'arguments permettent de soutenir la distinction entre *Papio* et *Parapapio*, qui est établie principalement sur la proximité de certains spécimens avec le genre actuel de *Papio* et n'est pas liée à un contexte écologique à l'origine d'une spéciation adaptative (Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 2002 ; Heaton, 2006). De plus, les taxons de *Parapapio* et *Papio* ne remplissent pas non plus les critères de l'espèce qui impliquent la présence de caractères discriminants autapomorphiques qui relient les individus et les distinguent des autres espèces (Cracraft, 1983). En revanche, si l'assemblage fossile est rassemblé sous une même « unité évolutive » (*sensu* Bruner, 2013) contrainte par un cadre géographique (*i.e.*, Afrique du Sud) et temporel (*i.e.*, période du Plio-Pléistocène), l'hypothèse d'une espèce unique pourrait être considérée, modulée par des « chrono-taxons », à l'instar de la lignée de *Theropithecus*.

Concernant les deux autres taxons de *Papio*, *Papio izodi* et *Papio angusticeps*, nos échantillons étant relativement réduits pour ces groupes, il est difficile de poser un diagnostic. Cependant, la morphologie de l'EDJ de *Papio angusticeps*, au moins pour la troisième molaire inférieure, et de l'endocrâne pour *Papio izodi*, se rapprochent de la condition exprimée par le genre *Parapapio* de Sterkfontein. Un échantillon plus important est nécessaire pour confirmer ces résultats préliminaires.

Dans cette étude, nous n'avons pas été en mesure d'échantillonner l'oreille interne des représentants fossiles du genre *Papio* et donc de tester les variabilités respectives de *Papio* et *Parapapio* pour ce critère dans les assemblages fossiles sud-africains. De même, la condition

neuroanatomique fossile de *Papio* n'est représentée dans notre échantillon que par un seul spécimen.

Theropithecus

Dans notre étude, les spécimens fossiles du genre *Theropithecus* se distinguent très nettement des autres taxons de papionines fossiles et actuels par leur morphologie dentaire interne. Comme pour la morphologie externe, l'interface émail-dentine présente des autapomorphies propres à ce clade, en accord avec le statut dérivé accordé à ce caractère dans la littérature (Jolly, 1972 ; Szalay et Delson, 1979 ; Jablonski, 1993 ; Jablonski, 2002). En ce qui concerne la morphologie endocrânienne, seul le spécimen de *T. o. oswaldi* SK 561 a été efficacement discriminé des autres papionines fossiles. Néanmoins, les problèmes taphonomiques affectant l'unique spécimen inclus dans notre échantillon ne permettent pas de s'assurer de la fiabilité de ce résultat. En revanche, le patron sulcal de l'individu M 3073, attribué à *T. o. darti*, met en évidence un caractère typiquement relié au taxon fossile qui constitue un bon marqueur taxinomique (*i.e.*, morphologie du *suclus centralis* ; Falk, 1981). En plus de ces éléments, la description du spécimen est-africain SIM III-13-1, attribué à *Theropithecus*, a abouti à l'identification de critères nouveaux sur la structure interne des prémolaires, incluant l'épaisseur et la distribution de l'émail (Beudet *et al.*, 2015a). Alors que la caractérisation des patrons dentaires et neuroanatomiques a délivré des critères diagnostiques valables, la condition fossile de *Theropithecus* n'a pas pu être clairement discriminée de celles des autres taxons sur la seule base de l'oreille interne.

Cercopithecoides

Les deux spécimens M 3055 et STS 1039 attribués au taxon colobine fossile *C. williamsi* sont très proches de la condition actuelle de la tribu Colobini en termes d'organisation endostructurale des molaires supérieures et sont discriminés clairement des papionines fossiles. En revanche, la condition cérébrale des colobines, connue pour ses spécificités les distinguant des cercopithécines (Radinsky, 1974 ; Falk, 1978), n'est pas totalement reproduite par le taxon colobiné fossile *Cercopithecoides williamsi*, ce qui contribue à une discrimination seulement partielle de cette espèce par rapport aux papionines fossiles. Le rapprochement net de M 3055 avec *Colobus*, qui n'est pas suivi par les deux autres spécimens MP 3a (holotype) et MP 36, questionne l'homogénéité morphologique de *C. williamsi* à Makapansgat

(Eisenhart, 1974). En revanche, la caractérisation de l'oreille interne est inefficace pour discriminer et classer les spécimens de *Cercopithecoides williamsi*.

La possibilité d'une erreur d'attribution taxinomique pour MP 36 doit être considérée, puisque l'organisation sulcale de l'endocrâne démontre la présence d'un caractère diagnostique pour *T. o. darti* (courbure extrême inférieure du *sulcus centralis* ; Falk, 1981). En effet, Freedman (1957) signale que cet individu était tout d'abord associé à des restes fragmentaires de *T. o. darti*, puis a été attribué à *Pp. broomi* par Eisenhart (1974) avant d'être enfin assigné à *C. williamsi* (Fourie *et al.*, 2008). Par conséquent, une appartenance éventuelle à *Theropithecus* ne peut être écartée. Cette « erreur » taxinomique pourrait ainsi expliquer les résultats discordants de l'analyse des isotopes du carbone entre MP 3a et MP 36 et invaliderait de fait l'interprétation de deux populations distinctes de *C. williamsi* pour l'assemblage de Makapansgat basée sur ces deux spécimens (Fourie *et al.*, 2008). Cependant, la morphologie cérébrale générale ne décrit pas d'affinité particulière avec *Theropithecus*. La suggestion d'une réattribution taxinomique doit donc être approfondie avant toute décision définitive. Comme nous l'avons explicité précédemment, les données sur l'oreille interne ne sont pas promptes à fournir des critères diagnostiques fiables.

Gorgopithecus et *Dinopithecus*

Notre échantillon limité de *Gorgopithecus major* ne permet pas de tester pleinement des critères diagnostiques. En revanche, les affinités ténues mais identifiables révélées par la description de l'organisation interne de la troisième molaire supérieure de KA 192 et inférieure de KA 152 avec *Theropithecus* s'accordent avec la récente proposition d'un lien phylogénétique entre les deux taxons (Folinsbee, 2008). L'unique matériel dentaire de *Dinopithecus ingens* (troisième molaire inférieure, SK 404) se rapproche de la condition de *Gorgopithecus ingens*, une similarité précédemment remarquée pour la morphologie externe (Broom et Robinson, 1949b ; Freedman, 1957).

Dans un contexte comparatif regroupant à la fois des taxons de cercopithécidés fossiles et actuels, *Dinopithecus ingens*, représenté par SK 599 et SK 554, exprime une condition spécifique pour l'oreille interne, plus précisément au niveau des canaux semi-circulaires. Les deux spécimens inclus dans l'analyse représentant des sexes et âges différents (Freedman, 1957), ces critères semblent robustes. En revanche, des ressemblances ont été relevées entre *Dinopithecus ingens* et les représentants actuels de *Papio* dans les paramètres cochléaires. Étant donnée la valeur phylogénétique accordée à ces paramètres, et notamment à

la variable RECL et leur potentiel pour la détection des caractères homologues (Braga *et al.*, 2015), ces résultats pourraient ainsi traduire une proximité évolutive entre *Dinopithecus* et les *Papio* actuels (Szalay et Delson, 1979 ; Delson et Dean, 1993).

La question de la présence des mangabeys dans le registre fossile

Nos analyses révèlent ponctuellement des affinités entre les cercopithécidés fossiles et les mangabeys actuels (*Lophocebus* et *Cercocebus*), que ce soit au niveau dentaire (dent isolée du Membre B de Kromdraai B, STS 251, STS 563) ou de la conformation cérébrale (rapprochement entre les assemblages de Makapansgat avec *Lophocebus*). L'identification de *Cercocebus* sp. fossiles en Afrique du Sud a été notamment suggérée par Delson (1984, 1988) et Eisenhart (1974) dans les gisements de Kromdraai A, Swartkrans et Makapansgat. De plus, Heaton (2006) note également dans la morphologie des molaires des papionines de Sterkfontein certaines similarités avec le genre *Lophocebus*. Enfin, dans les spécimens de Taung classiquement reconnus comme appartenant à *Parapapio antiquus*, des similarités dans la morphologie crânio-dentaire externe avec *Cercocebus* ont été remarquées et ont conduit à la création d'un nouveau genre pour traduire cette proximité, *Procercocebus* (Gilbert, 2007a, 2013). Dans notre analyse, la condition cérébrale de *Pp. antiquus*, représentée par TP 8, ne révèle pas d'affinités particulières avec les genres *Mandrillus* et *Cercocebus* argumentant l'attribution au nouveau genre *Procercocebus*. Cependant, notre test se limite à un individu uniquement.

Considérations sur les taxons actuels

Selon les variables dentaires analysées dans ce travail, et également du labyrinthe osseux, les genres *Chlorocebus*, *Erythrocebus* et *Cercopithecus* montrent des similarités fortes qui s'approchent du degré d'affinité exprimée par les espèces d'un même genre dans les autres taxons. Or, les analyses génétiques révèlent une proximité phylogénétique entre *Chlorocebus aethiops*, *Erythrocebus patas* et *Cercopithecus lhoesti* et ces résultats ont conduit à la proposition de rassembler ces groupes sous le genre *Chlorocebus* (Groves, 2000 ; Tosi *et al.*, 2003). De même, des zones d'hybridation ont été rapportées au Kenya entre les espèces des genres *Chlorocebus pygerythrus* et *Cercopithecus mitis* (de Jong et Butynski, 2010). Néanmoins, il faut signaler que notre échantillon présente un déséquilibre majeur en termes

de représentativité avec seulement quelques spécimens attribués à *Erythrocebus* et *Cercopithecus* et un groupe plus large de *Chlorocebus*, qui pourrait biaiser nos conclusions.

L'étude du labyrinthe osseux des cercopithécidés actuels révèle un indicateur potentiel pour la caractérisation des espèces. Le rapport entre le grand et le petit rayon de la cochlée a été précédemment suggéré fortement corrélé aux basses fréquences (Manoussaki *et al.*, 2008) et cette relation pourrait mettre en évidence des capacités auditives différentes pour les colobines qui présentent une conicité plus faible par rapport aux autres taxons de cercopithécidés. Or, les colobines (et notamment *Col. guereza*, largement échantillonné ici) sont connus pour leur communication à longue distance basée sur différents modes de vocalisations (« rugissements ») selon le sens de l'appel (*e.g.*, copulation, définition du territoire). Ainsi, Oates *et al.* (2000), en plus de distinguer les espèces de colobinés sur la base de ces vocalisations, distinguent *Col. guereza* par ses fréquences relativement basses par rapport à l'espèce sympatrique *Col. angolensis* et relie cette particularité au type d'organisation sociale structurant la population autour d'un mâle dominant. Nos résultats pourraient concorder avec ce contexte éthologique ; cependant cette hypothèse doit être testée sur un échantillon plus large et il est nécessaire de savoir si un écart aussi faible entre les valeurs (en comparaison avec l'échantillon de Manoussaki *et al.*, 2008) est statistiquement suffisant pour induire une distinction dans les capacités auditives. Si cette corrélation s'avère fiable, des interprétations pourraient être proposées pour l'échantillon fossile.

5.2. Évolution des caractères et hypothèses phylogénétiques

Par comparaison avec la condition actuelle, la recherche de critères diagnostiques dans les assemblages fossiles des cercopithécidés sud-africains est propice à l'identification et la description de stades évolutifs des caractères exprimés par les taxons et à la construction de scénarios phylogénétiques. Dans cette section nous présentons comment nos résultats contribuent à une meilleure connaissance de la phylogénie des cercopithécidés africains et aux mécanismes conduisant à l'émergence des lignées évolutives d'un point de vu général, pour commencer, puis au cas-par-cas pour les genres considérés dans cette étude et suffisamment représentés pour autoriser des discussions de cet ordre. La situation des taxons actuels sera également discutée sur quelques points critiques.

Considérations générales

La distribution de l'émail sur la couronne des troisièmes molaires supérieures tend à suggérer une évolution des papionines d'une condition fossiles « intermédiaire/fine » d'épaisseur d'émail, avec un épaissement au niveau latéral, vers une distribution actuelle plus homogène d'un émail « intermédiaire/épais ». La piste d'une explication « adaptative » de ce trait est envisageable mais l'association directe de l'épaisseur de l'émail à un comportement alimentaire particulier reste complexe à mettre en application (*e.g.*, Dumont, 1995).

Les changements subtils dans la conformation de l'interface émail-dentine mis en évidence dans notre étude par la méthode des modèles déformables est compatible avec les analyses moléculaires réalisées en laboratoire pour simuler l'histoire évolutive des caractères dentaires chez les mammifères (Jernvall, 2000 ; Jernvall et Jung, 2000 ; Salazar-Ciudad et Jernvall, 2002). À notre connaissance, l'exploration des variations de l'interface émail-dentine des cercopithécidés actuels et fossiles a été menée dans de rares études qui argumentent cependant unanimement le caractère dérivé de la morphologie bilophodonte, caractéristique des molaires des cercopithécoïdes, par rapport aux autres taxons catarrhiniens (*e.g.*, Corruccini, 1987 ; Olejniczak *et al.*, 2004, 2007). Les études de Olejniczak *et al.* (2004, 2007) sur la caractérisation de la morphologie de l'interface émail-dentine sur des coupes 2D, même si avant tout élaborées pour distinguer les taxons au niveau des super-familles, révèlent déjà des patrons spécifiques pour les genres *Papio*, *Cercopithecus* et *Colobus*.

Les discussions sur la mise en place de la morphologie bilophodonte s'articulent, entre autre, autour de la question de la sélection de ce caractère au cours de l'évolution. Parmi les hypothèses, l'avantage conféré par le développement de lophes apparaît compatible avec l'émergence de comportements alimentaires de type folivore (Delson, 1975). Olejniczak *et al.* (2004) proposent une explication par des changements de conformation de l'interface émail-dentine à partir du plan basique des anthropoïdes. Un des tests suggérés pour corroborer cette hypothèse est l'identification d'un épaissement de l'émail au niveau des bassins occlusaux, qui serait la conséquence « mécanique » de l'augmentation de la hauteur des cuspides et de leur rapprochement bucco-lingual (cf. Figure 3 dans Olejniczak *et al.*, 2004). La visualisation de la distribution topographique de l'émail par des cartographies d'épaisseur réalisées dans notre étude tend effectivement à mettre en évidence une zone localement plus épaisse sur les lophes transversaux des troisièmes molaires supérieures des taxons actuels (cf. section 4.1.1.). Les cercopithécidés fossiles expriment partiellement cette condition, ce qui pourrait induire

une évolution encore en progression du patron bilophodonte entre les fossiles de la période Plio-Pléistocène et les populations actuelles.

L'évolution cérébrale des primates, et plus particulièrement des catarrhiniens, est marquée par une tendance générale vers la réduction du volume du bulbe olfactif, l'expansion de l'aire visuelle primaire, l'apparition du *sulcus centralis* et le plissement (gyrification) de la surface néocorticale qui débutent il y a 55 millions d'années (Radinsky, 1974, 1975). Le patron en forme de « grenouille » caractéristique des cercopithécoïdes (et également du genre *Cebus* chez les platyrrhiniens ; Radinsky, 1974) est quelque peu modifié dans les deux grandes sous-familles mais reste relativement stable (Connolly, 1950 ; Gonzales *et al.*, 2015). L'organisation neuroanatomique du fossile *Victoriapithecus*, qui précède temporellement la division entre les colobines et les cercopithécines, correspond à la première occurrence de ce morphotype altéré par la position supérieure des sillons latéral et temporal supérieur, qui marquent un épaississement important du lobe temporal inférieur (Gonzales *et al.*, 2015). Ce patron type des cercopithécinés est clairement identifié dans les assemblages du Plio-Pléistocène sud-africain par nos analyses et est modulé en fonction des attributions taxinomiques et/ou des localités (cf. *infra*).

Papio et Parapapio

La morphologie de la surface émail-dentine des troisièmes molaires supérieures et inférieures des assemblages fossiles de *Parapapio* et *Papio* converge avec celle de *Macaca* et également, dans une moindre mesure, des *Papio* actuels. Le genre *Macaca* est considéré comme proche du morphotype ancestral des papionines sur la base de la morphologie de la face et de la dentition (Delson, 1975 ; Szalay et Delson, 1979 ; Gilbert, 2013). Par conséquent, cette affinité morphologique induit un patron relativement primitif pour les papionines fossiles. Dans le cas des formes actuelles de *Papio*, le partage de caractères avec les taxons fossiles suggère une rétention des caractères ancestraux, aussi mis en évidence dans l'étude de Olejniczak *et al.* (2004). Au contraire, dans ce contexte, les conditions de *Theropithecus* et des mangabeys *Cercocebus* et *Lophocebus* apparaissent dérivées. De plus, l'interface émail-dentine des troisièmes molaires inférieures des papionines fossiles montrent deux morphotypes potentiels entre Sterkfontein Membre 4 et Swartkrans Membre 1, associés respectivement à *Parapapio* et *Papio*. L'ancienneté géologique des dépôts de Sterkfontein Membre 4 (biochronologie 2.4-2.8 Ma, datations absolues 2-2.6 Ma ; cf. section 2.2.1.) par rapport à ceux de Swartkrans Membre 1 (biochronologie 1.7 Ma, datations absolues 1.8-2.2

Ma ; cf. section 2.2.1.) concorde avec une morphologie plus proche du patron ancestral que représente *Macaca* pour les assemblages de Sterkfontein Membre 4.

En termes de conformation de l'oreille interne, les représentants du genre *Parapapio* se rapprochent davantage des papionines actuels que des autres groupes inclus dans l'analyse, et, plus précisément, montrent de nouveau des ressemblances avec *Macaca* pour plusieurs variables (angles, dimensions relatives et morphologie du labyrinthe osseux). Tout en prenant soin d'éviter un raisonnement circulaire, il est tentant d'inférer à partir de ces résultats une configuration « ancestrale » pour l'oreille interne de *Macaca* par rapport aux autres taxons actuels. À notre connaissance, l'état de ce caractère n'a jamais été testé auparavant et pourrait s'accorder avec les conclusions générales sur la morphologie dentaire et de la face (Delson, 1975 ; Szalay et Delson, 1979 ; Gilbert, 2013).

La tendance neuroanatomique globale des primates vers une expansion de l'aire visuelle primaire s'exprime également dans le registre fossile Plio-Pléistocène dans la mesure où notre échantillon de papionines fossiles *Parapapio* et *Papio* se distingue morphologiquement de la condition actuelle notamment par une réorganisation des lobes occipitaux, où est intégrée l'aire en question. Ces résultats indiquent ainsi que les processus évolutifs amorcés il y a 55 millions d'années par les premiers représentants de l'infra-ordre des Simiiformes décrit par Radinsky (1975) étaient encore en cours durant la période du Plio-Pléistocène. De plus, la distinction dans notre étude entre les spécimens fossiles de Sterkfontein Membre 4 (biochronologie 2.4-2.8 Ma, datations absolues 2-2.6 Ma ; cf. section 2.2.1.) et Taung (datations relatives 2.4-2.6 Ma ; cf. section 2.2.1.) par rapport aux dépôts de Makapansgat Membre 4 (datations relatives 3 Ma ; cf. section 2.2.1.) suppose une discrimination fine entre les stades évolutifs pour ce caractère. Ce constat argumente potentiellement l'hypothèse d'une lignée *Parapapio-Papio* divisée en « chrono-taxons », mais nécessite davantage de tests avant de formuler une telle hypothèse taxinomique.

L'identification d'affinités entre les papionines fossiles sud-africains et les genres actuels *Lophocebus* et *Cercocebus* que nous avons abordé précédemment reste difficilement interprétables devant les faibles connaissances actuelles sur l'histoire évolutive de ce groupe et les rares représentants fossiles (Delson, 1975 ; Frost, 2001 ; Jablonski et Leakey, 2008). Les analyses moléculaires datent la divergence des clades *Theropithecus/Lophocebus/Papio* et *Mandrillus/Cercocebus* à 3.0-3.4 et 3.6-4.1 Ma respectivement (Tosi *et al.*, 2003). Dans l'hypothèse d'une origine sud-africaine du genre, la présence de caractères typiques de *Lophocebus* dans les gisements du Plio-Pléistocène pourrait suggérer des possibilités d'hybridation entre les premiers représentants des lignées de *Papio/Parapapio* et *Lophocebus*.

Cette hypothèse est compatible avec les mécanismes de spéciation qui impliquent une période transitoire de polymorphisme jusqu'à la fixation complète des caractères dérivés dans les deux sous-ensembles qui se séparent généalogiquement (Barberousse *et al.*, 2010). Ces remarques convergent avec la proposition de Heaton (2006) d'une émergence de *Lophocebus* parmi la population de *Parapapio broomi*. En revanche, la récente analyse phylogénétique des caractères cranio-dentaires externes des espèces actuelles de *Cercocebus* et *Mandrillus* suggère une origine dans la partie ouest de l'Afrique équatoriale avec une expansion géographique vers les régions d'Afrique du Sud signalée par la présence de *Procercobus* à Taung (Gilbert, 2007, 2013 ; Devreese et Gilbert, 2015).

Theropithecus

La morphologie de l'interface émail-dentine des molaires supérieures dans la lignée de *Theropithecus oswaldi* distingue dans notre échantillon la sous-espèce chronologiquement plus jeune *T. o. oswaldi* (2.5-0.25 Ma), représentée par l'unique spécimen SK 561, de *T. o. darti* (3.5-2.4 Ma), et souligne une affinité avec les geladas actuels pour le premier (Jablonski et Frost, 2010). De même, *T. o. oswaldi* s'approche de la condition actuelle du genre pour la morphologie globale de l'endocrâne alors que les spécimens attribués à *T. o. darti* présentent davantage de similarités avec les autres papionines fossiles. La distinction de *T. o. oswaldi* et *T. o. darti* renforce la pertinence de la notion de « chrono-sous-espèces » appliquées à la lignée de *Theropithecus oswaldi* (Delson, 1993 ; Eck, 1993 ; Leakey, 1993 ; Frost et Delson, 2002 ; Jablonski, 2002 ; Frost et Alemseged, 2007 ; Gilbert, 2013).

Le patron sulcal délivre des informations cruciales pour ce débat. Falk (1981) a rapporté la courbure extrême de l'extrémité inférieure du *sulcus centralis* dans l'assemblage fossile de *T. o. oswaldi* des sites est-africains et postulé un statut dérivé pour cette configuration. En effet, cette morphologie est supposée absente chez *T. o. darti*, représenté dans les gisements plus anciens, et remplacée par la connexion avec le *sulcus subcentralis posterior*. De ce fait, la fusion du *sulcus subcentralis posterior* avec le *sulcus centralis* est suggérée responsable de la conformation en « croche » observée pour *T. o. oswaldi*. Dans notre échantillon, nous avons reconnu ces deux configurations pour les deux hémisphères d'un spécimen de *T. o. darti* (M 3073). Les dépôts du site de Makapansgat d'où est issu ce spécimen étant datés aux environs de 3 millions d'années (cf. section 2.2.1.), nos résultats suggèrent soit (i) un stade intermédiaire plus ancien que celui reconnu par D. Falk à 1.9-2

millions d'années (Omo), soit (ii) une variabilité du caractère dans la lignée qui ne peut pas être proposé comme un biomarqueur chronologique fiable.

Si la fusion de ces structures est considérée dérivée, l'absence de ce trait chez *T. gelada*, qui présente un *sulcus subcentralis posterior* distinct du *sulcus centralis*, et sa présence dans l'assemblage de *T. o. darti* de Makapansgat pourraient traduire dans ce cas la rétention du caractère ancestral dans la lignée actuelle dont la divergence, à la lumière de nos résultats, est repoussée à un âge antérieur à 3 millions d'années. Cette hypothèse concorde avec la conclusion de Jolly (1972) d'une divergence des lignées au plus tard à l'époque des dépôts de Makapansgat. Falk (1981) relie cette particularité neuronale avec la modification d'une aire cérébrale responsable de l'action des muscles de la face, compatible avec l'hypermécialisation de l'appareil masticateur chez ces primates éteints (Jablonski, 1993). De plus, la connexion entre le *sulcus subcentralis posterior* et *sulcus centralis* a également été relevée dans notre échantillon de cercopithécidés actuels pour *Papio* et *Mandrillus*, ce qui indiquerait la rétention de l'état « primitif » de ce caractère pour ces deux genres, partagé avec *Theropithecus gelada*, en comparaison avec le statut dérivé pour *T. o. darti*.

Cercopithecoides

Que ce soit pour la morphologie du labyrinthe osseux ou la conformation cérébrale, globalement, les représentants de l'espèce fossile *Cercopithecoides williamsi* présentent dans leurs structures crânio-dentaires une combinaison de caractères « types colobines » et « types papionines ». Même si les affinités avec les colobines actuels sont davantage marquées, notamment en termes d'organisation des tissus et structures dentaires internes, les spécimens n'expriment que partiellement les caractéristiques de la sous-famille. Bien qu'universellement reconnu comme un « vrai » colobine, la position phylogénétique de *C. williamsi* dans la sous-famille et sa relation avec les formes actuelles restent peu comprises (Delson, 1975 ; Frost *et al.*, 2015). Étant donné que le patron sulcal des colobinés est déjà mis en place chez *Mesopithecus*, qui représente un taxon colobiné du début du Pliocène, il est possible que *Cercopithecoides williamsi* constitue une lignée distincte de celle conduisant aux colobinés actuels (Radinsky, 1974 ; Delson, 1975).

Les analyses de l'endostructure des troisièmes molaires supérieures et inférieures argumentent une proximité morphologique forte entre les deux genres *Cercocebus* et *Lophocebus*, rejoignant les résultats précédents des descriptions comparatives de la morphologie externe (Jolly, 1972 ; Szalay and Delson, 1979 ; Strasser et Delson, 1987 ; Delson et Dean, 1993). Or, les études génétiques ont démontré les relations monophylétiques qui relient les taxons *Cercocebus* et *Mandrillus*, distingués du clade comprenant *Papio*, *Theropithecus* et *Lophocebus* (Disotell, 2000 ; Harris, 2000 ; Tosi *et al.*, 2003). Par conséquent, nous pouvons supposer une évolution convergente de la morphologie de la jonction émail-dentine pour les mangabeys ou bien, comme suggéré dans des études précédentes, des plésiomorphies (Collard et O'Higgins, 2001 ; Collard et Wood, 2001 ; Singleton, 2002). Néanmoins, il faut prendre en compte l'échantillon relativement réduit à notre disposition pour détailler la condition actuelle des genres *Lophocebus* et *Cercocebus*, et surtout *Mandrillus*, dont la position dans les analyses est variable (cf. section 4).

Contrairement à l'organisation dentaire interne, la conformation de l'oreille interne distingue *Lophocebus* de *Cercocebus*, qui se rapproche de la condition de *Mandrillus*. Par différents aspects, le labyrinthe osseux de *Lophocebus* présente des spécificités uniques qui l'éloignent de la condition des autres papionines actuels. Malgré nos différents niveaux de caractérisation, aucune affinité particulière de ce taxon n'a pu être mise en évidence avec le clade *Papio/Theropithecus*, supposé constituer un groupe monophylétique (Disotell, 2000 ; Harris, 2000 ; Tosi *et al.*, 2003 ; Gilbert, 2013). La situation qui résulte de nos analyses est ainsi complexe pour *Lophocebus* mais peut éventuellement s'expliquer par l'acquisition de caractères dérivés propres dans l'oreille interne par cette lignée, dont les phénomènes conduisant à leur sélection restent à décrire. Ce constat converge avec les remarques de Groves (2000) considérant *Lophocebus* comme le papionine le plus divergent.

5.3. Contributions à la reconstruction des contextes biochronologiques, paléoenvironnementaux et biogéographiques

De part leur sensibilité aux variations écologiques, leurs adaptations rapides à des environnements changeants et à leur forte densité dans le registre fossile, les taxons de cercopithécidés constituent des marqueurs clés pour la reconstruction des contextes abiotiques locaux mais également pour la compréhension des mécanismes biologiques à grande échelle,

comme les migrations panafricaines et les phénomènes de spéciations. L'association presque systématique des vestiges fossiles de ces groupes de primates non humains avec les restes d'homininés autorise des inférences sur les conditions de l'évolution des premiers représentants de la lignée humaines et des taxons phylogénétiquement proches.

5.3.1. Les implications biochronologiques

La chronologie des gisements sud-africains est l'objet de débats partiellement résolus dont les questions concernent principalement la compréhension des systèmes géologiques et l'application de méthodes de datation adaptées au contexte karstique (*e.g.*, Brain, 1958, 1981 ; Herries *et al.*, 2009 ; Pickering *et al.*, 2011 ; Bruxelles *et al.*, 2014). Dans ce cadre, les assemblages fauniques sont utilisés depuis les premières découvertes paléanthropologiques comme *proxy* pour évaluer et contraindre les fenêtres temporelles représentées par les dépôts géologiques (*e.g.*, Vrba, 1975 ; Delson, 1984, 1988 ; McKee *et al.*, 1995 ; de Ruiter, 2003 ; Heaton, 2006). Les cercopithécidés, qui constituent une composante importante des assemblages du Plio-Pléistocène sud-africain, remplissent les critères requis pour leur utilisation comme biomarqueurs pertinents. Notre exploration des structures crânio-dentaires internes de ces taxons a révélée des stades évolutifs potentiellement exploitables dans une perspective biochronologiques. À la différence de Delson (1984, 1988) (ou même de Heaton, 2006), nous ne pratiquons pas ici une « zonation » des sites en fonction de l'association de différentes espèces au sein d'une unité stratigraphique mais notre démarche se rapproche plutôt de sa définition d'une biostratigraphie basée sur les principes de gradualisme phylétique et l'état des caractères dans les lignées évolutives.

Dans notre étude, plusieurs caractères se sont révélés sensibles au facteur temps pour les papionines fossiles. Tout d'abord, la distinction des sous-espèces *T. o. oswaldi* et *T. o. darti*, reconnus comme des « chrono-taxons », par la morphologie de l'interface émail-dentine des molaires supérieures et également potentiellement la morphologie endocrânienne suggère une dimension temporelle dans les changements observés pour ces structures (Delson, 1993 ; Eck, 1993 ; Leakey, 1993 ; Frost et Delson, 2002 ; Jablonski, 2002 ; Frost et Alemseged, 2007 ; Gilbert, 2013). Dans cette perspective, l'échantillonnage plus large de la lignée *T. oswaldi* pourrait permettre la mise en place d'un ensemble de critères pour l'identification de périodes chronologiques précises dans les gisements à la fois sud- et est-africains, où ces taxons sont largement représentés.

Comme décrit précédemment, nos analyses des interfaces émail-dentine des troisièmes molaires inférieures et supérieures tendent à distinguer les assemblages *Papio* et *Parapapio* de Sterkfontein Membre 4 (biochronologie 2.4-2.8 Ma, datations absolues 2-2.6 Ma ; cf. section 2.2.1.) et Swartkrans Membre 1 (biochronologie 1.7 Ma, datations absolues 1.8-2.2 Ma ; cf. section 2.2.1.). Dans ce cadre, il est important de noter le rapprochement d'un spécimen de Kromdraai A dans le groupe de Sterkfontein Membre 4 qui contredit les calages chronologiques relatifs proposés par Delson (1984, 1988), où les dépôts de Kromdraai A sont rassemblés avec ceux de Swartkrans Membre 1. Basée seulement sur un spécimen, notre remarque est anecdotique et doit être corroborée par l'analyse d'un plus large échantillon. L'étude du spécimen inédit de Kromdraai B, qui montre des affinités avec les mangabeys actuels, pourrait apporter potentiellement des éclaircissements sur la situation chronologique de ce site (Thackeray et Braga, 2015). En effet, il serait pertinent de comparer cet individu avec les spécimens attribués à *Cercocebus* sp. à Makapansgat (Eisenhart, 1974) et Swartkrans et Kromdraai A (Delson, 1984, 1988) pour détecter des ressemblances plus fines avec ces assemblages.

La caractérisation de la condition neuroanatomique des spécimens de *Parapapio* et *Papio* fossiles argumente également une distinction entre les sites de Makapansgat Membre 4 et de Sterkfontein Membre 4 et Taung. Cette distinction est surprenante étant donné le faible laps de temps séparant Makapansgat Membre 4 (datations relatives 3 Ma ; cf. section 2.2.1.) de Sterkfontein Membre 4 (biochronologie 2.4-2.8 Ma, datations absolues 2-2.6 Ma ; cf. section 2.2.1.) et indiquerait un découpage relativement fin de la lignée *Parapapio-Papio*. Le rapprochement de Sterkfontein Membre 4 et Taung est cohérent avec les précédentes révisions biochronologiques (McKee, 1993a, McKee et Tobias, 1994 ; McKee *et al.*, 1995).

L'étude combinée des caractères dentaires et endocrâniens dans les assemblages de *Papio* et *Parapapio* fossile serait ainsi propice à la discrimination des sites catégorisés en trois unités morphologiques/temporelles : Makapansgat Membre 4, Sterkfontein Membre 4-Taung, et Swartkrans. Les sites de Kromdraai A et B présentent des affinités avec les trois assemblages et l'addition de matériel supplémentaire permettrait d'affiner son association relative.

5.3.2. Contextes environnementaux et biogéographiques

Les cercopithécidés constituent un « groupe contrôle » fondamental pour replacer dans son contexte les adaptations et tendances évolutives des hominins à travers des reconstructions

paléoenvironnementales, écologiques et biogéographiques (Jolly, 1970, 2001 ; Strait et Wood, 1999 ; Turner et Wood, 1993 ; Elton *et al.*, 2001 ; Elton, 2006). En effet, ces taxons sont particulièrement sensibles aux variations/perturbations écologiques et, par conséquent, constituent de bons indicateurs environnementaux. L'analyse des registres paléontologiques des cercopithécidés reflète à la fois des changements environnementaux locaux (paléohabitats) sur les sites où leurs restes sont identifiés mais également globaux en relation avec des événements climatiques majeurs influençant la composition de la faune africaine (Elton, 2007 ; Folinsbee, 2008). Ainsi, puisque les cercopithécidés fossiles partageaient avec les hominins un environnement commun pour une même période géologique et qu'ils constituent le groupe de mammifères contemporains le plus proche phylogénétiquement, il est possible de tester et d'identifier les causes environnementales potentiellement à l'origine des tendances évolutives observées dans la lignée des hominins et également de déceler l'apparition de caractères nouveaux propres à ces clades à partir de leur étude (Elton *et al.*, 2001). En particulier, les outils de caractérisations comparatives employés dans ce travail, comme la morphométrie géométrique, permettent de mieux comprendre les facteurs potentiels à l'origine des phénomènes de radiations et spéciations (Claude *et al.*, 2003, 2004).

D'après les enregistrements à la fois régionaux et globaux, la fin du Pliocène est marquée par d'importants changements environnementaux avec une augmentation de l'aridité et l'apparition d'habitats variés en Afrique, concomitants avec des modifications significatives dans la composition des communautés de mammifères (Bobe *et al.*, 2002 ; deMenocal, 2004). Dans l'hypothèse du *turnover pulse*, les changements climatiques et environnementaux sont invoqués comme des causes potentielles à l'origine des grandes spéciations et tendances évolutives dans les assemblages de mammifères fossiles (Vrba, 1992). La description de la diversification taxinomique dans les groupes de mammifères par la quantification d'indices comme le nombre d'émergences et d'extinctions des espèces dans des intervalles de temps précis constituent des tests pertinents pour identifier le rôle exact des variations environnementales dans l'évolution de la faune africaine (Vrba, 1992; Bobe *et al.*, 2002). La reconstruction des régimes alimentaires par les analyses isotopiques sur l'émail permet une corrélation entre les changements de milieux et l'adaptation des espèces à un temps donné. Ainsi, la radiation importante puis la diminution drastique de la diversité du genre hyperspécialisé *Theropithecus* au cours du Pleistocène est compatible avec le développement significatif des mammifères consommateurs de C₄ (e.g., graminées) puis une disparition massive de ces comportements au profit d'une alimentation riche en C₃ (Cerling *et al.*, 2015). Afin d'apprécier au mieux ces processus, il est donc primordial d'établir une

évaluation correcte de la paléodiversité de ces taxons (Elton, 2012). Par exemple, le nombre d'espèces reconnues pour *Parapapio*, variable selon les études, influe directement sur les reconstructions de la diversité fossile. Dans notre cas, l'hypothèse d'une seule lignée diminuerait de manière significative les estimations de la paléobiodiversité des cercopithécidés qui se rapprocheraient alors de celles évaluées pour le second groupe de primates présent dans ce contexte, *i.e.* les hominins. En effet, le nombre de taxons synchroniques d'hominins reconnus en Afrique du Sud (deux au maximum selon les hypothèses taxinomiques actuelles, par exemple à Swartkrans, avec *Homo* sp. et *Paranthropus robustus*, mais voir aussi Clarke, 1988 ; Grine, 1988 ; Curnoe, 2010 et Berger *et al.*, 2010) est bien inférieur aux estimations des cercopithécidés dans l'état actuel de la systématique (pas moins de sept genres et jusqu'à douze espèces, Freedman, 1957; Szalay et Delson, 1979; Delson, 1984, 1988; Jablonski, 2002; Gilbert, 2007a; McKee *et al.*, 2011). Elton (2012) explique cette différence dans le nombre d'espèces respectif par des stratégies particulières d'exploitation des ressources, les hominins s'orientant vers un régime généraliste alors que les cercopithécidés se spécialisent dans des niches écologiques distinctes.

Avec les quelques rares associations d'éléments post-crâniens et crâniens dans les assemblages fossiles sud-africains, il est difficile de reconstruire de manière fiable les contextes environnementaux et les hypothèses sont principalement basées sur des analogies avec les espèces actuelles (McKee, 1991 ; Reed, 1998 ; Kuman et Clarke, 2000). Néanmoins, certaines précautions sont à prendre en appliquant ce principe d'actualisme, comme par exemple dans le cas de *Cercopithecoides williamsi* qui, contrairement aux colobines actuels, et également à certains taxons colobinés fossiles plus anciens (*e.g.*, *Microcolobus*, Nakatsukasa *et al.*, 2010) est une espèce principalement terrestre (Birchette, 1981 ; Leakey, 1982 ; Elton, 2001 ; Fourie *et al.*, 2008). Les taxons particulièrement « larges » de papioninés, comme *Gorgopithecus* et *Dinopithecus*, ou encore *Theropithecus* et *Papio robinsoni*, pour lesquels sont proposés des comportements principalement terrestres, sont marqueurs des environnements plutôt ouverts (Szalay and Delson, 1979 ; Elton, 2001). Nos analyses proposent des critères potentiels pour l'identification de *Dinopithecus* (oreille interne), *Gorgopithecus* (dent) et *Theropithecus* (dent, endocrâne) qui pourront servir à mieux décrire les assemblages fauniques sud-africains et ainsi à contribuer à la reconstruction des paléoenvironnements. L'attribution d'un nouveau spécimen de Kromdraai B à un taxon avec une forte masse corporelle constitue un exemple concret de l'apport de l'imagerie et des

techniques d'analyses développées dans ce travail à la compréhension des contextes des sites du Plio-Pléistocène (Thackeray et Braga, 2015).

L'estimation de la masse corporelle pour les taxons fossiles est pertinente pour justifier l'utilisation des cercopithécidés comme *proxy* pour la reconstruction de l'écologie des hominins fossiles, supposés présenter tous deux des masses convergentes (Delson *et al.*, 2000 ; Bettridge et Dunbar, 2012). L'association entre les restes crâniens et post-crâniens étant relativement rare dans les assemblages de papionines fossiles sud-africains (Szalay et Delson, 1979 ; Elton, 2001), il est essentiel d'identifier des indicateurs de nature différente. Dans ce travail nous avons expérimenté des paramètres originaux à partir de la longueur de la cochlée et de l'extension de la fenêtre ovale qui pourraient palier à ce problème (Braga *et al.*, 2015). Cependant, nos résultats ne concordent pas totalement avec les estimations connues dans la littérature classique et nécessitent donc davantage de tests, par exemple en construisant une équation à partir d'un échantillon seulement composé de cercopithécidés.

La construction d'hypothèses phylogénétiques est une base essentielle pour la compréhension des origines et de l'évolution des taxons et pour dresser des scénarios fiables des migrations passées (biogéographie). Dans le cas des cercopithécidés, ces informations sont d'autant plus cruciales que les voies de migration empruntées par ces primates sont communes avec celles des hominins, et parfois même à l'exclusion des autres mammifères (Turner et Wood, 1993 ; Strait and Wood, 1999 ; Gilbert, 2008). *Parapapio* et *Theropithecus* sont supposés avoir migré des régions de l'est vers le sud de l'Afrique avant 3 Ma (date de leurs premières occurrences à Makapansgat), possiblement en même temps que *Australopithecus* (Strait et Wood, 1999 ; Gilbert, 2008). Après cette arrivée, divers épisodes de spéciation du genre *Parapapio* auraient conduit à l'apparition des quatre espèces (*Pp. broomi*, *Pp. jonesi*, *Pp. whitei*, *Pp. antiquus*). Durant la transition Plio-Pléistocène, la communauté de cercopithécidés connaît une radiation importante avec la spéciation de taxons de papionines « larges » (*Dinopithecus*, *Gorgopithecus*) et le remplacement de *Parapapio* par *Papio* (Delson, 1984, 1988 ; Heaton, 2006). La connexion entre les assemblages de *Parapapio* et *Papio* décrite dans nos analyses supporte potentiellement l'hypothèse d'une évolution sur place, en particulier avec le constat d'une continuité morphologique importante entre les deux taxons. Selon ce scénario, il n'y aurait donc pas de dispersion des régions de l'est vers le sud dans la période de 2.5-1.5 Ma à l'origine de la présence de *Papio* en Afrique du Sud et des papionines « larges », comme le suggère Gilbert (2008) mais une évolution *in situ* des nouveaux taxons, supportée dans le cas de *Papio* par la découverte de l'espèce *Papio hamadryas botswanae* du Pléistocène moyen au Botswana (Williams *et al.*, 2012). Cette

épisode de spéciation est potentiellement relié à des changements environnementaux avec un habitat davantage fermé pour Makapansgat et Sterkfontein Membre 4 et une ouverture du paysage après 2 millions d'années (Elton, 2001, 2007, 2012). Par extrapolation, ces résultats pourraient argumenter une hypothèse similaire pour *Paranthropus* (Heaton, 2006). Une analyse approfondie des taxons représentés à la fois dans les gisements de l'est et du sud est nécessaire pour renforcer les hypothèses phylogénétiques et, par la même occasion, éclaircir la question de la migration et contribuer à comprendre les dispersions de *Paranthropus*, pour lequel la question de la monophylie entre ses représentants à l'est et au sud n'est pas résolue (Turner et Wood, 1993). Les registres fossiles des régions en connexion avec l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud fournissent des informations clés dans la reconstruction des migrations des mammifères. Par exemple, la présence au Malawi de *Theropithecus* et *Parapapio* documentée dans une période comprise entre 2.7 et 1.8 Ma et associée à des restes de *Paranthropus boisei* doit être intégrée dans les scénarios biogéographiques (Kullmer *et al.*, 1999 ; Frost et Kullmer, 2008 ; Kullmer, 2008 ; Kullmer *et al.*, 2011).

Contrairement à *Parapapio* et *Papio*, l'histoire évolutive de *Lophocebus* reste obscure. Ce taxon est supposé émerger en Afrique de l'Est ou en Afrique du Sud, selon les auteurs et hypothèses, après la séparation des clades *Mandrillus/Cercocebus* et *Papio/Theropithecus/Lophocebus* (Heaton, 2006 ; Tosi *et al.*, 2003 ; Gilbert, 2008). Les affinités relevées entre *Lophocebus* et les papionines sud-africains dans notre analyse, également notées par Heaton (2006) pour *Parapapio broomi* et *Pp. jonesi*, argumentent plutôt une origine sud-africaine. Cette hypothèse impliquerait alors une migration vers l'Afrique de l'Est avant 2-1.8 Ma, date de leurs premières occurrences dans cette région (Frost, 2001 ; Jablonski et Frost, 2010), probablement dans un même épisode de dispersion que *Papio*, dont l'émergence est datée à 1.8-2.2 Ma (Newman *et al.*, 2004 ; Zinner *et al.*, 2013).

La détection d'une évolution convergente de la morphologie dentaire chez les représentants actuels de *Lophocebus* et *Cercocebus* dans notre étude, si elle se confirme, peut s'avérer informative pour la condition des hominins fossiles, notamment dans l'hypothèse de la paraphylie des taxons de *Paranthropus* (Collard et Wood, 2001). Malheureusement, les restes fossiles attribués à ces taxons sont rares, représentés par des éléments fragmentaires en Afrique de l'Est (Frost, 2001 ; Jablonski et Leakey, 2008) et sujet à débat en Afrique du Sud (Eisenhart, 1974 ; Delson 1984, 1988 ; Gilbert, 2007a). De plus, devant la morphologie plus « généralisée » des mangabeys, la pertinence est moindre par rapport à des hypothèses comme celle développée par Jolly (1970, 2001) qui proposait le taxon hyperspecialisé *Theropithecus*

comme un analogue à *Paranthropus*, mais constitue cependant un test intéressant pour les mécanismes adaptatifs.

6. CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Malgré leur succès évolutif et leur relative abondance dans les gisements paléontologiques, le statut phylogénétique et taxonomique des cercopithécidés fossiles est encore sujet à débat (*e.g.*, Gilbert, 2013). Actuellement, pas moins de sept genres et jusqu'à douze espèces sont reconnus dans les gisements paléontologiques d'Afrique du Sud (Freedman, 1957; Szalay and Delson, 1979; Delson, 1984, 1988; Jablonski, 2002; Gilbert, 2007a; McKee *et al.*, 2011). L'exploration de la paléobiodiversité dans ces taxons est limitée par le caractère fragmentaire des restes fossiles mais également par la compréhension encore partielle de la variabilité actuelle (*e.g.*, sous-espèces ou espèces de *Papio*; Jolly, 1993). Or, les cercopithécidés sont des composantes essentielles des enregistrements fauniques de la période clé du Plio-Pléistocène, marquée par des radiations importantes parmi les taxons de primates, et constituent des indices pertinents pour les reconstructions à la fois paléoenvironnementales, paléoécologiques et paléobiogéographiques et également pour l'établissement d'un contexte chronologique relatif contrôlé dans l'attente de datations absolues fiables, avec des implications fortes pour les questions paléoanthropologiques (Jolly, 1970, 2001; Delson, 1984; 1988; McKee, 1993a; Turner et Wood, 1993; McKee *et al.*, 1995; Elton, 2001, 2006, 2012; Heaton, 2006; Gilbert, 2008; Gilbert *et al.*, 2015b). Devant ces éléments critiques, l'apport d'éléments nouveaux pour la caractérisation des taxons fossiles s'avère crucial pour éclairer la situation et assurer une utilisation fiable de ces biomarqueurs.

À travers les techniques et méthodes d'imagerie à haute résolution, propres à la « paléontologie virtuelle », nous avons détaillé l'endostructure cranio-dentaire d'un ensemble de 91 spécimens fossiles des sites de Swartkrans, Kromdraai, Taung, Makapansgat et Sterkfontein comparés à la condition actuelle exprimée par un échantillon de 80 spécimens. Dans ce cadre, il est important également de souligner la nature exploratoire de ce type d'investigation pour le registre fossile de cercopithécidés. Notre échantillon relativement réduit en termes de représentativité de chacun des genres inclus ne nous permet pas de réaliser des tests fiables sur l'influence des paramètres intrinsèques comme le dimorphisme sexuel (marqué pour la morphologie externe de certains taxons) ou encore l'âge, qui nécessitera un effort futur important pour adresser ces problématiques et évaluer leur impact sur la diagnose des taxons.

Les analyses comparatives dans la morphologie interne des troisièmes molaires, de l'organisation paléoneurologiques et de la structuration des éléments du labyrinthe osseux ont révélé des signaux taxinomiques pertinents pour la discrimination des taxons fossiles. En plus

des spécificités dans la morphologie dentaire interne, notre étude a mis en évidence des caractères neurologiques propres au taxon *Theropithecus*. La condition spécifique de *Dinopithecus* est également argumentée par de nouveaux éléments sur la conformation de l'oreille interne. En revanche, nos analyses n'ont pas permis d'établir un diagnostic clair des espèces de *Papio* et *Parapapio* fossiles. Les variabilités intra-spécifiques reconstruites pointent en faveur d'une certaine homogénéité morphologique pour *Parapapio*, qui se poursuit sans rupture majeure vers le genre *Papio*. Le genre *Cercopithecoides*, l'unique représentant colobine dans les gisements sud-africains dont la condition est illustrée ici par l'espèce *C. williamsi*, combine à la fois des caractères propres à leur tribu (e.g, morphologie dentaire) et des traits communs avec les taxons de papionines contemporains (e.g., morphoarchitecture cérébrale). La description et l'identification de matériel inédit des gisements sud- (Sterkfontein, Kromdraai B) et est-africains (Melka Kunture) illustrent la fiabilité de notre approche, applicable à différents contextes et à des matériaux de nature diverse (dents isolées, crâne, fragment maxillaire) (Beaudet *et al.*, 2015a, b; Thackeray et Braga, 2015). Le succès de nos analyses dans la caractérisation de la structure interne des prémolaires pour le spécimen SIM III-13-1 constitue une piste pour une ré-étude future du matériel sud-africain à notre disposition ciblant cette structure.

Afin d'éprouver plus en avant nos hypothèses taxinomiques et la liste des critères diagnostiques mis en évidence, un échantillonnage plus large des taxons fossiles sera nécessaire. Cet échantillon complémentaire devra inclure des spécimens attribués à *Papio*, principalement représentés par *Papio robinsoni* dans notre étude au détriment des autres espèces présentes dans les registres sud-africains (*P. angusticeps* et *P. izodi*), dont la variabilité est néanmoins difficile à appréhender étant donné les reconsidérations taxinomiques fréquentes (Freedman, 1957, 1972, 1976; Delson, 1984, 1988; McKee, 1993b; McKee et Keyser, 1994; McKee *et al.*, 1995; Berger *et al.*, 2002). De même, l'inclusion de représentants de l'espèce *Cercopithecoides haasgati* dans notre échantillon constituerait un test intéressant pour quantifier la variabilité exprimée par le genre *Cercopithecoides* dans les registres fossiles et considérer l'éventualité de la présence de différentes populations au sein de *Cercopithecoides williamsi* (Eisenhart, 1974; Fourie *et al.*, 2008; McKee *et al.*, 2011; Adams, 2012).

En plus de fournir des éléments pertinents pour la discrimination des taxons, notre étude alimente également les hypothèses phylogénétiques impliquant les taxons fossiles et actuels. D'un point de vue global pour la condition des cercopithécidés, nous avons mis en évidence des mécanismes de réorganisation de la structure interne dentaire et également de

l'architecture cérébrale à la fois pour les papionines et les colobines. La condition de *Parapapio* est révélée proche de *Macaca*, considéré comme un modèle pour le morphotype ancestral des papionines (Delson, 1975 ; Szalay et Delson, 1979 ; Gilbert, 2013). L'identification de similarités morphologiques avec les représentants actuels des mangabeys et les cercopithécidés fossiles ouvre des perspectives intéressantes sur la reconstruction de l'histoire phylogénétique de ce taxon, et plus précisément pour élucider son origine dans les assemblages fossiles africains. De même, la comparaison des deux groupes de mangabeys, *Lophocebus* et *Cercocebus* dans nos analyses révèle une situation complexe, impliquant des caractères probablement homoplasiques (e.g., interface émail-dentine) et des spécificités inattendues pour *Lophocebus* (e.g., oreille interne). L'analyse d'un plus grand nombre de spécimens sera nécessaire pour éclaircir la polarité évolutive de ces caractères à la fois pour les mangabeys et également pour les clades phylogénétiquement liés (i.e., *Mandrillus*, *Papio*, *Theropithecus*) et les comparer aux résultats des analyses moléculaires et les hypothèses précédemment formulées à partir de la morphologie (Fleagle et McGraw, 1999; Disotell, 2000; Harris, 2000; Tosi *et al.*, 2003; Gilbert, 2007a ; Gilbert, 2013).

Nos résultats, même si préliminaires, indiquent une sensibilité des structures endocrâniennes et dentaires aux variations temporelles qui constituent ainsi de potentiels biomarqueurs utiles pour le calage relatif du contexte chronologique des sites sud-africains, notamment à travers l'identification de « chrono-taxons » associés à des stades évolutifs identifiables dans les assemblages de *Parapapio*, *Papio* et *Theropithecus*. Une stratégie impliquant un échantillonnage large multi-sites en Afrique du Sud et en Afrique de l'Est de ces « chrono-taxons » pourrait renforcer (ou rejeter) nos hypothèses biochronologiques. À titre d'exemple, l'assemblage de papionines du Membre 2 de Sterkfontein, dont l'âge a été récemment révisé (Granger *et al.*, 2015), constituerait un test informatif pour notre étude en comparant la morphologie exprimée par les assemblages datés avec précision aux registres plus récents (Pickering *et al.*, 2004; Heaton, 2006). De même, les plus anciennes occurrences du genre *Parapapio* en Afrique du Sud, signalées sur le site de Bolt's Farm (Gommery *et al.*, 2008, 2009, 2014), seraient susceptibles de fournir des indices précieux sur la condition ancestrale des papionines. L'inclusion des registres fossiles du Plio-Pléistocène des régions en connexion avec l'Afrique de l'Est et l'Afrique du Sud, comme ceux du Malawi, pourrait également contribuer à la construction d'une échelle biochronologique fiable (Frost et Kullmer, 2008 ; Kullmer, 2008 ; Kullmer *et al.*, 2011).

Dans un cadre évolutif plus large, l'une des questions les plus débattues dans l'interprétation de l'histoire évolutive des mammifères porte sur la compréhension des

mécanismes sélectifs responsables de l'augmentation de la taille relative du cerveau et la réorganisation cérébrale chez les primates (Radinsky, 1975). Parmi les hypothèses proposées, l'augmentation de la taille du néocortex est possiblement reliée à la complexité de la vie sociale chez les primates (*social brain hypothesis*, Dunbar et Shultz, 2007a, b), et le développement des cortices olfactif et visuel est supposé avoir été initié par des adaptations écologiques (Barton *et al.*, 1995; Barton, 1998). En ce qui concerne l'hypothèse d'une influence écologique, il serait pertinent d'étudier plus précisément l'évolution de l'organisation cérébrale chez les groupes fossiles de colobinés, dont certains occupent des niches écologiques proches des espèces actuelles arboricoles (*e.g.*, *Microcolobus*, Nakatsukasa *et al.*, 2010), alors que d'autres sont principalement terrestres (*e.g.*, *Cercopithecoides williamsi*, Birchette, 1981 ; Leakey, 1982 ; Elton, 2001 ; Fourie *et al.*, 2008). Les études paléoneurologiques menées sur le registre de cercopithécidés fossiles ont le potentiel pour apporter des arguments à ces questions et, par analogie, fournir des données pour la reconstruction des tendances évolutives chez les hominins fossiles, comme démontrée par l'étude de Elton *et al.* (2001) qui utilise le genre *Theropithecus* comme modèle comparatif pour l'évolution de la taille cérébrale chez les hominins. Plus récemment, Gonzales *et al.* (2015) ont mis en évidence une convergence dans l'agencement des sillons néocorticaux, et notamment du *sulcus arcuatus*, entre les cercopithécoïdes et les hominoïdes. L'intégration d'un échantillon plus large dans notre étude, comme celui présenté dans l'étude séminale de Radinsky (1974), dans un cadre géochronologique et paléoenvironnemental contrôlé permettrait d'élaborer des hypothèses valables sur les pressions sélectives à l'origine de la configuration actuelle du cerveau humain (*e.g.*, complexification du patron suclal, développement du cortex préfrontal, asymétries cérébrales). Enfin, la méthodologie développée dans ce travail pour caractériser l'organisation néocorticale s'est révélée pertinente pour l'extraction d'informations à valeur à la fois taxinomiques et phylogénétiques à partir des endocrânes fossiles de cercopithécoïdes. L'application de ce protocole à des spécimens hominins, déjà testée avec succès sur trois représentants du taxon *Australopithecus africanus* (Beaudet *et al.*, 2014d), ouvre des perspectives importantes pour la réévaluation du registre fossile retraçant l'évolution cérébrale dans la lignée humaine.

Des contraintes inhérentes à la manipulation de structures internes virtuellement extraites et reconstruites sont mises en évidence dans notre étude. D'une part, le processus d'acquisition des données est souvent coûteux en termes de matériel et de temps de post-traitement. Néanmoins, la démocratisation des accès aux équipements et le partage des données (dont cette étude a pu bénéficier avec le site MorphoSource) tend à diminuer cette

contrainte. De plus, les processus taphonomiques affectant les spécimens pendant la fossilisation entraînent des déformations des structures osseuses et le remaniement des constituants des matériaux par des phénomènes de re-minéralisation, qui perturbent le signal structural potentiel. Dans le premier cas, via les méthodes d'imagerie, de nombreuses techniques se sont développées pour proposer des solutions et des compromis à la reconstruction des spécimens, largement exploité dans notre étude (Zollikofer et Ponce de León, 1998 ; Gunz *et al.*, 2009). Nos analyses ont également le potentiel de détecter les signaux anormaux (*e.g.*, modèles déformables). Dans le second cas, des innovations récentes dans le domaine de la microtomographie, comme le recours aux rayonnements neutroniques, ouvrent des perspectives non négligeables pour l'exploration des spécimens dont les contrastes avec la microtomographie classique par rayons-X ne permettent pas l'extraction fiable des structures internes (Beaudet *et al.*, 2015b). Finalement, la balance entre les contraintes et les bénéfices penche clairement en faveur de l'utilisation des techniques d'imagerie pour la caractérisation de la paléobiologie des primates fossiles. Dans ce cadre, la constitution d'un registre virtuel de référence, comme celui présenté dans notre étude, offre la possibilité de caractériser comparativement les nouveaux spécimens mis au jour et dont l'identification présente un intérêt majeur, comme par exemple l'unique spécimen cercopithécidé retrouvé à Malapa (Gilbert *et al.*, 2015a).

7. BIBLIOGRAPHIE

- Adams, J., 2012. A revised listing of fossil mammals from the Haasgat cave system ex situ deposits (HGD), South Africa. *Palaeont. Electron.* 15, 29A. palaeoelectronica.org/content/2012-issue-3-articles/323-haasgat-hgd-assemblage.
- Albarède, F., Balter, V., Braga, J., Blichert-Toft, J., Telouk, P., Thackeray, F., 2006. U–Pb dating of enamel from the Swartkrans Cave hominid site (South Africa) by MCICP-MS. *Geochim. Cosmochim. Acta* 70, A7.
- Alemseged, Z., Geraads, D., 1998. *Theropithecus atlanticus* (Thomas, 1884) (Primates: Cercopithecidae) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Casablanca, Morocco. *J. Hum. Evol.* 34, 609-621.
- Andrews, C.W., 1916. Note on a new baboon (*Simopithecus oswaldi*, gen. et sp. nov.) from the Pliocene of British East Africa. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 18, 410-419.
- Bailloud, G., 1965. Le gisement paléolithique de Melka-Kontouré. Cahier n°1, Institut Ethiopien d'Archéologie, Addis Abeba.
- Balter, V., Blichert-Toft, J., Braga, J., Telouk, P., Thackeray, F., Albarède, F., 2008. U-Pb dating of fossil enamel from the Swartkrans Pleistocene hominid site, South Africa. *Earth Planet. Sci. Lett.* 267, 236-246.
- Barberousse, A., Bierne, N., Britton-Davidian, J., Capy, P., Desdevises, Y., Giraud, T., Jousset, E., Mouliat, C., Smadja, C., Ravigné, V., Samadi, S., 2010. La spéciation. In: Thomas, F., Lefèvre, T., Raymond, M. (Eds.), *Biologie Evolutive. De Boeck Université, Bruxelles*, pp. 79-122.
- Barton, R.A., 1998. Visual specialization and brain evolution in primates. *Proc. Biol. Sci.* 265, 1933-1937.
- Barton, R.A., Purvis, A., Harvey, P.H., 1995. Evolutionary radiation of visual and olfactory brain systems in primates, bats and insectivores. *Phil. Trans. R. Soc. B* 348, 381-392.
- Bayle, P., Macchiarelli, R., 2012. New Neandertal specimens: the “virtual dentition” of the Spy VI child. In: Semal, P., Toussaint, M. (Eds.), *Spy Cave: State of 120 Years of Pluridisciplinary Research on the Betche-aux-Rotches from Spy (Jemeppe-sur-Sambre, Province of Namur, Belgium)*. Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles.
- Bayle, P., Braga, J., Mazurier, A., Macchiarelli, R., 2009. High resolution assessment of the dental developmental pattern and characterization of tooth tissue proportions in the late Upper Paleolithic child from La Madeleine, France. *Am. J. Phys. Anthropol.* 138, 493-498.
- Bayle, P., Macchiarelli, R., Trinkaus, E., Duarte, C., Mazurier, A., Zilhão, J., 2010. Dental maturational pattern and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 107, 1338-1342.
- Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Bam, L., Hoffman, J., De Beer, F., Braga, J., 2014a. Full sequence dating of South African early hominins units based on new cercopithecoid chronological markers. *Am. J. Phys. Anthropol.* 153, suppl. 56, 58: 74 (résumé).

- Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., De Beer, F., Braga, J., 2014b. Time-related changes in fossil cercopithecoid inner craniodental structures and chronological seriation of South African hominin-bearing sites. *Proc. Europ. Soc. Hum. Evol.* 3, 37 (résumé).
- Beaudet, A., Bruxelles, L., Macchiarelli, R., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., De Beer, F., Braga, J., 2014c. The cave deposits of Swartkrans and Kromdraai, South Africa: time-related craniodental morphostructural variation in cercopithecoid taxa and the emergence of *Homo*. *The African Human Fossil Record* (résumé; <http://www.tahfr.cnrs.fr/>).
- Beaudet, A., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Durrleman, S., Subsol, G., Jessel, J.-P., De Beer, F., Braga, J., 2014d. Identification of *Homo*-like features in virtually rendered South African australopith endocasts. *The African Human Fossil Record* (résumé; <http://www.tahfr.cnrs.fr/>).
- Beaudet, A., Zanolli, C., Engda Redae, B., Endalamaw, M., Braga, J., Macchiarelli, R., 2015a. A new cercopithecoid dentognathic specimen attributed to *Theropithecus* from the late Early Pleistocene (c. 1 Ma) deposits of Simbiro, at Melka Kunture, Ethiopian highlands. *C. R. Palevol* 14, 657-669.
- Beaudet, A., Braga, J., de Beer, F., Schillinger, B., Steininger, C., Vodopivec, V., Zanolli, C., 2015b. Neutron microtomography-based virtual extraction and analysis of a cercopithecoid partial cranium (STS 1039) embedded in a breccia fragment from Sterkfontein Member 4 (South Africa). *Am. J. Phys. Anthropol.* (soumis).
- Beaudet, A., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Bruxelles, L., Duployer, B., Tenailleau, C., Bam, L., Hoffman, J., de Beer, F., Braga, J., 2015c. Evolutionary trends in time-sensitive cranio-dental internal features among Plio-Pleistocene South African cercopithecoids. *J. Hum. Evol.* (soumis).
- Belmaker, M., 2010. The presence of large cercopithecine (cf. *Theropithecus* sp.) in the „Ubeidiya formation (Early Pleistocene, Israel). *J. Hum. Evol.* 58, 79-89.
- Benazzi, S., Bookstein, F.L., Strait, D.S., Weber, G.W., 2011a. A new OH5 reconstruction with an assessment of its uncertainty. *J. Hum. Evol.* 61, 75-88.
- Benazzi, S., Fornai, C., Bayle, P., Coquerelle, M., Kullmer, O., Mallegni, F., Weber, G.W., 2011b. Comparison of dental measurement systems for taxonomic assignment of Neanderthal and modern human lower second deciduous molars. *J. Hum. Evol.* 61, 320-326.
- Benazzi, S., Panetta, D., Fornai, C., Toussaint, M., Gruppioni, G., Hublin, J.-J., 2014. Guidelines for the digital computation of 2D and 3D enamel thickness in hominoid teeth. *Am. J. Phys. Anthropol.* 153, 305-313.
- Berger, L.R., Lacruz, R., De Ruiter, D.J., 2002. Revised age estimates of *Australopithecus*-bearing deposits at Sterkfontein, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 119, 192-197.
- Berger, L.R., de Ruiter, D.J., Churchill, S.E., Schmid, P., Carlson, K.J., Dirks, P.H.G.M., Kibii, J.M., 2010. *Australopithecus sediba*: a new species of *Homo*-like australopith from South Africa. *Science* 328, 195-204.
- Berlin, J.-C., Kirk, E.C., Rowe, T.B., 2013. Functional implications of ubiquitous semicircular canal non-orthogonality in mammals. *PLoS ONE* 8(11): e79585.doi:10.1371/journal.pone.0079585.

- Bettridge, C.M., Dunbar, R.I.M., 2012. Modeling the biogeography of fossil baboons. *Int. J. Primatol.* 33, 1278-1308.
- Birchette, M.G., 1981. Postcranial remains of *Cercopithecoides*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 54, 201.
- Blackwell, B.A., 1994. Problems associated with reworked teeth in electron spin resonance (ESR) dating. *Quatern. Sci. Rev.* 13, 651-660.
- Bobbe, R., Behrensmeyer, A.K., Chapman, R.E., 2002. Faunal change, environmental variability and late Pliocene hominin evolution. *J. Hum. Evol.* 42, 475-497.
- Bookstein, F.L., 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bookstein, F.L., 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Med. Image Anal.* 1, 225-243.
- Braga, J., Thackeray, J.F., 2003. Early *Homo* at Kromdraai B: probabilistic and morphological analysis of the lower dentition. *C. R. Palevol* 2, 269-279.
- Braga, J., Thackeray, J.F., Subsol, G., Kahn, J.L., Maret, D., Treil, J., Beck, A., 2010. The enamel-dentine junction in the postcanine dentition of *Australopithecus africanus*: intra-individual metamerism and antimerism variation. *J. Anat.* 216, 62-79.
- Braga, J., Thackeray, J.F., Dumoncel, J., Descouens, D., Bruxelles, L., Loubes, J.-M., Kahn, J.-L., Stampanoni, M., Bam, L., Hoffman, J., de Beer, F., Spoor, F., 2013. A new partial temporal bone of a juvenile hominin from the site of Kromdraai B (South Africa). *J. Hum. Evol.* 65, 447-456.
- Braga, J., Loubes, J.-M., Descouens, D., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Kahn, J.-L., de Beer, F., Riberon, A., Hoffman, K., Balaresque, P., Gilissen, E., 2015. Disproportionate cochlear length in genus *Homo* shows a high phylogenetic signal during apes' hearing evolution. *PLoS ONE* 10(6): e0127780. doi:10.1371/journal.pone.0127780.
- Brain, C.K., 1958. The Transvaal ape-man-bearing cave deposits. Transvaal Museum, Pretoria.
- Brain, C.K., 1970. New finds at the Swartkrans australopithecines site. *Nature* 225, 1112-1119.
- Brain, C.K., 1975. An interpretation of the bone assemblage from the Kromdraai australopithecine site, South Africa. In: Tuttle, R.H. (Ed.), *Paleoanthropology, Morphology and Paleoecology*. Mouton Publishers, The Hague, pp. 225-243.
- Brain, C.K., 1981. *The Hunters of the Hunted? An introduction to African Cave Taphonomy*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brain, C.K., 1993. *Swartkrans: a Cave's Chronicle of Early Man*. Transvaal Museum, Pretoria.
- Brock, A., McFadden, P.L., Partridge, T.C., 1977. Preliminary palaeomagnetic results from Makapansgat and Swartkrans. *Nature* 266, 249-250.
- Broom, R., 1937. On some new Pleistocene mammals from the limestone caves of the Transvaal. *S. Afr. J. Sci.* 33, 750-768.
- Broom, R., 1938. The Pleistocene anthropoid apes of South Africa. *Nature* 142, 377-379.
- Broom, R., 1940. The South African Pleistocene cercopithecoid apes. *Ann. Transv. Mus.* 20, 89-100.
- Broom, R., Robinson, J.T., 1949a. A new type of fossil man. *Nature* 164, 322.

- Broom, R., Robinson J.T., 1949b. A new type of fossil baboon, *Gorgopithecus major*. Proc. Zool. Soc. Lond. 119, 379-386.
- Broom, R., Robinson, J.T., 1950. A new sub-fossil baboon from Kromdraai, Transvaal. Ann. Transv. Mus. 21, 242-245.
- Bruner, E., 2013. The species concept as a cognitive tool for biological anthropology. Am. J. Primatol. 75, 10-15.
- Bruner, E., 2014. Human Paleoneurology. Springer, Switzerland.
- Bruner, E., Mantini, S., Ripani, M., 2009. Landmark-based analysis of the morphological relationship between endocranial shape and traces of the middle meningeal vessels. Anat. Rec. 292, 518-527.
- Bruxelles, L., Clarke, R.J., Maire, R., Ortega, R., Stratford, D., 2014. Stratigraphic analysis of the Sterkfontein StW 573 *Australopithecus* skeleton and implications for its age. J. Hum. Evol. 70, 36-48.
- Butzer, K., 1974. Palaeoecology of South African Australopithecines: Taung revisited. Curr. Anthropol. 15, 367-426.
- Carlton, R.R., Adler, A.M., 2005. Principles of Radiographic Imaging: An Art and a Science. Delmar Cengage Learning, Albany.
- Cerling, T.E., Andanje, S.A., Blumenthal, S.A., Brown, F.H., Chritz, K.L., Harris, J.M., Hart, J.A., Kirera, F.M., Kaleme, P., Leakey, L.N., Leakey, M.G., Levin, N.E., Manthi, F.K., Passey, B.H., Uno, K.T., 2015. Dietary changes of large herbivores in the Turkana Basin, Kenya from 4 to 1 Ma. Proc. Natl. Acad. Sci. 112, 11467-11472.
- Chavaillon, J., Piperno, M., 2004a. History of excavations at Melka Kunture. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), Studies on the Early Paleolithic Site of Melka Kunture, Ethiopia. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 3-23.
- Chavaillon, J., Piperno, M., 2004b. Studies on the Early Paleolithic Site of Melka Kunture, Ethiopia. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence.
- Churcher, C.S., Watson, V., 1993. Additional fossil Equidae from Swartkrans. In: Brain, C.K. (Ed.), Swartkrans: a Cave's Chronicle of Early Man. Transvaal Museum, Pretoria, pp. 137-150.
- Clarke, R.J., 1988. A new *Australopithecus* cranium from Sterkfontein and its bearing on the ancestry of *Paranthropus*. In: Grine, F. (Ed.), Evolutionary history of the robust australopithecines. Aldine de Gruyter, New York, pp. 285-292.
- Clarke, R.J., 1998. First ever discovery of a well-preserved skull and associated skeleton of *Australopithecus*. S. Afr. J. Sci. 94, 460-463.
- Clarke, R.J., 2002. Newly revealed information on the Sterkfontein Member 2 *Australopithecus* skeleton. S. Afr. J. Sci. 98, 523-526.
- Clarke, R.J., 2008. Latest information on Sterkfontein's *Australopithecus* skeleton and a new look at *Australopithecus*. S. Afr. J. Sci. 104, 443-449.
- Clarke, R.J., Howell, F.C., 1972. Affinities of the Swartkrans 847 cranium. Am. J. Phys. Anthropol. 37, 319-336.
- Clarke, R.J., Tobias, P.V., 1995. Sterkfontein Member 2 foot bones of the oldest South African hominid. Science 269, 521-524.
- Claude, J., 2008. Morphometrics with R. Springer, New York.

- Claude, J., Paradis, E., Tong, H., Auffray, J.-C., 2003. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. *Biol. J. Linn. Soc.* 79, 485-501.
- Claude, J., Pritchard, P., Tong, H., Paradis, E., Auffray, J.-C., 2004. Ecological correlates and evolutionary divergence in the skull of turtles: a geometric morphometric assessment. *Syst. Biol.* 53, 933-948.
- Codron, D., Luyt, J., Lee-Thorp, J., Sponheimer, M., deRuiter, D., Codron, J., 2005. Utilization of savanna-based resources by baboons during the Plio-Pleistocene. *S. Afr. J. Sci.* 10, 254-248.
- Collard, M., O'Higgins, P., 2001. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evol. Dev.* 3, 322-331.
- Collard, M., Wood, B.A., 2001. Homoplasy and the early hominid masticatory system: inferences from analyses of extant hominoids and papionins. *J. Hum. Evol.* 41, 167-194.
- Connolly, C.J., 1950. *External Morphology of the Primate Brain*. C.C. Thomas, Springfield.
- Corruccini, R.S., 1987. The dentinoenamel junction in primates. *Int. J. Primatol.* 8, 99-114.
- Cracraft, J., 1983. Species concepts and speciation analysis. *Curr. Ornithol.* 1, 159-187.
- Curnoe, D., 1999. A contribution to the question of early *Homo* in southern Africa: researches into dating, taxonomy and phylogeny reconstruction. Thèse de doctorat, Australian National University (dans Herries et al., 2009).
- Curnoe, D., 2010. A review of early *Homo* in southern Africa focusing on cranial, mandibular and dental remains, with the description of a new species (*Homo gautengensis* sp. nov.). *Homo* 61, 151-177.
- Curnoe, D., Grün, R., Taylor, L., Thackeray, F., 2001. Direct ESR dating of a Pliocene hominin from Swartkrans. *J. Hum. Evol.* 40, 379-391.
- Dart, R.A., 1959. The first *Australopithecus* cranium from the pink breccia at Makapansgat. *Am. J. Phys. Anthropol.* 17, 77-82.
- Davis, G.R., Wong, F.S.L., 1996. X-ray microtomography of bones and teeth. *Physiol. Meas.* 17, 121-146.
- de Jong, Y.A., Butynski, T.M., 2010. Three sykes's monkey *Cercopithecus mitis* × vervet monkey *Chlorocebus pygerythrus* hybrids in Kenya. *Primate Conserv.* 25, 43-56.
- de Ruiter, D., 2003. Revised faunal lists for members 1-3 of Swartkrans, South Africa. *Ann. Transv. Mus.* 40, 29-41.
- Dechow, P.C., Singer, R., 1984. Additional fossil *Theropithecus* from Hopefield, South Africa: a comparison with other African sites and a revaluation of its taxonomic status. *Am. J. Phys. Anthropol.* 63, 405-435.
- Delson, E., 1973. Fossil colobine monkeys of the circum-mediterranean region and the evolutionary history of the Cercopithecidae (Primates, Mammalia). Thèse de doctorat, Columbia University.
- Delson, E., 1975. Evolutionary history of the Cercopithecidae. In: Szalay, F.S. (Ed.), *Approaches to Primate Paleobiology. Contributions to Primatology* 4, Karger, Basel, pp. 167-217.

- Delson, E., 1984. Cercopithecoid biochronology of the African Plio-Pleistocene: correlation among eastern and southern hominid-bearing localities. *Cour. Forsch. Inst. Senckenberg* 69, 199-281.
- Delson, E., 1988. Chronology of South African australopiths site units. In: Grine, F.E. (Ed.), *Evolutionary History of the 'Robust' Australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 317-324.
- Delson, E., 1993. *Theropithecus* fossils from Africa and India and the taxonomy of the genus. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: the Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 157-189.
- Delson, E., Dean, D., 1993. Are *Papio baringensis* R. Leakey, 1969, and *P. quadratiostris* Iwamoto, 1982, species of *Papio* or *Theropithecus*? In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: the Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 157-189.
- Delson, E., Hoffstetter, R., 1993. *Theropithecus* from Ternifine, Algeria. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 191-208.
- Delson, E., Terranova, C.J., Jungers, W.L., Sargis, E.J., Jablonski, N.G., Dechow, P.C., 2000. Body mass in Cercopithecidae (Primates, Mammalia): estimation and scaling in extinct and extant taxa. *Anthropol. Pap. Am. Mus. Nat. Hist.* 83, 1-159.
- deMenocal, P.B., 2004. African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth Planet. Sci. Lett.* 220, 3-24.
- DeSilva, J.M., Steininger, C.M., Patel, B.A., 2013. Cercopithecoid primate postcranial fossils from Cooper's D, South Africa. *Geobios* 46, 381-394.
- Devreese, L., Gilbert, C.C., 2015. Phylogenetic relationships within the *Cercocebus*–*Mandrillus* clade as indicated by craniodental morphology: implications for evolutionary biogeography. *Am. J. Phys. Anthropol.* 158, 227-241.
- Diogo, R., Wood, B., 2011. Soft-tissue anatomy of the primates: phylogenetic analyses based on the muscles of the head, neck, pectoral region and upper limb, with notes on the evolution of these muscles. *J. Anat.* 219, 273-359.
- Dirks, P.H.G.M., Berger, L.E., 2013. Hominin-bearing caves and landscape dynamics in the Cradle of Humankind, South Africa. *J. Afr. Earth Sci.* 78, 109-131.
- Disotell, T.R., 2000. Molecular systematics of the Cercopithecidae. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World Monkeys*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 29-56.
- Dubois, C., Quinif, Y., Baele, J.-M., Barriquand, L., Bini, A., Bruxelles, L., Dandurand, G., Havron, C., Kaufmann, O., Lans, B., Maire, R., Marin, J., Rodet, J., Rowberry, M., Tognini, P., Vergari, A., 2014. The process of ghost-rock karstification and its role in the formation of caves. *Earth-Sci. Rev.* 131, 116-148.
- Dumoncel, J., Durrleman, S., Braga, J., Jessel, J.-P., Subsol G., 2014. Landmark-free 3D method for comparison of fossil hominins and hominids based on endocranium and EDJ shapes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 153, suppl. 56, 110 (abstract).
- Dumoncel, J., Subsol, G., Durrleman, S., Braga, J., Beaudet, A., Zanolli, C., Mouysset, S., Jessel, J.-P., 2015. Comment caractériser la variabilité d'une surface 3D? Analyse à partir d'exemples en anatomie comparée. 20^{ième} Édition des Journées du Groupe de Travail en Modélisation Géométrique, Poitiers.

- Dumont, E.R., 1995. Enamel thickness and dietary adaptation among extant primates and chiropterans. *J. Mammal.* 76, 1127-1136.
- Dunbar, R.I.M., Shultz, S., 2007a. Understanding primate brain evolution. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 649-658.
- Dunbar, R.I.M., Shultz, S., 2007b. Evolution in the social brain. *Science* 317, 1344-1347.
- Durrleman, S., 2010. *Statistical models of currents for measuring the variability of anatomical curves, surfaces and their evolution*. Thèse de doctorat, Université Nice-Sophia Antipolis.
- Durrleman, S., Penec, X., Trouvé, A., Ayache, N., Braga, J., 2012a. Comparison of the endocranial ontogenies between chimpanzees and bonobos via temporal regression and spatiotemporal registration. *J. Hum. Evol.* 62, 74-88.
- Durrleman, S., Prastawa, M., Korenberg, J.R., Joshi, S., Trouvé, A., Gerig, G., 2012b. Topology preserving atlas construction from shape data without correspondence using sparse parameters. *Med. Image Comput. Comput. Assist. Interv.* 15, 223-230.
- Durrleman, S., Prastawa, M., Charon, N., Korenberg, J.R., Joshi, S., Gerig, G., Trouvé, A., 2014. Morphometry of anatomical shape complexes with dense deformations and sparse parameters. *NeuroImage* 101, 35-49.
- Eck, G.G., 1993. *Theropithecus darti* from the Hadar formation, Ethiopia. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 15-83.
- Eck, G.G., Jablonski, N.G., 1984. A reassessment of the taxonomic status and phyletic relationships of *Papio baringensis* and *Papio quadratiostris*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 65, 109-134.
- Eisenhart, W.L., 1974. The fossil cercopithecoids of Makapansgat and Sterkfontein. Thèse de doctorat, Harvard College.
- Elliott, J.C., Bromage, T.G., Anderson, P., Davis, G., Dover, S.D., 1989. Application of x-ray microtomography to the study of dental hard tissues. In: Fearnhead, R.W. (Ed), *Enamel V*. Florence Press, Yokohama. pp. 429-33.
- Elton, S., 2001. Locomotor and habitat classification of cercopithecoid postcranial material from Sterkfontein Member 4, Bolt's Farm and Swartkrans Members 1 and 2, South Africa. *Palaeont. Afr.* 37, 115-26.
- Elton, E., 2006. Forty years on and still going strong: the use of hominin-cercopithecoid comparisons in paleoanthropology. *J.R. Anthropol. Inst.* 12, 19-38.
- Elton, E., 2007. Environmental correlates of the cercopithecoid radiations. *Folia Primatol.* 78, 344-364.
- Elton, S., 2012. Impacts of environmental change and community ecology on the composition and diversity of the southern African monkey fauna from the Plio-Pleistocene to the present. In: Reynolds, S.C., Gallagher, A. (eds), *African Genesis. Perspectives on Hominin Evolution*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 471-486.
- Elton, S., Bishop, L.C., Wood, B., 2001. Comparative context of Plio-Pleistocene hominin brain evolution. *J. Hum. Evol.* 41, 1-27.
- Eriksson, K.A., Truswell, J.F., 1974. Stratotypes from the Malmani subgroup north-west of Johannesburg, South Africa. *Trans. Geol. Soc. S. Afr.* 77, 311-323

- Ewer, R.F., 1956. The dating of the Australopithecinae: faunal evidence. *S. Afr. Arch. Bull.* 11, 41-45.
- Falk, D., 1978. Brain evolution in Old World Monkeys. *Am. J. Phys. Anthropol.* 48, 315-320.
- Falk, D., 1981. Sulcal patterns of fossil *Theropithecus* baboons: phylogenetic and functional implications. *Int. J. Primatol.* 2, 57-69.
- Falk, D., 1982. Mapping fossil endocasts. In: Armstrong, E., Falk, D. (Eds.), *Primate Brain Evolution: Methods and Concepts*. Plenum Publishing Company, New York. pp. 217-226.
- Feldkamp, L.A., Davis, L.C., Kress, J.W., 1984. Practical cone-beam algorithm. *J. Opt. Soc. Am.* 1, 612-619.
- Ferràndez-Cañadell, C., Ribot, F., Gibert, L., 2014. New fossil teeth of *Theropithecus oswaldi* (Cercopithecoidea) from the Early Pleistocene at Cueva Victoria (SE Spain). *J. Hum. Evol.* 74, 55-66.
- Flannery, B.P., Deckman, H.W., Roberge, W.G., d'Amico, K.L., 1987. Three dimensional x-ray microtomography. *Science* 237, 1439-1444.
- Fleagle, J.G., 1999. *Primate Adaptation and Evolution*. Academic Press, New York.
- Fleagle, J.G., McGraw, W.S., 1999. Skeletal and dental morphology supports diphyletic origin of baboons and mandrills. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 1157-1161.
- Folinsbee, K.E., 2008. Evolutionary history and biogeography of papionin monkeys. Thèse de doctorat, University of Toronto.
- Folinsbee, K.E., Reisz, R.R., 2013. New craniodental fossils of Papionin monkeys from Cooper's D, South Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 151, 613-629.
- Fourie, N.H., Lee-Thorp, J.A., Ackermann, R.R., 2008. Biogeochemical and craniometric investigation of dietary ecology, niche separation, and taxonomy of Plio-Pleistocene cercopithecoids from the Makapansgat Limeworks. *Am. J. Phys. Anthropol.* 135, 121-135.
- Freedman, L., 1957. The fossil Cercopithecoidea of South Africa. *Ann. Transv. Mus.* 23, 121-262.
- Freedman, L., 1960. Some new fossil cercopithecoid specimens from Makapansgat, South Africa. *Palaeont. Afr.* 7, 7-45.
- Freedman, L., 1961. New cercopithecoid fossils, including a new species, from Taung, Cape Province, South Africa. *Ann. S. Afr. Mus.* 46, 1-14.
- Freedman, L., 1965. Fossil and subfossil primates from the limestone deposits at Taung, Bolt's Farm, and Witkrans, South Africa. *Palaeont. Afr.* 9, 19-48.
- Freedman, L., 1976. South African fossil Cercopithecoidea: a re-assessment including a description of new material from Makapansgat, Sterkfontein and Taung. *J. Hum. Evol.* 5, 297-315.
- Freedman, L., Brain, C.K., 1972. Fossil Cercopithecoid remains from the Kromdraai australopithecine site (Mammalia: Primates). *Ann. Transv. Mus.* 28, 1-16.
- Freedman, L., Stenhouse, N.S., 1972. The *Parapapio* species of Sterkfontein, Transvaal, South Africa. *Palaeont. Afr.* 14, 93-111.
- Frost, S.R., 2001. Fossil Cercopithecidae of the Afar Depression, Ethiopia: species systematics and comparison to the Turkana Basin. Thèse de doctorat, The City University of New York.

- Frost, S.R., 2007. Fossil Cercopithecidae from the Middle Pleistocene Dawaitoli Formation, Middle Awash Valley, Afar Region, Ethiopia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 134, 460-471.
- Frost, S.R., Alemseged, Z., 2007. Middle Pleistocene fossil Cercopithecidae from Asbole, Afar Region, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 53, 227-259.
- Frost, S.R., Delson, E., 2002. Fossil Cercopithecidae from the Hadar Formation and surrounding areas of the Afar Depression, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 43, 687-748.
- Frost, S.R., Kullmer, O., 2008. Cercopithecidae from the Pliocene Chiwondo Beds, Malawi-Rift. *Geobios* 41, 743-749.
- Frost, S.R., Plummer, T., Bishop, L.C., Ditchfield, P., Ferraro, J., Hicks, J., 2003. Partial cranium of *Cercopithecoides kimeui* from Rawi, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* 122, 191-199.
- Frost, S.R., Jablonski, N.G., Haile-Selassie, Y., 2014. Early Pliocene Cercopithecidae from Woranso-Mille (Central Afar, Ethiopia) and the origins of the *Theropithecus oswaldi* lineage. *J. Hum. Evol.* 76, 39-53.
- Frost, S.R., Gilbert, C.C., Pugh, K.D., Guthrie, E.H., Delson, E., 2015. The hand of *Cercopithecoides williamsi* (Mammalia, Primates): earliest evidence for thumb reduction among colobine monkeys. *PLoS ONE* 10(5): e0125030. doi:10.1371/journal.pone.0125030.
- Fukunishi, K., Sawada, K., Kashima, M., Sakata-Haga, H., Fukuzaki, K., Fukui, Y., 2006. Development of cerebral sulci and gyri in fetuses of cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *Anat. Embryol.* 211, 757-764.
- Gallotti, R., 2013. An older origin for the Acheulean at Melka Kunture (Upper Awash, Ethiopia): techno-economic behaviours at Garba IVD. *J. Hum. Evol.* 65, 594-620.
- Gantt, D.G., 1977. Enamel of primate teeth: its structure with reference to functional and phyletic implications. Thèse de doctorat, Washington University.
- Gear, J.H.S., 1926. A preliminary account of the baboon remains from Taungs. *S. Afr. J. Sci.* 23, 731-747.
- Geraads, D., 1979. La faune des gisements de Melka-Kunturé (Ethiopie): artiodactyles, primates. *Abbay* 10, 21-49.
- Geraads, D., Eisenmann, V., Petter, G., 2004. The large mammal fauna of the Oldowan sites of Melka Kunture. In: Chavaillon, J., Piperno, M. (Eds.), *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Florence, pp. 169-192.
- Gesquiere, L.R., Altmann, J., Khan, M.Z., Couret, J., Yu, J.C., Endres, C.S., Lynch, J.W., Ogola, P., Fox, E.A., Alberts, S.C., Wango, E.O., 2005. Coming of age: steroid hormones of wild immature baboons (*Papio cynocephalus*). *Am. J. Primatol.* 67, 83-100.
- Gibbon, R.J., Pickering, T.R., Sutton, M.B., Heaton, J.L., Kuman, K., Clarke, R.J., Brain, C.K., Granger, D.E., 2014. Cosmogenic nuclide burial dating of hominin-bearing Pleistocene cave deposits at Swartkrans, South Africa. *Quatern. Geochronol.* 24, 10-15.
- Gibert, J., Ribot, F., Gibert, L., Leakey, M., Arribas, A., Martínez, B., 1995. Presence of the cercopithecoid genus *Theropithecus* in Cueva Victoria (Murcia, Spain). *J. Hum. Evol.* 28, 487-493.

- Gilbert, C.C., 2007a. Craniomandibular morphology supporting the diphyletic origin of mangabeys and a new genus of the *Cercocebus/Mandrillus* clade, *Procercocebus*. J. Hum. Evol. 53, 69-102.
- Gilbert, C.C., 2007b. Identification and description of the first *Theropithecus* (Primates: Cercopithecidae) material from Bolt's Farm, South Africa. Ann. Transv. Mus. 44, 1-10.
- Gilbert, C.C., 2008. African papionin phylogenetic history and Plio-Pleistocene biogeography. Thèse de doctorat, Stony Brook University.
- Gilbert, C.C., 2013. Cladistic analysis of extant and fossil African papionins using craniodental data. J. Hum. Evol. 64, 399-433.
- Gilbert, C.C., Rossie, J.B., 2007. Congruence of molecules and morphology using a narrow allometric approach. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 11910-11914.
- Gilbert, C.C., Frost, S.R., Delson, E., 2014. African Plio-Pleistocene biochronology: a reassessment using cercopithecoid taxa. Am. J. Phys. Anthropol. 153, suppl. 58, 124 (résumé).
- Gilbert, C.G., Steininger, C.M., Kibii, J.M., Berger, L.R., 2015a. *Papio* cranium from the hominin-bearing site of Malapa: implications for the evolution of modern baboon cranial morphology and South African Plio-Pleistocene biochronology. PLoS ONE 10(8): e0133361. doi:10.1371/journal.pone.0133361.
- Gilbert, C.G., Frost, S.R., Delson, E., 2015b. Review of Olduvai cercopithecoids reveals a newly recognized taxon and biochronological connection to South Africa. Am. J. Phys. Anthropol. 156, suppl. 60, 144 (résumé).
- Gittins, R., 1985. Canonical analysis: a review with applications in ecology. Springer-Verlag, Berlin.
- Glauns, J.A., Joshi, S., 2006. Template estimation from unlabeled point set data and surfaces for computational anatomy. In: Pennec, X., Joshi, S. (Eds.), Proceedings of the International Workshop on the Mathematical Foundations of Computational Anatomy.
- Gommery, D., Thackeray, J.F., Sénégal, F., Potze, S., Kgasi, L., 2008. The earliest primate (*Parapapio* sp.) from the Cradle of Humankind World Heritage Site (Waypoint 160, Bolt's Farm, South Africa). S. Afr. J. Sci. 104, 405-408.
- Gommery, D., Thackeray, J.F., Sénégal, F., Potze, S., Kgasi, L., 2009. Additional fossils of *Parapapio* sp. from Waypoint 160 (Bolt's Farm, South Africa), dated between 4 and 4.5 million years ago. Ann. Transv. Mus. 46, 63-72.
- Gommery, D., Sénégal, F., Potze, S., Kgasi, L., Thackeray, J.F., 2014. Cercopithecoidea material from the Middle Pliocene site, Waypoint160, Bolt's Farm, South Africa. Ann. Ditsong Nat. Mus. Nat. Hist. 4, 1-8.
- Gonzales, L.A., Benefit, B.R., McCrossin, M.L., Spoor, F., 2015. Cerebral complexity preceded enlarged brain size and reduced olfactory bulbs in Old World monkeys. Nat. Commun. 6, 7580.
- Gorjanović-Kramberger, D., 1902. Der paläolithische Mensch und seine Zeitgenossen aus dem Diluvium von Krapina in Kroatien II. Mitt. Anthropol. Ges. Wien 32, 189-216.
- Gorjanović-Kramberger, D., 1906. Der diluviale Mensch von Krapina in Kroatien. Wiesbaden, Kriedel.

- Granger, D.E., Gibbon, R.J., Kuman, K., Clarke, R.J., Bruxelles, L., Caffee, M.W., 2015. New cosmogenic burial ages for Sterkfontein Member 2 *Australopithecus* and Member 5 Oldowan. *Nature* 522, 85-88.
- Gray, H., 1918. *Anatomy of the human body*. Lea & Febiger, Philadelphia.
- Grellet-Tinner, G., Sim, C.M., Kim, D.H., Trimby, P., Higa, A., An, S.L., Oh, H.S., Kim, T., Kardjilov, N., 2011. Description of the first lithostrotian titanosaur embryo *in ovo* with Neutron characterization and implications for lithostrotian Aptian migration and dispersion. *Gondwana Res.* 20, 621-629.
- Grenander, U., Miller, M.I., 1998. Computational anatomy: an emerging discipline. *Quart. Appl. Math.* 56, 617-694.
- Grine, F.E., 1988. Evolutionary history of the “robust” australopithecines: a summary and historical perspective. In: Grine, F. (Ed.), *Evolutionary history of the robust australopithecines*. Aldine de Gruyter, New York, pp. 509-520.
- Grine, F.E., 1993. Description and preliminary analysis of new hominid craniodental fossils from the Swartkrans Formation. In: Brain, C. (Ed.), *Swartkrans: a Cave’s Chronicle of Early Man*. Transvaal Museum, Pretoria, pp. 75–116.
- Grine, F.E., 2005. Early *Homo* at Swartkrans, South Africa: a review of the evidence and an evaluation of recently proposed morphs. *S. Afr. J. Sci.* 101, 43-52.
- Grine, F.E., Spencer, M.A., Demes, B., Smith, H.F., Strait, D.S., Constant, D.A., 2005. Molar enamel thickness in the chacma baboon, *Papio ursinus* (Kerr 1792). *Am. J. Phys. Anthropol.* 122, 812-822.
- Groves, C., 2000. The phylogeny of the Cercopithecoidea. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World Monkeys*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 77-98.
- Groves, C., 2001. Why taxonomic stability is a bad idea, or why are there so few species of primates (or are there?). *Evol. Anthropol.* 10, 192-198.
- Groves, C.P., 2005. Primates. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 111–184.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G.W., Bookstein, F.L., 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *J. Hum. Evol.* 57, 48-62.
- Gunz, P., Ramsier, M., Kuhrig, M., Hublin, J.-J., Spoor, F., 2012. The mammalian bony labyrinth reconsidered, introducing a comprehensive geometric morphometric approach. *J. Anat.* 220, 529-543.
- Gupta, V.J., 1977. Fossil cercopithecoid from the Lower Boulder Conglomerate Formation (Middle Pleistocene) of Mirzapur, Kharar Tehsil, District Ropar, Punjab. *Rec. Res. Geol. (Chandigarh)* 3, 450-452.
- Harris, E.E., 2000. Molecular systematics of the Old World monkey tribe Papionini: analysis of the total available genetic sequences. *J. Hum. Evol.* 38, 235-256.
- Hartwig, W., 2002. *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Haughton, S., 1925. A note on the occurrence of a species of baboon in limestone deposits near Taung. *Trans. R. Soc. S. Afr.* 12:lxviii.
- Heaton, J.L., 2006. Taxonomy of the Sterkfontein fossil Cercopithecinae: the Papionini of Members 2 and 4 (Gauteng, South Africa). Thèse de doctorat, Indiana University.

- Herries, A.I.R., 2003. Magnetostratigraphic seriation of South African hominin palaeocaves. Thèse de doctorat, University of Liverpool (dans Latham et al., 2007).
- Herries, A.I.R., Shaw, J., 2011. Palaeomagnetic analysis of the Sterkfontein palaeocave deposits: implications for the age of the hominin fossils and stone tool industries. *J. Hum. Evol.* 60, 523-539.
- Herries, A.I.R., Curnoe, D., Adams, J.W., 2009. A multi-disciplinary seriation of early *Homo* and *Paranthropus* bearing palaeocaves in southern Africa. *Quatern. Int.* 202, 14-28.
- Hlusko, L.J., Suwa, G., Kono, R.T., Mahaney, M.C., 2004. Genetics and the evolution of primate enamel thickness: a baboon model. *Am. J. Phys. Anthropol.* 124, 223-233.
- Hoffman, J.W., de Beer, F.C., 2012. Characteristics of the micro-focus X-ray tomography facility (MIXRAD) at Necsa in South Africa. 18th World Conference of Nondestructive Testing, Durban, South Africa.
- Holloway, R.L., 1978. The relevance of endocasts for studying primate brain evolution. In: Noback, C.R. (Ed.), *Sensory Systems of Primates*. Plenum Press, New York, pp. 181-200.
- Holloway, R.L., Broadfield, D.C., Yuan, M.S., 2004. *The Human Fossil Record: Brain Endocasts, the Paleoneurological Evidence*. Wiley-Liss, Hoboken.
- Iwamoto, M., 1982. A fossil baboon skull from the lower Omo basin, southwestern Ethiopia. *Primates* 23, 533-541.
- Jablonski, N.G., 1993. *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Jablonski, N.G., 2002. Fossil Old World monkeys: the late Neogene radiation. In: Hartwig, W. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 255-299.
- Jablonski, N.G., Frost, S.R., 2010. Cercopithecoidea. In: Werdelin, L., Sanders, W.J. (Eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, pp. 393-428.
- Jablonski, N.G., Leakey, M.G., 2008. Koobi Fora Research Project. Vol. 6. *The Fossil Monkeys*. California Academy of Sciences, San Francisco.
- Jeffery, N., Spoor, F., 2004. Prenatal growth and development of the modern human labyrinth. *J. Anat.* 204, 71-92.
- Jernvall, J., 2000. Linking development with generation of novelty in mammalian teeth. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 97, 2641-2645.
- Jernvall, J., Jung, H.-S., 2000. Genotype, phenotype, and developmental biology of molar tooth characters. *Yearb. Phys. Anthropol.* 43, 171-190.
- Jolly, C.J., 1970. The seed eaters: a new model of hominid differentiation based on a baboon analogy. *Man* 5, 5-26.
- Jolly, C.J., 1972. The classification and natural history of *Theropithecus* (*Simopithecus*) (Andrews, 1916), baboons of the African Plio-Pleistocene. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Geol.* 22, 1-122.
- Jolly, C., 1993. Species, subspecies, and baboon systematics. In: Kimbel, W., Martin, L. (Eds.), *Species, Species Concepts, and Primate Evolution*. Plenum Publishing, New York, pp. 67-107.
- Jolly, C.J., 2001. A proper study for mankind: analogies from the papionin monkeys and their implications for human evolution. *Yearb. Phys. Anthropol.* 44, 177-204.

- Jones, T.R., 1937. A new fossil from Sterkfontein, Krugersdorp, Transvaal. S. Afr. J. Sci. 33, 709-728.
- Kardjilov, N., Baechler, S., Bastürk, M., Dierick, M., Jolie, J., Lehmann, E., Materna, T., Schillinger, B., Vontobel, P., 2003. New features in cold neutron radiography and tomography. Part II: applied energy-selective neutron radiography and tomography. Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. A 501, 536-546.
- Kashima, M., Sawada, K., Fukunishi, K., Sakata-Haga, H., Tokado, H., Fukui, Y., 2008. Development of cerebral sulci and gyri in fetuses of cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). II. Gross observation of the medial surface. Brain Struct. Funct. 212, 513-520.
- Kato, A., Tang, N., Borries, C., Papakyrikos, A.M., Hinde, K., Miller, E., Kunimatsu, Y., Hirasaki, E., Shimizu, D., Smith, T.M., 2014. Intra- and interspecific variation in macaque molar enamel thickness. Am. J. Phys. Anthropol. 155, 447-459.
- Kay, R.F., 1981. The nut-crackers—a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. Am. J. Phys. Anthropol. 55, 141-151.
- Ketcham, R.A., Carlson, W.D., 2001. Acquisition, optimization and interpretation of X-ray computed tomographic imagery: applications to the geosciences. Comp. Geosci. 27, 381-400.
- Kirk, E.C., Gosselin-Ildari, A.D., 2009. Cochlear labyrinth volume and hearing abilities in primates. Anat. Rec. 292, 765-776.
- El Khoury, M., Braga, J., Dumoncel, J., Nancy, J., Esclassan, R., Vaysse, F., 2014. The human semicircular canals orientation is more similar to the bonobos than to the chimpanzees. PLoS ONE 9(4): e93824. doi:10.1371/journal.pone.0093824.
- Kobayashi, Y., Matsui, T., Haizuka, Y., Ogihara, N., Hirai, N., Matsumura, G., 2014. Cerebral sulci and gyri observed on macaque endocasts. In: Akazawa, T., Ogihara, N., Tanabe, H.C., Terashima, H. (Eds), Dynamics of learning in Neanderthals and modern humans, vol 2. Springer, Japan, pp 131-137.
- Kono, R., 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. Anthropol. Sci. 112, 121-146.
- Kullmer, O., 2008. The fossil suidae from the Plio-Pleistocene Chiwondo Beds of northern Malawi, Africa. J. Vert. Paleontol. 208, 208-216.
- Kullmer, O., Sandrock, O., Abel, R., Schrenk, F., Bromage, T.G., Juwayeyi, Y.M., 1999. The first *Paranthropus* from the Malawi rift. J. Hum. Evol. 37, 121-127.
- Kullmer, O., Sandrock, O., Kupczik, K., Frost, S.R., Volpato, V., Bromage, T.G., Schrenk, F., 2011. New primate remains from Mwenirondo, Chiwondo Beds in northern Malawi. J. Hum. Evol. 61, 617-623.
- Kuman, K., Clarke, R.J., 2000. Stratigraphy, artefact industries and hominid associations for Sterkfontein, Member 5. J. Hum. Evol. 38, 827-847.
- Kuman, K., Field, A.S., Thackeray, J.F., 1997. Discovery of new artefacts at Kromdraai. S. Afr. J. Sci. 93, 187-193.
- Latham, A.G., Herries, A.I.R., Sinclair, A.G.M., Kuykendall, K., 2002. Re-examination of the lower stratigraphy in the classic section, Limeworks Site, Makapansgat, South Africa. Hum. Evol. 17, 207-214.

- Latham, A.G., Herries, A.I.R., Kuykendall, K., 2003. The formation and sedimentary infilling of the Limeworks Cave, Makapansgat, South Africa. *Palaeont. Afr.* 39, 69-82.
- Latham, A.G., Herries, A.I.R., Kuykendall, K., 2007. Bone breccias, bone dumps, and sedimentary sequences of the western Limeworks, Makapansgat, South Africa. *J. Hum. Evol.* 52, 388-400.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *J. Stat. Softw.* 25, 1-18.
- Leakey, M.G., 1982. Extinct large colobines from the Plio-Pleistocene of Africa. *Am. J. Phys. Anthropol.* 58, 153-172.
- Leakey, M.G., 1993. Evolution of *Theropithecus* in the Turkana Basin. In: Jablonski, N.G. (Ed.), *Theropithecus: The Rise and Fall of a Primate Genus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 85-123.
- Lebrun, R., Ponce de León, M., Tafforeau, P., Zollikofer, C., 2010. Deep evolutionary roots of strepsirrhine primate labyrinthine morphology. *J. Anat.* 216, 368-380.
- Lockwood, C.A., Tobias, P.V., 2002. Morphology and affinities of new hominin cranial remains from member 4 of the Sterkfontein formation, Gauteng province, South Africa. *J. Hum. Evol.* 42, 389-450.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Falk, D., Faupl, P., Illerhaus, B., Kullmer, O., Richter, W., Said, H., Sandrock, O., Schäfer, K., Urbanek, C., Viola, B.T., Weber, G.W., Seidler H., 2004. Early Pliocene hominid tooth from Galili, Somali Region, Ethiopia. *Coll. Antrop.* 28, 65-76.
- Macchiarelli, R., Mazurier, A., Volpato, V., 2007. L'apport des nouvelles technologies à l'étude des Néandertaliens. In: Vandermeersch, B., Maureille, B. (Eds.), *Les Néandertaliens. Biologie et cultures*. Editions du CTHS, Paris, pp. 169-179.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Mazurier, A., 2008. Virtual dentitions: touching the hidden evidence. In: Irish, J.D., Nelson, G.C. (Eds.), *Technique and application in dental anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 426-448.
- Macchiarelli, R., Mazurier, A., Illerhaus, B., Zanolli, C., 2009. *Ouranopithecus macedoniensis*: virtual reconstruction and 3D analysis of a juvenile mandibular dentition (RPI-82 and RPI-83). *Geodiversitas* 31, 851-863.
- Macchiarelli, R., Bayle, P., Bondioli, L., Mazurier, A., Zanolli, C., 2013. From outer to inner structural morphology in dental anthropology. The integration of the third dimension in the visualization and quantitative analysis of fossil remains. In: Scott, G.R., Irish, J.D. (Eds.), *Anthropological Perspectives on Tooth Morphology. Genetics, Evolution, Variation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 250-277.
- Maier, W., 1970. New fossil Cercopithecoidea from the lower Pleistocene cave deposits of the Makapansgat Limeworks, South Africa. *Palaeont. Afr.* 13, 69-107.
- Maier, W., 1972. The first complete skull of *Simopithecus darti* from Makapansgat, South Africa, and its systematic position. *J. Hum. Evol.* 1, 395-405.
- Malinzak, M.D., Kay, R.F., Hullar, T.E., 2012. Locomotor head movements and semicircular canal morphology in primates. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 109, 17914-1799.
- Malkova, L., Heuer, E., Saunders, R.C., 2006. Longitudinal magnetic resonance imaging study of rhesus monkey brain development. *Eur. J. Neurosci.* 24, 3204-3212.

- Manoussaki, D., Chadwick, R.S., Ketten, D.R., Arruda, J., Dimitriadis, E.K., O'Malley J.T., 2008. The influence of cochlear shape on low-frequency hearing. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 6162-6166.
- Maret, D., 2010. Morphométrie haute resolution des germes dentaires : évaluation du Cone Beam CT en tant qu'outil de mesure. Thèse de doctorat, Université de Toulouse.
- Martin, L.B., 1983. Relationships of the later Miocene Hominoidea. Thèse de doctorat, University College of London.
- Martin, L.B., 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314, 260-263.
- Martini, J., Kavalieris, I., 1976. The karst of the Transvaal (South Africa). *Int. J. Spel.* 8, 229-251.
- Martini, J.E.J., Wipplinger, P.E., Moen, H.F.G., Keyser, A., 2003. Contribution to the speleology of Sterkfontein cave, Gauteng Province, South Africa. *Int. J. Spel.* 32, 43-69.
- Martínez-Navarro, B., Claret, A., Shabel, A.B., Pérez-Claros, J.A., Lorenzo, C., Palmqvist, P., 2005. Early Pleistocene „hominid remains” from southern Spain and the taxonomic assignment of the Cueva Victoria phalanx. *J. Hum. Evol.* 48, 517-523.
- Martínez-Navarro, B., Palmqvist, P., Shabel, A.B., Pérez-Claros, J.A., Lorenzo, C., Claret, A., 2008. Reply to Gibert et al. (2008) on the supposed human phalanx from Cueva Victoria (Cartagena, Spain). *J. Hum. Evol.* 54, 157-161.
- Mayr, E., Linsley, E.G., Usinger, R.L., 1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. McGraw-Hill, New York.
- Mazurier, A., 2006. Relations entre comportement locomoteur et variation corticotrabéculaire du plateau tibial chez les primates: analyse quantitative non invasive à haute résolution (SR- μ CT) et applications au registre fossile. Thèse de doctorat, Université de Poitiers.
- Mazurier, A., Volpato, V., Macchiarelli, R., 2006. Improved noninvasive microstructural analysis of fossil tissues by means of SR-microtomography. *Appl. Phys. A Mater. Sci. Proc.* 83, 229-233.
- McFadden, P.L., Brock, A., Partridge, T.C., 1979. Palaeomagnetism and the age of the Makapansgat hominid site. *Earth Planet. Sci. Lett.* 44, 373-382.
- McGraw, W.S., Pampush, J.D., Daegling, D.J., 2012. Enamel thickness and durophagy in mangabeys revisited. *Am. J. Phys. Anthropol.* 147, 326-333.
- McKee, J.K., 1991. Paleo-ecology of the Sterkfontein hominids: a review and synthesis. *Palaeont. Afr.* 28, 41-51.
- McKee, J.K., 1993a. Faunal dating of the Taung hominid fossil deposit. *J. Hum. Evol.* 25, 363-376.
- McKee, J.K., 1993b. Taxonomic and evolutionary affinities of *Papio izodi* fossils from Taung and Sterkfontein. *Palaeont. Afr.* 30, 43-49.
- McKee, J.K., Keyser, A.W., 1994. Craniodental remains of *Papio angusticeps* from the Haasgat cave site, South Africa. *Int. J. Primatol.* 15, 823-841.
- McKee, J.K., Tobias, P.V.T., 1994. Taung stratigraphy and taphonomy: preliminary results based on the 1988-93 excavations. *S. Afr. J. Sci.* 90, 233-235.

- McKee, J.K., Thackeray, J.F., Berger, L.R., 1995. Faunal assemblage seriation of Southern African Pliocene and Pleistocene fossil deposits. *Am. J. Phys. Anthropol.* 96, 235-250.
- McKee, J.K., von Mayer, A., Kuykendall, K., 2011. New species of *Cercopithecoides* from Haasgat, North West Province, South Africa. *J. Hum. Evol.* 60, 83-93.
- Mees, F., Swennen, R., van Geet, M., Jacobs, P., 2003. Applications of X-ray Computed Tomography in the Geosciences. Geological Society, London.
- Meyer, F., Beucher, S., 1990. Morphological segmentation. *J. Vis. Commun. Image Represent.* 1, 21-46.
- Miller, M.I., Christensen, G., Amit, Y., Grenander, U., 1993. Mathematical textbook of deformable neuroanatomies. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 90, 11944-11948.
- Mitteroecker, P., Bookstein, F.L., 2011. Linear discrimination, ordination, and the visualization of selection gradients in modern morphometrics. *Evol. Biol.* 38, 100-114.
- Moggi-Cecchi, J., Grine F.E., Tobias, P.V., 2006. Early hominid dental remains from Members 4 and 5 of the Sterkfontein Formation (1966-1996 excavations): catalogue, individual associations, morphological descriptions and initial metrical analysis. *J. Hum. Evol.* 50, 239-328.
- Mollett, O.D., 1947. Fossil mammals from the Makapan Valley, Potgietersrust. I. Primates. *S. Afr. J. Sci.* 43, 295-303.
- Morgan, L.E., Renne, P.R., Kieffer, G., Piperno, M., Gallotti, R., Raynal, J.-P., 2012. A chronological framework for a long and persistent archaeological record: Melka Kunture, Ethiopia. *J. Hum. Evol.* 62, 104-115.
- Moss, M.L., Young, R.W., 1960. A functional approach to craniology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 18, 281-292.
- Mussi M., Altamura, F., Macchiarelli, R., Melis, R.T., Spinapolice, E.E., 2014. Garba III (Melka Kunture, Ethiopia): a MSA site with archaic *Homo sapiens* remains revisited. *Quatern. Int.* 343, 28-39.
- Nakatsukasa, M., Mbua, E., Sawada, Y., Sakai, T., Nakaya, H., Yano, W., Kanimatsu, Y., 2010. Earliest colobine skeletons from Nakali, Kenya. *Am. J. Phys. Anthropol.* 143, 365-382.
- Neubauer, S., 2014. Endocasts: possibilities and limitations for the interpretation of human brain evolution. *Brain Behav. Evol.* 84, 117-134.
- Neubauer, S., Gunz, P., Hublin, J.-J., 2010. Endocranial shape changes during growth in chimpanzees and humans: a morphometric analysis of unique and shared aspects. *J. Hum. Evol.* 59, 555-566.
- Norman, N., Whitfield, G., 2006. Geological journeys: a traveller's guide to South Africa's rocks and landforms. Struik Nature, Cape Town.
- Newman, T.K., Jolly, C.J., Rogers, J., 2004. Mitochondrial phylogeny and systematics of baboons (*Papio*). *Am. J. Phys. Anthropol.* 124, 17-27.
- Oates, J.F., Bocian, C.M., Terranova, C.J., 2000. The loud calls of black-and-white colobus monkeys: their adaptive and taxonomic significance in light of new data. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), *Old World Monkeys*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 431-452.
- Olejniczak, A.J., Martin, L.B., Ulhaas, L., 2004. Quantification of dentine shape in anthropoid primates. *Ann. Anat.* 186, 479-485.

- Olejniczak, A.J., Gilbert, C.C., Martin, L.B., Smith, T.M., Ulhaas, L., Grine, F.E., 2007. Morphology of the enamel-dentine junction in sections of anthropoid primate maxillary molars. *J. Hum. Evol.* 53, 292-301.
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Feeney, R.N.M., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Bondioli, L., Rosas, A., Fortea, J., de la Rasilla, M., Garcia-Tabernero, A., Radovčić, J., Skinner, M.M., Toussaint, M., Hublin, J.-J., 2008a. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars. *J. Hum. Evol.* 55, 12-23.
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Skinner, M.M., Grine, F.E., Feeney, R.N.M., Thackeray, J.F., Hublin, J.-J., 2008b. Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*. *Biol. Lett.* 4, 406-410.
- Olejniczak, A.J., Tafforeau, P., Feeney, R.N.M., Martin, L.B., 2008c. Three-dimensional primate molar enamel thickness. *J. Hum. Evol.* 54, 187-195.
- Partridge, T.C., 1973. Geomorphological dating of cave opening at Makapansgat, Sterkfontein, Swartkrand and Taung. *Nature* 246, 75-79.
- Partridge, T.C., 1978. Re-appraisal of lithostratigraphy of Sterkfontein hominid site. *Nature* 275, 282-287.
- Partridge, T.C., 1979. Re-appraisal of lithostratigraphy of Makapansgat Limeworks hominid site. *Nature* 279, 484-488.
- Partridge, T.C., 1982. Some preliminary observations on the stratigraphy and sedimentology of the Kromdraai B hominid site. *Palaeoecol. Afr. Surround. Isl.* 15, 3-12.
- Partridge, T.C., Shaw, J., Heslop, D., Clarke, R.J., 1999. The new hominid skeleton from Sterkfontein, South Africa: age and preliminary assessment. *J. Quatern. Sci.* 14, 293-298.
- Peabody, F.E., 1954. Travertines and cave deposits of the Kaap escarpment of South Africa, and the type locality of *Australopithecus africanus* Dart. *Bull. Geol. Soc. Am.* 65, 671-706 (résumé).
- Pickering, R., Kramers, D., 2010. Re-appraisal of the stratigraphy and determination of new U-Pb dates for the Sterkfontein hominin site, South Africa. *J. Hum. Evol.* 59, 70-86.
- Pickering, T.R., Clarke, R.J., Heaton, J.L., 2004. The context of StW 573, an early hominid skull and skeleton from Sterkfontein Member 2: taphonomy and paleoenvironment. *J. Hum. Evol.* 46, 277-295.
- Pickering, R., Kramers, J.D., Hancox, P.J., de Ruiter, D.J., Woodhead, J.D., 2011. Contemporary flowstone development links early hominin bearing cave deposits in South Africa. *Earth Planet. Sci. Lett.* 306, 23-32.
- Pickering, T.R., Heaton, J.L., Clarke, R.J., Sutton, M.B., Brain, C.K., Kuman, K., 2012. New hominid fossils from member 1 of the Swartkrans formation, South Africa. *J. Hum. Evol.* 62, 618-628.
- Pickford, M., 2013. The diversity, age, biogeographic and phylogenetic relationships of Plio-Pleistocene suids from Kromdraai, South Africa. *Ann. Ditsong Nat. Mus. Nat. Hist.* 3, 11-32.
- Piperno, M., Collina, C., Gallotti, R., Raynal, J.-P., Kieffer, G., Le Bourdonnec, F.-X., Poupeau, G., Geraads, D., 2009. Obsidian exploitation and utilization during the Oldowan at Melka Kunture (Ethiopia). In: Hovers, E., Braun, D.R. (Eds.), *Interdisciplinary Approaches to the Oldowan*. Springer, Dordrecht, pp. 111-128.

- Quinif, Y., Bruxelles, L., 2011. L'altération de type « fantôme de roche » : processus, évolution et implications pour la karstification. *Géomorphologie* 4, 349-358.
- Radinsky, L., 1974. The fossil evidence of anthropoid brain evolution. *Am. J. Phys. Anthropol.* 41, 5-28.
- Radinsky, L., 1975. Primate brain evolution. *Am. Sci.* 63, 656-663.
- Radinsky, L., 1977. Early primate brains: facts and fiction. *J. Hum. Evol.* 6, 79-86.
- Reed, K.E., 1998. Using large mammal communities to examine ecological and taxonomic organization and predict vegetation in extant and extinct assemblages. *Paleobiology* 24, 384-408.
- Richard, C., Laroche, N., Malaval, L., Dumollard, J.M., Martin, C., Peoch, M., Vico, L., Prades, J.M., 2010. New insight into the bony labyrinth: a microcomputed tomography study. *Auris Nasus Larynx* 37, 155-161.
- Robinson, J.T., 1962. Sterkfontein stratigraphy and the significance of the extension site. *S. Afr. Archaeol. Bull.* 17, 87-107.
- Robinson, J.T., 1970. New finds at the Swartkrans australopithecines site. *Nature* 225, 1217-1219.
- Roerdink, J., Meijster, A., 2001. The watershed transform: definitions, algorithms and parallelization strategies. *Fund. Inform.*, 41, 187-228.
- Rook, L., Bondioli, L., Casali, F., Rossi, M., Köhler, M., Moyá Solá, S., Macchiarelli, R., 2004. The bony labyrinth of *Oreopithecus bambolii*. *J. Hum. Evol.* 46, 349-356.
- Rook, L., Ghinassi, M., Libsekal, Y., Martínez-Navarro, B., Medin, T., Papini, M., 2010. Stratigraphic context and taxonomic assessment of the large cercopithecoid (Primates, Mammalia) from the late Early Pleistocene palaeoanthropological site of Buia (Eritrea). *J. Hum. Evol.* 59, 692-697.
- Rossi, M., Casali, F., Romani, D., Bondioli, L., Macchiarelli, R., Rook, L., 2004. MicroCT scan in paleobiology: application to the study of dental tissues. *Nucl. Instrum. Meth. Phys. Res. B* 213, 747-750.
- Salazar-Ciudad, I., Jernvall, J., 2002. A gene network model accounting for development and evolution of mammalian teeth. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 99, 8116-8120.
- Sawada, K., Sun, X.Z., Fukunishi, K., Kashima, M., Sakata-Haga, H., Tokado, H., Aoki, I., Fukui, Y., 2009. Developments of sulcal pattern and subcortical structures of the forebrain in cynomolgus monkey fetuses: 7-tesla magnetic resonance imaging provides high reproducibility of gross structural changes. *Brain Struct. Funct.* 213, 469-480.
- Scarfe, W.C., Farman, A.G., Sukovic, P., 2006. Clinical applications of cone-beam computed tomography in dental practice. *J. Can. Dent. Assoc.* 72, 75-80.
- Szwarcz, H.P., Grün, R., Tobias, P.V., 1994. ESR dating studies of the australopithecine site of Sterkfontein, South-Africa. *J. Hum. Evol.* 26, 175-181.
- Schwarz, D., Vontobel, P., Lehmann, E.H., Meyer, C.A., Bongartz, G., 2005. Neutron tomography of internal structures of vertebrate remains: a comparison with X-ray computed tomography. *Palaeont. Electron.* 8, 30A. http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_2/icht/issue2_05.htm.
- Scott, J.E., 2011. Folivory, frugivory, and postcanine size in the Cercopithecoidea revisited. *Am. J. Phys. Anthropol.* 146, 20-27.

- Shellis, R.P., Beynon, A.D., Reid, D.J., Hiiemae, K.M., 1998. Variations in molar enamel thickness among primates. *J. Hum. Evol.* 35, 507-522.
- Silcox, M.T., Bloch, J.I., Boyer, D.M., Godinot, M., Ryan, T.M., Spoor, F., Walker, A., 2009. Semicircular canal system in early primates. *J. Hum. Evol.* 56, 315-327.
- Singleton, M., 2002. Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *J. Hum. Evol.* 42, 547-578.
- Sponheimer, M., Reed, K.E., Lee-Thorp, J.A., 1999. Combining isotopic and ecomorphological data to refine bovid paleodietary reconstruction: a case study from the Makapansgat Limeworks hominin locality. *J. Hum. Evol.* 36, 705-718.
- Spoor, F., 1993. The comparative morphology and phylogeny of the human bony labyrinth. Thèse de doctorat, University of Utrecht.
- Spoor, F., Zonneveld, F., 1995. Morphometry of the primate bony labyrinth: a new method based on high-resolution computed tomography. *J. Anat.* 186, 271-286.
- Spoor, F., Zonneveld, F., 1998. Comparative review of the human bony labyrinth. *Yearb. Phys. Anthropol.* 41, 211-251.
- Spoor, F., Zonneveld, F., Macho, G.A., 1993. Linear measurements of cortical bone and dental enamel by computed tomography: applications and problems. *Am. J. Phys. Anthropol.* 91, 469-484.
- Spoor, F., Wood, B., Zonneveld, F., 1994. Implications of early hominid labyrinthine morphology for evolution of human bipedal locomotion. *Nature* 369, 645-648.
- Spoor, F., Jeffery, N., Zonneveld, F., 2000a. Imaging skeletal growth and evolution. In: O'Higgins, P., Cohn, M.J. (Eds), *Development, growth and evolution. Implications for the study of the hominoid skeleton*. Academic Press, London, pp. 123-161.
- Spoor, F., Jeffery, N., Zonneveld, F., 2000b. Using diagnostic radiology in human evolutionary studies. *J. Anat.* 197, 61-76.
- Spoor, F., Bajpai, S., Hussain, S.T., Kumar, K., Thewissen, J.G.M., 2002. Vestibular evidence for the evolution of aquatic behaviour in early cetaceans. *Nature* 417, 163-166.
- Spoor, C.F., Hublin, J.-J., Braun, M., Zonneveld, F., 2003. The bony labyrinth of Neanderthals. *J. Hum. Evol.* 44, 141-165.
- Spoor, F., Garland, T., Krovitz, G., Ryan, T.M., Silcox, M.T., Walker, A., 2007. The primate semicircular canal system and locomotion. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 104, 10808-10812.
- Skinner, M.M., Gunz, P., 2010. The presence of accessory cusps in chimpanzee lower molars is consistent with a patterning cascade model of development. *J. Anat.* 217, 245-253.
- Skinner, M.M., Gunz, P., Wood, B.A., Hublin, J.-J., 2008a. Enamel-dentine junction (EDJ) morphology distinguishes the lower molars of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. *J. Hum. Evol.* 55, 979-988.
- Skinner, M.M., Wood, B.A., Boesch, C., Olejniczak, A.J., Rosas, A., Smith, T.M., Hublin, J.J., 2008b. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *J. Hum. Evol.* 54, 173-186.
- Skinner, M.M., Wood, B.A., Hublin, J.J., 2009. Protostylid expression at the enamel dentine junction and enamel surface of mandibular molars of *Paranthropus robustus* and *Australopithecus africanus*. *J. Hum. Evol.* 56, 76-85.
- Smith, B., 1991. Dental development and the evolution of life history in Hominidae. *Am. J. Phys. Anthropol.* 86, 157-174.

- Smith, R.J., Jungers, W.L., 1997. Body mass in comparative primatology. *J. Hum. Evol.* 32, 523-559.
- Smith, B.H., Crummett, T.L., Brandt, K.L., 1994. Ages of eruption of primate teeth: a compendium for aging individuals and comparing life histories. *Am. J. Phys. Anthropol.* 37, 177-231.
- Stock, S.R., 2009. Microcomputed tomography methodology and applications. CRC Press, Londres.
- Strait, D.S., Wood, B.A., 1999. Early hominid biogeography. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 9196-9200.
- Strasser, E., Delson, E., 1987. Cladistic analysis of cercopithecoid relationships. *J. Hum. Evol.* 16, 81-99.
- Stratford, D., Bruxelles, L., Clarke, R.J., Kuman, K., 2012. New interpretations on the stratigraphy of the fossil and archaeology bearing deposits of the Name Chamber, Sterkfontein. *S. Afr. Arch. Bull.* 67, 159-167.
- Subsol, G., Gesquière, G., Braga, J., Thackeray, F., 2010. 3D automatic methods to segment "virtual" endocasts: state of the art and future directions. *Am. J. Phys. Anthropol.* 141, suppl. 50, 226-227 (résumé).
- Susman, R.L., de Ruiter, D., Brain, C.K., 2001. Recently identified postcranial remains of *Paranthropus* and Early *Homo* from Swartkrans Cave, South Africa. *J. Hum. Evol.* 41, 607-629.
- Sutton, M., 2008. Tomographic techniques for the study of exceptionally preserved fossils. *Proc. R. Soc. B.* 275, 1587-1593.
- Sutton, M.B., Pickering, T.R., Pickering, R., Brain, C.K., Clarke, R.J., Heaton, J.L., Kuman, K., 2009. Newly discovered fossil- and artifact-bearing deposits, uranium-series ages, and Plio-Pleistocene hominids at Swartkrans Cave, South Africa. *J. Hum. Evol.* 57, 688-696.
- Suwa, G., Kono, R.T., 2005. A micro-CT based study of linear enamel thickness in the mesial cusp section of human molars: reevaluation of methodology and assessment of within-tooth, serial, and individual variation. *Anthropol. Sci.* 113, 273-289.
- Swanson, L.W., 2011. Brain Architecture. Understanding the Basic Plan. Oxford University Press, Oxford.
- Swindler, D.R., 2002. Primate dentition. An introduction to the teeth of non-human primates. Cambridge University Press, Cambridge.
- Swindler, D.R., Meekins, D., 1991. Dental development of the permanent mandibular teeth in the baboon, *Papio cynocephalus*. *Am. J. Hum. Biol.* 3, 571-580.
- Szalay, F.S., Delson, E., 1979. Evolutionary History of the Primates. Academic Press, New York.
- Tamrat, E., Thouveny, N., Maurice Taieb, M., Brugal, J.P., 2014. Magnetostratigraphic study of the Melka Kunture archaeological site (Ethiopia) and its chronological implications. *Quatern. Int.* 343, 5-16.
- Thackeray, J. F., Braga, J., 2015. Kromdraai, a birthplace of *Paranthropus* in the Cradle of Humankind. African Sun Media, South Africa (sous presse).
- Thackeray, J. F., Myer, S., 2004. *Parapapio broomi* and *Parapapio jonesi* from Sterkfontein: males and females of one species? *Ann. Transv. Mus.* 41, 79-82.

- Thackeray, J.F., de Ruiter, D., Berger, L., van der Merwe, N., 2001. Hominid fossils from Kromdraai: a revised list of specimens discovered since 1938. *Ann. Transv. Mus.* 38, 43-56.
- Thackeray, J.F., Kirschvink, J.L., Raub, T.D., 2002. *Palaeomagnetic analyses of calcified deposits from the Plio-Pleistocene hominid site of Kromdraai, South Africa*. *S. Afr. J. Sci.* 98, 537-540.
- Tobias, P.V., Vogel, J.C., Oschadleus, H.D., Partridge, T.C., McKee, J.K., 1993. New isotopic and sedimentological measurements on the Thabaseek deposits and their bearing on the dating of the Taung hominid. *Quatern. Res.* 40, 360-367.
- Toennies, K.D., 2012. *Guide to Medical Image Analysis. Methods and Algorithms*. Springer-Verlag, London.
- Tosi, A.J., Disotell, T.S., Morales, J.C., Melnick, D.J., 2003. Cercopithecine Y-chromosome data provide a test of competing morphological evolutionary hypotheses. *Mol. Phylogenet. Evol.* 27, 510-521.
- Toussaint, M., Olejniczak, A.J., El Zaatari, S., Cattelain, P., Flas, D., Letourneux, C., Pirson S., 2010. The Neandertal lower right deciduous second molar from Trou de l'Abîme at Couvin. Belgium. *J. Hum. Evol.* 58, 56-67.
- Tremsin, A.S., Morgano, M., Panzner, T., Lehmann, E., Filgers, U., Vallerger, J.V., McPhate, J.B., Siegmund, O.H.W., Feller, W.B., 2014. High resolution neutron imaging capabilities at BOA beamline at Paul Scherrer Institut. *Nucl. Instr. Meth. Phys. Res. A* 784, 486-493.
- Trouvé, A., 1998. Diffeomorphisms groups and pattern matching in image analysis. *Int. J. Comput. Vis.* 28, 213-221.
- Turner, A., Wood, B., 1993. Taxonomic and geographic diversity in robust australopithecines and other Plio-Pleistocene larger mammals. *J. Hum. Evol.* 24, 147-168.
- Vogel, J.C., Partridge, T.C., 1983. Preliminary radiometric ages for the Taung Tufas. In: Vogel, J.C. (Ed.), *Late Cainozoic: Palaeoclimates of the Southern Hemisphere*. Balkema, Rotterdam, pp. 507-514 (dans McKee, 1993a).
- Vrba, E.S., 1975. Some evidence of chronology and palaeoecology of Sterkfontein, Swartkrans and Kromdraai from the fossil Bovidae. *Nature* 254, 301-304.
- Vrba, E., 1981. The Kromdraai australopithecine site revisited in 1980: recent investigations and results. *Ann. Transv. Mus.* 33, 17-60.
- Vrba, E.S., 1985. Early hominids in southern Africa: updated observations on chronological and ecological background. In: Tobias, P.V. (Ed.), *Hominid Evolution: Past, Present and Future*. Alan R. Liss, New York, pp. 195-200.
- Vrba, E.S., 1992. Mammals as a key to evolutionary theory. *J. Mammal.* 73, 1-28.
- Vrba, E., Panagos, D.C., 1982. New perspectives on taphonomy, palaeoecology and chronology of the Kromdraai apeman. *Palaeoecol. Afr. Surround. Isl.* 15, 13-26.
- Walker, J., Cliff, R.A., Latham, A.G., 2006. U-Pb isotopic age of the StW 573 hominid from Sterkfontein, South Africa. *Science* 314, 1592-1594.
- Watson, V., 1993. Composition of the Swartkrans bone accumulations, in terms of skeletal parts and animals represented. In: Brain, C.K. (Ed.), *Swartkrans: a Cave's Chronicle of Early Man*. Transvaal Museum, Pretoria, pp. 35-73.

- Williams, F.L., Ackermann, R.R., Leigh, S.R., 2007. Inferring Plio-Pleistocene southern biochronology from facial affinities in *Parapapio* and other fossil papionins. *Am. J. Phys. Anthropol.* 132, 163-174.
- Williams, B.A., Ross, C.F., Frost, S.R., Waddle, D.M., Gabadirwe, M., Brook, G.A., 2012. Fossil *Papio* cranium from !Ncumtsa (Koanaka) Hills, western Ngamiland, Botswana. *Am. J. Phys. Anthropol.* 149, 1-17.
- Winkler, B. 2006. Applications of neutron radiography and neutron tomography. *Rev. Min. Geochem.* 63, 459-471.
- Wood, B., Collard, M., 1999. The human genus. *Science* 284, 65-71.
- Yoshizawa, S., Belyaev, A., Yokota, H., Seidel, H.-P., 2007. Fast and faithful geometric algorithm for detecting crest lines on meshes. *Proceedings of the 15th Pacific Conference on Computer Graphics and Applications*, pp. 231-237.
- Yoshizawa, S., Belyaev, A., Yokota, H., Seidel, H.P., 2008. Fast, robust, and faithful methods for detecting crest lines on meshes. *Comput. Aided Geom. D.* 25, 545-560.
- Zanolli, C., 2011. L'organisation endostructurale de restes dentaires humains du Pléistocène inférieur final-moyen initial d'Indonésie et d'Afrique, avec une attention particulière à *Homo erectus* s.s. Caractérisation comparative à haute résolution et problématiques taxinomiques. Thèse de doctorat, Paris Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Zanolli, C., 2015. Molar crown inner structural organization in Javanese *Homo erectus*. *Am. J. Phys. Anthropol.* 156, 148-157.
- Zanolli, C., Mazurier, A., 2013. Endostructural characterization of the *H. heidelbergensis* dental remains from the early Middle Pleistocene site of Tighenif, Algeria. *C. R. Palevol* 12, 293-304.
- Zanolli, C., Bayle, P., Macchiarelli, R., 2010. Tissue proportions and enamel thickness distribution in the early Middle Pleistocene human deciduous molars from Tighenif, Algeria. *C. R. Palevol* 9, 341-348.
- Zanolli, C., Bondioli, L., Mancini, L., Mazurier, A., Widianto, H., Macchiarelli, R., 2012. Two human fossil deciduous molars from the Sangiran Dome (Java, Indonesia): outer and inner morphology. *Am. J. Phys. Anthropol.* 147, 472-481.
- Zanolli, C., Mancini, L., Kullmer, O., Macchiarelli, R., Rook, L., Schillinger, B., Schrenk, F., Tuniz, C., Vodopivec, V., 2013. Problems and limitations of X-ray microtomography for the endostructural characterization of fossil tooth tissues. 1st Int. Conf. Neutron Imaging and Neutron Methods in Archaeology and Cultural Heritage Research, München, 56-57.
- Zanolli, C., Bondioli, L., Coppa, A., Dean, M.C., Bayle, P., Candilio, F., Capuani, S., Dreossi, D., Fiore, I., Frayer, D.W., Libsekal, Y., Mancini, L., Rook, L., Medin Tekle, T., Tuniz, C., Macchiarelli, R., 2014. The late Early Pleistocene human dental remains from Uadi Aalad and Mulhuli-Amo (Buia), Eritrean Danakil: macromorphology and microstructure. *J. Hum. Evol.* 74, 96-113.
- Zinner, D., Wertheimer, J., Liedigk, R., Groeneveld, L.F., Roos, C., 2013. Baboon phylogeny as inferred from complete mitochondrial genomes. *Am. J. Phys. Anthropol.* 150, 133-140.
- Zollikofer, C.P.E., 2002. A computational approach to paleoanthropology. *Evol. Anthropol.* 11, 64-67.

Zollikofer, C.P.E., Ponce De León, M.S., Martin, R.D., 1998. Computer-assisted paleoanthropology. *Evol. Anthropol.* 6, 41-54.

8. ANNEXES

Annexe 8.1. Composition de l'échantillon actuel de référence. M : mâle ; F : femelle; ind. : indéterminé ; Rép. : République ; ad. : adulte ; subad. : sub-adulte ; juv. : juvénile. ^aAmerican Museum of Natural History, New York ; ^bMuséum national d'Histoire naturelle, Paris ; ^cMusée royal de l'Afrique centrale, Tervuren ; ^dUniversité de Toulouse III Paul Sabatier ; ^eMuséum d'Histoire naturelle de Toulouse.

espèce	spécimen	collection	provenance	sexe	âge
<i>Papio anubis</i>	1996-2508	^b MNHN	Rép. Centrafricaine	F	subad.
<i>Papio anubis</i>	1973-115	^b MNHN	Éthiopie	M	ad.
<i>Papio anubis</i>	8637	^c MRAC	Congo	F	juv.
<i>Papio anubis</i>	AD01	^d UT-PS	ind.	ind.	ind.
<i>Papio anubis</i>	AD03	^d UT-PS	ind.	ind.	ind.
<i>Papio anubis</i>	LUNHO	^d UT-PS	Mozambique	ind.	ind.
<i>Papio anubis</i>	11553	^c MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Papio anubis</i>	82185	^a AMNH	ind.	ind.	ind.
<i>Papio cynocephalus</i>	1912-862	^b MNHN	Rép. Centrafricaine	M	ad.
<i>Papio cynocephalus</i>	31230	^c MRAC	Congo	F	juv.
<i>Papio cynocephalus kindae</i>	3502	^c MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Papio cynocephalus kindae</i>	4151	^c MRAC	Congo	M	juv.
<i>Papio cynocephalus kindae</i>	3498	^c MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Papio cynocephalus kindae</i>	17979	^c MRAC	Congo	M	ad.
<i>Papio cynocephalus kindae</i>	3503	^c MRAC	Congo	F	subad.
<i>Papio hamadryas</i>	1969-447	^b MNHN	Éthiopie	M	subad.
<i>Papio hamadryas</i>	OST.AC.494	^e MHNT	ind.	ind.	ind.
<i>Papio hamadryas</i>	OST.AC.682	^e MHNT	ind.	ind.	ind.
<i>Papio ursinus</i>	AC.1442	^b MNHN	ind.	F	juv.
<i>Papio ursinus</i>	1970-411	^b MNHN	Zambie	M	subad.
<i>Papio ursinus</i>	73.034-M-0004	^c MRAC	Zambie	ind.	juv.
<i>Theropithecus gelada</i>	1969-451	^b MNHN	Éthiopie	F	ad.
<i>Theropithecus gelada</i>	1972-360	^b MNHN	Éthiopie	M	ad.
<i>Theropithecus gelada</i>	ED1	^a AMNH	ind.	F	subad.
<i>Lophocebus albigena</i>	1886-123	^b MNHN	Gabon	M	ad.
<i>Lophocebus albigena</i>	37572	^c MRAC	Congo	M	subad.
<i>Lophocebus albigena</i>	73.029-M-0109	^c MRAC	Cameroun	F	subad.
<i>Lophocebus albigena</i>	37579	^c MRAC	Congo	M	subad.
<i>Mandrillus leucophaeus</i>	73.029-M-0106	^c MRAC	Cameroun	F	ad.
<i>Mandrillus leucophaeus</i>	28425	^c MRAC	Guinée	ind.	juv.
<i>Mandrillus leucophaeus</i>	73.029-M-0105	^c MRAC	Cameroun	M	juv.
<i>Mandrillus sphinx</i>	OST.AC.488	^e MHNT	Guinée	M	ad.
<i>Mandrillus sphinx</i>	OST.AC.543	^e MHNT	Guinée	M	subad.
<i>Mandrillus sphinx</i>	OST.AC.503	^e MHNT	Guinée	ind.	ind.
<i>Mandrillus sphinx</i>	89367	^a AMNH	ind.	F	subad.
<i>Cercocebus torquatus</i>	73.018-M-0359	^c MRAC	Cameroun	F	juv.
<i>Cercocebus torquatus</i>	73.018-M-389	^c MRAC	Cameroun	M	subad.
<i>Cercocebus atys</i>	81.007-M-0041	^c MRAC	Libéria	ind.	subad.
<i>Cercocebus atys</i>	28998	^c MRAC	Libéria	M	subad.
<i>Macaca sylvanus</i>	OST.AC.490	^e MHNT	ind.	ind.	ind.
<i>Macaca sylvanus</i>	OST.AC.427	^e MHNT	ind.	ind.	ind.

espèce	spécimen	collection	provenance	sexe	âge
<i>Macaca sylvanus</i>	OST.AC.493	°MHNT	ind.	M	ad.
<i>Macaca sylvanus</i>	1	°AMNH	ind.	F	ad.
<i>Macaca nigra</i>	100820	°AMNH	ind.	M	ad.
<i>Macaca radiata</i>	OST.AC.506	°MHNT	Inde	ind.	ind.
<i>Macaca mulatta</i>	OST.AC.492	°MHNT	Inde	F	ad.
<i>Macaca sp.</i>	OST.AC.532	°MHNT	Sénégal	M	ad.
<i>Cercopithecus mona</i>	28608	°MRAC	Congo	M	ad.
<i>Cercopithecus hamlyni</i>	28411	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Cercopithecus cephus</i>	OST.AC.515	°MHNT	Guinée	F	juv.
<i>Cercopithecus cephus</i>	OST.AC.533	°MHNT	Guinée	M	ad.
<i>Erythrocebus patas</i>	OST.2002-26	°MHNT	Sénégal	F	subad.
<i>Erythrocebus patas</i>	8452	°MRAC	Congo	M	subad.
<i>Chlorocebus aethiops</i>	OST.AC.508	°MHNT	Cap vert	ind.	ad.
<i>Chlorocebus aethiops</i>	OST.AC.523	°MHNT	Sénégal	M	subad.
<i>Chlorocebus aethiops</i>	OST.AC.540	°MHNT	Afrique du Sud	M	subad.
<i>Chlorocebus pygerythrus</i>	37477	°MRAC	Congo	M	subad.
<i>Chlorocebus pygerythrus</i>	37478	°MRAC	Congo	F	ad.
<i>Colobus angolensis</i>	10746	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Colobus angolensis</i>	25456	°MRAC	Congo	F	ad.
<i>Colobus angolensis</i>	11556	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Colobus angolensis</i>	15447	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Colobus guereza</i>	1962-986	°MNH	Congo	M	ad.
<i>Colobus guereza</i>	52211	°AMNH	ind.	M	ad.
<i>Colobus guereza</i>	52225	°AMNH	ind.	M	ad.
<i>Colobus guereza</i>	52237	°AMNH	ind.	M	ad.
<i>Colobus guereza</i>	52238	°AMNH	ind.	F	ad.
<i>Colobus guereza</i>	2800	°MRAC	Congo	M	ad.
<i>Colobus guereza</i>	8425	°MRAC	Congo	F	juv.
<i>Colobus guereza</i>	10646	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Colobus guereza</i>	10747	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Colobus guereza</i>	1215	°MRAC	Congo	ind.	ad.
<i>Colobus guereza</i>	OST.AC.519	°MHNT	Éthiopie	M	ad.
<i>Piliocolobus badius</i>	ED2	°AMNH	ind.	M	ind.
<i>Piliocolobus badius</i>	ED5	°AMNH	ind.	F	ind.
<i>Piliocolobus foai</i>	10099	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Piliocolobus foai</i>	28402	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Piliocolobus badius</i>	10289	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Piliocolobus foai</i>	28403	°MRAC	Congo	ind.	juv.
<i>Piliocolobus foai</i>	91.060-M-0071	°MRAC	Congo	F	ad.

Annexe 8.2. Composition de l'échantillon de cercopithécidés fossiles. na : non renseigné ; M : mâle ; F : femelle ; ind. : indéterminé ; ad. : adulte ; subad. : sub-adulte ; juv. : juvénile. Les holotypes sont signalés en gras. KA : Kromdraai A ; KB : Kromdraai B ; STS : Sterkfontein ; SK : Swartkrans ; MP/M : Makapansgat ; TP : Taung ; TvI : Transvaal (Pretoria) ; SB : Skurweberg ; SIM : Melka Kunture (Simbiro). ^aDitsong National Museum of Natural History, Pretoria ; ^bUniversity of the Witwatersrand, Johannesburg ; ^cNational Museum of Ethiopia, Addis Ababa. *en surface d'après Freedman et Brain (1972) ; **couche 3 identifiée par Brain (1981) et qui correspond à la profondeur de fouilles dans la brèche décalcifiée; *** Membre 3 selon le système de Partridge (1982); **** Membre B dans le système de L. Bruxelles.

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
KA 152	Ditsong ^a	mandibule	<i>Gorgopithecus ingens</i>	Kromdraai A (Brain, 1981)	ind.	ind.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002; Jablonski et Frost, 2010
KA 172	Ditsong ^a	maxillaire	ind.	Kromdraai A (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981
KA 179	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Papio angusticeps</i>	Kromdraai A (Brain, 1981)	M	ind.	Freedman, 1957; Brain, 1981
KA 192	Ditsong ^a	crâne	<i>Gorgopithecus major</i>	Kromdraai A (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002; Jablonski et Frost, 2010
KA 193	Ditsong ^a	dents isolées	<i>Gorgopithecus major</i>	Kromdraai A (Brain, 1981)	ind.	ind.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002
KA 194	Ditsong ^a	crâne	<i>Papio angusticeps</i>	Kromdraai A (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981
KB 94 (KA 196)	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio angusticeps</i>	brèche décalcifiée* (Freedman et Brain, 1972)	M	ind.	Broom et Robinson, 1950; Freedman, 1957; Freedman et Brain, 1972
KB 104 (KA 197)	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio angusticeps</i>	brèche décalcifiée* (Freedman et Brain, 1972)	ind.	ad.	Broom et Robinson, 1950; Freedman, 1957; Freedman et Brain, 1972
KB 3115	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Papio robinsoni</i>	couche 3** (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981
KB 3124	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	couche 3** (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
KB 3227	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Gorgopithecus major</i>	couche 3** (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981
KB 5229A	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio robinsoni</i>	Membre 3*** (Vrba, 1981)	F	juv.	Vrba, 1981
KB 5230	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio robinsoni</i>	Membre 3*** (Vrba, 1981)	F	ad.	Vrba, 1981
KB 5239A	Ditsong ^a	mandibule	na	na	na	juv.	na
KB 5239B	Ditsong ^a	mandibule	na	na	na	juv.	na
KB 5277	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Membre 3*** (Vrba, 1981)	ind.	ind.	Vrba, 1981
KB 6582	Ditsong ^a	crâne	<i>Gorgopithecus/Papio robinsoni</i>	Membre B**** (L. Bruxelles)	ind.	ad.	Thackeray et Braga, 2015
KB non numéroté	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Gorgopithecus/Papio robinsoni</i>	Membre B**** (L. Bruxelles)	ind.	ind.	Thackeray et Braga, 2015
STS 251	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio broomi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Heaton, 2006
STS 252	Ditsong ^a	basicrâne	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981; Heaton, 2006; McKee et al., 2011
STS 263	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio</i> sp.	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 266	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio broomi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 354	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio broomi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 368A	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio</i> sp.	Member 4 (Brain, 1981)	F	ind.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Heaton, 2006

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
STS 370A	Ditsong ^a	mandibule	<i>Parapapio whitei</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 370B	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio whitei</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 370C	Ditsong ^a	basicrâne	<i>Parapapio whitei</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	subad.	Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 394A	Ditsong ^a	crâne	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Jablonski, 2002; Heaton, 2006; Jablonski et Frost, 2010
STS 394B	Ditsong ^a	mandibule	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 538	Ditsong ^a	crâne	ind.	Member 4 (Brain, 1981)	ind.	juv./subad	Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 544	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Parapapio broomi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	ind.	ad.	Eisenhart, 1974; Heaton, 2006
STS 559A	Ditsong ^a	basicrâne	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 562	Ditsong ^a	mandibule	<i>Parapapio broomi</i>	Membre 4 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 563	Ditsong ^a	mandibule	<i>Parapapio whitei</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002; Heaton, 2006
STS 564	Ditsong ^a	crâne	<i>Parapapio broomi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
STS 565	Ditsong ^a	crâne	<i>Parapapio jonesi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Brain, 1981; Jablonski, 2002; Heaton, 2006; Jablonski et Frost, 2010
STS 1027	Ditsong ^a	crâne	ind.	Member 4 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981; Heaton, 2006
STS 1039	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Member 4 (Brain, 1981)	M	ad.	Brain, 1981; Heaton, 2006; Beaudet et al., 2015b
SK 402	Ditsong ^a	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 1993
SK 403	Ditsong ^a	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	juv.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 404	Ditsong ^a	mandibule	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Jablonski, 1993
SK 405	Ditsong ^a	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 1993
SK 407	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002
SK 408	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 409	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Heaton, 2006
SK 411	Ditsong ^a	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 1993
SK 426	Ditsong ^a	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	subad.	Eisenhart, 1974; Brain, 1981
SK 455	Ditsong ^a	dents isolées	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
SK 470	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Dinopithecus ingens/Parapapio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ind.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 476	Ditsong ^a	dents isolées	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ind.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 484	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ind.	Freedman, 1957
SK 492	Ditsong ^a	dent isolée	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ind.	Eisenhart, 1974; Brain, 1981
SK 536	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	subad.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 546	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ind.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002
SK 547	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Papio</i> sp.	Member 2 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981
SK 554	Ditsong ^a	crâne	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	juv.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 555	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002
SK 561	Ditsong ^a	crâne	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002
SK 562	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	subad.	Freedman, 1957; Jablonski, 2002
SK 563	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 1933
SK 569	Ditsong ^a	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi oswaldi</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 599	Ditsong ^a	crâne	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981; Jablonski, 2002; Jablonski et Frost, 2010

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
SK 602	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain 1981)	M	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 603	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Dinopithecus ingens</i>	Member 1 (Brain, 1981)	F	ad.	Freedman, 1957; Brain, 1981
SK 615	Ditsong ^a	dents isolées	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981
SK 2139	Ditsong ^a	crâne	ind.	Member 1 (Brain, 1981)	ind.	ind.	Brain, 1981
SK 14083	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio robinsoni</i>	Member 1 (Brain, 1981)	ind.	ad.	Brain, 1981
Swartkrans 1	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio</i> sp.	Member 2 (catalogue)	na	ad.	catalogue
Swartkrans 2	Ditsong ^a	mandibule	<i>Papio</i> sp.	Member 2 (catalogue)	na	ad.	catalogue
Swartkrans 3	Ditsong ^a	maxillaire	<i>Papio</i> sp.	Member 2 (catalogue)	na	ad.	catalogue
MP 1 (M 201)	Wits ^b	mandibule	<i>Theropithecus oswaldi darti</i>	Membre 4 (<i>pink breccia</i> , Eisenhart, 1974)	M	ad.	Eisenhart, 1974
MP 3a (M 203, AD 1326-3)	Wits ^b	crâne	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Membre 4 (<i>pink breccia</i> , Eisenhart, 1974)	M	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Jablonski, 2002
MP 3b (M 2038)	Wits ^b	mandibule	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Membre 4 (<i>pink breccia</i> , Eisenhart, 1974)	M	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Jablonski, 2002
MP 36 (M 236, AD 1326-6)	Wits ^b	crâne	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Membre 4 (<i>pink breccia</i> , Eisenhart, 1974)	ind.	ad.	Freedman, 1957; Eisenhart, 1974; Fourie et al., 2008

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
MP 171	Wits ^b	mandibule	<i>Cercocebus</i> sp.	Membre 3 (<i>grey breccia</i> , Eisenhart, 1974)	F	ad.	Maier, 1970; Eisenhart, 1974
MP 208	Wits ^b	crâne	<i>Parapapio</i> sp.	Membre 4 (<i>pink breccia</i> , Eisenhart, 1974)	F	ad.	Eisenhart, 1974; Williams et al., 2007; Fourie et al., 2008
MP 221	Wits ^b	crâne	<i>Parapapio whitei</i>	Member 4 ?	M	ad.	Freedman, 1976; Gilbert, 2013
MP 222	Wits ^b	crâne	<i>Theropithecus oswaldi darti</i>	Member 3 (Jablonski, 1993) Membre 4 (Freedman, 1976)	F	ad.	Freedman, 1976; Jablonski, 1993 ; Jablonski et Frost, 2010
MP 224	Wits ^b	crâne	<i>Parapapio broomi</i>	Membre 4 ? (Freedman, 1976)	F	subad.	Freedman, 1976; McKee, 1993b; Jablonski, 2002
M 3055	Wits ^b	crâne	<i>Cercopithecoides williamsi</i>	Membre 4 (<i>pink breccia</i> , Eisenhart, 1974)	M	ad.	Maier, 1970; Eisenhart, 1974; Jablonski, 2002
M 3057/8/9	Wits ^b	crâne	<i>Cercocebus</i> sp.	Membre 3 (<i>grey breccia</i> , Eisenhart, 1974)	F	juv.	Maier, 1970; Eisenhart, 1974
M 3073	Wits ^b	crâne	<i>Theropithecus oswaldi darti</i>	Member 4 (Jablonski, 1993)	F	subad.	Maier, 1972 ; Jablonski, 2002; Jablonski et Frost, 2010
M 3133	Wits ^b	crâne	<i>Parapapio</i> sp.	Member 4 ? (catalogue)	ind.	ad.	Fourie et al., 2008
TP 3 (M 680)	Wits ^b	mandibule	<i>Parapapio antiquus</i>	Taung (Freedman, 1957)	ind.	ad.	Freedman, 1965
TP 4 (M 681, AD 946)	Wits ^b	crâne	<i>Papio izodi</i>	Taung (Freedman, 1957)	F	subad.	Freedman, 1957; Freedman, 1961; Brain, 1981

spécimen	collection	élément	taxon	provenance	sexe	âge	références
TP 7 (M 684, AD 992)	Wits ^b	crâne	<i>Papio izodi</i>	Taung (Freedman, 1957)	F	ad.	Freedman, 1957; Freedman, 1961; Jablonski et Frost, 2010
TP 8 (Tvl 639)	Wits ^b	crâne	<i>Parapapio antiquus</i>	Taung (Freedman, 1957)	F	ad.	Freedman, 1957; Freedman, 1961
TP 11 (56606)	Wits ^b	crâne	<i>Papio izodi</i>	Taung (pit 5a, Freedman, 1965)	F	ad.	Freedman, 1965
Tvl. 211	Ditsong ^a	crâne	<i>Papio spelaeus</i>	"Pretoria"	M	ad.	Freedman, 1957; Jablonski, 2002
SB 7	Ditsong ^a	mandibule	<i>Dinopithecus ingens</i>	Skurweberg	M	ad.	Freedman, 1957; Jablonski, 2002
SIM III-13-1	NME ^c	maxillaire	<i>Theropithecus</i> sp. cf <i>oswaldi</i>	Melka Kunture (Beaudet et al., 2015a)	F	ad.	Beaudet et al., 2015a

Annexe 8.3. Liste des spécimens cercopithécidés actuels détaillés par (micro)tomographie. Les paramètres d'acquisition sont fournis pour les spécimens scannés au cours de cette étude seulement. Pour certains spécimens plusieurs séries d'acquisitions étaient nécessaires et sont décomposées en « partie 1 », « partie 2 » et éventuellement « partie 3 ». équip. : équipement ; éner. : énergie ; amp. : ampérage ; nb proj./360° : nombre de projections pour 360° ; rés. : résolution spatiale ; CBCT: tomographie à faisceau conique ; Sep. : Septembre. ¹Accès Scientifique à la Tomographie à Rayons-X, MNHN, Paris; ²Fluides Energie Réacteurs Matériaux et Transferts, Toulouse; ³Microscopy and Imaging Facility, AMNH, New York (courtoisie Pr Eric Delson); ⁴Institut de Médecine et de Physiologie Spatiales, Toulouse (courtoisie Pr J. Braga); ⁵Sematec Metrology, Oyonnax (courtoisie Pr J. Braga). Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres.

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (µA)	nb proj./360°	rés. (mm)	CBCT
1996-2508	<i>P. anubis</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	130	500	1900	0.093	
1973-115 (partie 1)	<i>P. anubis</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	140	500	1750	0.123	
1973-115 (partie 2)	<i>P. anubis</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	165	360	2500	0.055	
8637	<i>P. anubis</i>	SEMATEC ⁵					0.008	
AD01	<i>P. anubis</i>	SEMATEC ⁵					0.041	
AD03	<i>P. anubis</i>	MEDES ⁴					0.041	
LUNHO	<i>P. anubis</i>	MEDES ⁴					0.041	
11553	<i>P. anubis</i>	SEMATEC ⁵					0.008	
82185	<i>P. anubis</i>	MIF ³					0.070	
1912-862 (partie 1)	<i>P. cynocephalus</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	140	500	1750	0.122	
1912-862 (partie 2)	<i>P. cynocephalus</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	165	165	2400	0.059	
31230	<i>P. cynocephalus</i>	MEDES ⁴					0.041	
3502	<i>P. cynocephalus kindae</i>	SEMATEC ⁵					0.008	
4151	<i>P. cynocephalus kindae</i>	SEMATEC ⁵					0.008	
3498	<i>P. cynocephalus kindae</i>	MEDES ⁴					0.041	
17979 (partie 1)	<i>P. cynocephalus kindae</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	180	1440	0.033	X
17979 (partie 2)	<i>P. cynocephalus kindae</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	180	1440	0.033	
3503 (partie 1)	<i>P. cynocephalus kindae</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	X
3503 (partie 2)	<i>P. cynocephalus kindae</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (µA)	nb proj./360°	rés. (mm)	CBCT
1969-447	<i>P. hamadryas</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	130	500	1750	0.104	
OST.AC.494	<i>P. hamadryas</i>	MEDES ⁴					0.041	
OST.AC.682	<i>P. hamadryas</i>	MEDES ⁴					0.041	
AC.1442	<i>P. ursinus</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	125	500	1850	0.084	
1970-411	<i>P. ursinus</i>	AST-RX ¹	Sep. 2014	1750	500	1750	0.104	
73.034-M-0004	<i>P. ursinus</i>	MEDES ⁴					0.041	
1969-451	<i>T. gelada</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	125	500	2000	0.076	
1972-360	<i>T. gelada</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	130	500	1900	0.096	
ED1	<i>T. gelada</i>	MIF ³					0.035	
1886-123	<i>L. albigena</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	125	450	1950	0.066	
37572 (partie 1)	<i>L. albigena</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	X
37572 (partie 2)	<i>L. albigena</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
(partie 1)								
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
(partie 2)								
37579 (partie 1)	<i>L. albigena</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	X
37579 (partie 2)	<i>L. albigena</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
(partie 1)								X
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
(partie 2)								
28425 (partie 1)	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
28425 (partie 2)	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
28425 (partie 3)	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	
73.029-M-0105	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	X
(partie 1)								
73.029-M-0105	<i>M. leucophaeus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
(partie 2)								

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (µA)	nb proj./360°	rés. (mm)	CBCT
OST.AC.488 (partie 1)	<i>M. sphinx</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.AC.488 (partie 2)	<i>M. sphinx</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	X
OST.AC.543 (partie 1)	<i>M. sphinx</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	200	1440	0.033	
OST.AC.543 (partie 2)	<i>M. sphinx</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	150	1440	0.033	X
OST.AC.503	<i>M. sphinx</i>	MEDES ⁴					0.041	
89367	<i>M. sphinx</i>	MIF ³					0.014	
73.018-M-0359 (partie 1)	<i>Cc. torquatus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
73.018-M-0359 (partie 2)	<i>Cc. torquatus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
73.018-M-389	<i>Cc. torquatus</i>	MEDES ⁴					0.041	
81.007-M-0041 (partie 1)	<i>Cc. atys</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
81.007-M-0041 (partie 2)	<i>Cc. atys</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
28998 (partie 1)	<i>Cc. atys</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	X
28998 (partie 2)	<i>Cc. atys</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	
OST.AC.490	<i>Mc. sylvanus</i>	MEDES ⁴					0.041	
OST.AC.427	<i>Mc. sylvanus</i>	MEDES ⁴					0.041	
OST.AC.493 (partie 1)	<i>Mc. sylvanus</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	
OST.AC.493 (partie 2)	<i>Mc. sylvanus</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	X
1	<i>Mc. sylvanus</i>	MIF ³					0.050	
100820	<i>Mc. nigra</i>	MIF ³					0.030	
OST.AC.506	<i>Mc. radiata</i>	MEDES ⁴					0.041	
OST.AC.492 (partie 1)	<i>Mc. mulatta</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	
OST.AC.492 (partie 2)	<i>Mc. mulatta</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	
OST.AC.532 (partie 1)	<i>Mc. sp.</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	200	1440	0.033	
OST.AC.532 (partie 2)	<i>Mc. sp.</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	200	1440	0.033	
28608	<i>Cp. mona</i>	MEDES ⁴					0.041	
28411	<i>Cp. hamlyni</i>	MEDES ⁴					0.041	

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (µA)	nb proj./360°	rés. (mm)	CBCT
OST.AC.515 (partie 1)	<i>Cp. cephus</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	160	1440	0.033	
OST.AC.515 (partie 2)	<i>Cp. cephus</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	160	1440	0.033	
OST.AC.533 (partie 1)	<i>Cp. cephus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.AC.533 (partie 2)	<i>Cp. cephus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.2002-26 (partie 1)	<i>E. patas</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
OST.2002-26 (partie 2)	<i>E. patas</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
8452 (partie 1)	<i>E. patas</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	X
8452 (partie 2)	<i>E. patas</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
OST.AC.508 (partie 1)	<i>Ch. aethiops</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.AC.508 (partie 2)	<i>Ch. aethiops</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.AC.523 (partie 1)	<i>Ch. aethiops</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	160	1440	0.033	
OST.AC.523 (partie 2)	<i>Ch. aethiops</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	160	1440	0.033	
OST.AC.540 (partie 1)	<i>Ch. aethiops</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.AC.540 (partie 2)	<i>Ch. aethiops</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
37477 (partie 1)	<i>Ch. pygerythrus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
37477 (partie 2)	<i>Ch. pygerythrus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
37478 (partie 1)	<i>Ch. pygerythrus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
37478 (partie 2)	<i>Ch. pygerythrus</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
10746	<i>Col. angolensis</i>	SEMATEC ⁵					0.041	
25456 (partie 1)	<i>Col. angolensis</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
25456 (partie 2)	<i>Col. angolensis</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
11556	<i>Col. angolensis</i>	MEDES ⁴					0.041	
15447	<i>Col. angolensis</i>	MEDES ⁴					0.041	
1962-986	<i>Col. guereza</i>	AST-RX ¹	Sep. 2013	450	125	1750	0.066	
52211	<i>Col. guereza</i>	MIF ³					0.035	
52225	<i>Col. guereza</i>	MIF ³					0.035	
52237	<i>Col. guereza</i>	MIF ³					0.035	
52238	<i>Col. guereza</i>	MIF ³					0.035	
2800 (partie 1)	<i>Col. guereza</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	180	1440	0.033	X

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (µA)	nb proj./360°	rés. (mm)	CBCT
2800 (partie 2)	<i>Col. guereza</i>	FERMaT ²	2014-2015	140	180	1440	0.033	
8425	<i>Col. guereza</i>	MEDES ⁴					0.041	
10646	<i>Col. guereza</i>	MEDES ⁴					0.041	
10747	<i>Col. guereza</i>	MEDES ⁴					0.041	
1215 (partie 1)	<i>Col. guereza</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	
1215 (partie 2)	<i>Col. guereza</i>	FERMaT ²	2014-2015	130	170	1440	0.033	
OST.AC.519 (partie 1)	<i>Col. guereza</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
OST.AC.519 (partie 2)	<i>Col. guereza</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	170	1440	0.033	
ED2	<i>Pil. badius</i>	MIF ³					0.038	
ED5	<i>Pil. badius</i>	MIF ³					0.060	
10099	<i>Pil. badius</i>	MEDES ⁴					0.041	
28402	<i>Pil. badius</i>	MEDES ⁴					0.041	
10289	<i>Pil. badius</i>	MEDES ⁴					0.041	
28403	<i>Pil. badius</i>	MEDES ⁴					0.041	
91.060-M-0071 (partie 1)	<i>Pil. badius</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	
91.060-M-0071 (partie 2)	<i>Pil. badius</i>	FERMaT ²	2014-2015	120	180	1440	0.033	

Annexe 8.4. Liste des spécimens cercopithécidés fossiles détaillés par (micro)tomographie. Tous les pixels sont isotropes excepté dans le cas de SIM III-13-1*. Pour certains spécimens deux séries d'acquisitions étaient nécessaires et sont décomposées en « partie 1 » et « partie 2 ». équip. : équipement ; éner. : énergie ; amp. : ampérage ; nb proj./360°: nombre de projections pour 360° ; rés. : résolution spatiale ; Av. : Avril ; Nov. : Novembre. ¹South African Nuclear Energy Corporation, Pretoria (Hoffman et de Beer, 2012); ²Palaeosciences Centre, University of the Witwatersrand, Johannesburg; ³ ANTARES , Heinz Maier-Leibnitz Center (réacteur FRM II) de l'Université Technique de Munich ; ⁴Wudassie Diagnostic Centre of Addis Ababa. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres.

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (μA)	nb proj./ 360°	rés. (mm)
KA 152	<i>G. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.056
KA 172	ind.	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.023
KA 179	<i>P. angusticeps</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.022
KA 192 (partie 1)	<i>G. major</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	1000	0.120
KA 192 (partie 2)	<i>G. major</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	100	100	1000	0.064
KA 193	<i>G. major</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	100	100	1000	0.019
KA 194	<i>P. angusticeps</i>	Necsa ¹	Av. 2013	125	60	1000	0.074
KB 94 (KA 196)	<i>P. angusticeps</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.035
KB 104 (KA 197)	<i>P. angusticeps</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.035
KB 3115	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.024
KB 3124	<i>C. williamsi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.024
KB 3227	<i>G. major</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.027
KB 5229A	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.031
KB 5230	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.052
KB 5239A	na	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.039
KB 5239B	na	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.039
KB 5277	<i>C. williamsi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.026
KB 6582	<i>G./P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Mai 2015	140	100	1000	0.080
KB non numéroté	<i>G./P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Mai 2015	110	100	1000	0.014
STS 251	<i>Pp. broomi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.052
STS 252	<i>C. williamsi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.052
STS 263	<i>Pp. sp.</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.047
STS 266	<i>Pp. broomi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.030
STS 354	<i>Pp. broomi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.030
STS 368A	<i>Pp. sp.</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.047
STS 370A	<i>Pp. whitei</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.053
STS 370B	<i>Pp. whitei</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.053
STS 370C	<i>Pp. whitei</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.038
STS 394A	<i>C. williamsi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.069

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (μA)	nb proj./ 360°	rés. (mm)
STS 394B	<i>C. williamsi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.048
STS 538	ind.	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.056
STS 544	<i>Pp. broomi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.050
STS 559A	<i>C. williamsi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.051
STS 562	<i>Pp. broomi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	125	60	1000	0.064
STS 563	<i>Pp. whitei</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	125	60	1000	0.064
STS 564	<i>Pp. broomi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.072
STS 565	<i>Pp. jonesi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.072
STS 1027	ind.	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.050
STS 1039	<i>C. williamsi</i>	ANTARES ³	2014				0.075
SK 402	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	1000	0.077
SK 403	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.059
SK 404	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.050
SK 405	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	1000	0.069
SK 407	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.045
SK 408	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.046
SK 409	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.053
SK 411	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.054
SK 426	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.059
SK 455	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.024
SK 470	<i>D. ingens/P.</i> <i>robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.023
SK 476	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.041
SK 484	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.026
SK 492	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.027
SK 546	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.042
SK 547	<i>P. sp</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.051
SK 554	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	125	60	1000	0.088
SK 555	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	120	100	1000	0.078
SK 561	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	125	60	1000	0.100
SK 562	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.057
SK 563	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	120	100	1000	0.053
SK 569	<i>T. oswaldi</i> <i>oswaldi</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.056
SK 599	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	1000	0.096
SK 602	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	210	60	1000	0.087
SK 603	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.072
SK 615	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.022
SK 536	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.045
SK 2139	ind.	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.052

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (μA)	nb proj./ 360°	rés. (mm)
SK 14083	<i>P. robinsoni</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.070
Swartkrans 1	<i>P. sp.</i>	Necsa ¹	Av. 2013	105	80	1000	0.027
Swartkrans 2	<i>P. sp.</i>	Necsa ¹	Av. 2013	105	80	1000	0.027
Swartkrans 3	<i>P. sp.</i>	Necsa ¹	Av. 2013	135	100	1000	0.039
MP 1 (M 201)	<i>T. oswaldi darti</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	80	145	3000	0.077
MP 3a (M 203, AD 1326-3) (partie 1)	<i>C. williamsi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	155	115	3000	0.071
MP 3a (M 203, AD 1326-3) (partie 2)	<i>C. williamsi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	130	3000	0.071
MP 3b (M 2038)	<i>C. williamsi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	80	115	3000	0.050
MP 36 (M 236, AD 1326-6)	<i>C. williamsi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	160	105	3000	0.071
M 3057/8/9	<i>Cercocebus sp.</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	130	225	3000	0.079
MP 171	<i>Cercocebus sp.</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	80	145	3000	0.062
MP 208	<i>Pp. sp.</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	155	115	3000	0.079
MP 221 (partie 1)	<i>Pp. whitei</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.071
MP 221 (partie 2)	<i>Pp. whitei</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.071
MP 222 (partie 1)	<i>T. oswaldi darti</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.071
MP 222 (partie 2)	<i>T. oswaldi darti</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.071
MP 224	<i>Pp. broomi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	140	160	3000	0.082
M 3055	<i>C. williamsi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	130	3000	0.079
M 3073 (partie 1)	<i>T. oswaldi darti</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.071
M 3073 (partie 2)	<i>T. oswaldi darti</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.071
M 3133	<i>Pp. sp.</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	135	3000	0.079
TP 3 (M 680)	<i>Pp. antiquus</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	140	160	3000	0.077
TP 4 (M 681, AD 946)	<i>P. izodi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	140	160	3000	0.079
TP 7 (M 684, AD 992)	<i>P. izodi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	140	160	3000	0.077
TP 8 (Tvl 639)	<i>Pp. antiquus</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	140	160	3000	0.080
TP 11 (56606)	<i>P. izodi</i>	Pal. Centre ²	Nov. 2013	150	130	3000	0.079

spécimen	taxon	équip.	date	éner. (kV)	amp. (μ A)	nb proj./ 360°	rés. (mm)
TvI. 211 (partie 1)	<i>P. spelaeus</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	3000	0.116
TvI. 211 (partie 2)	<i>P. spelaeus</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	3000	0.068
SB 7	<i>D. ingens</i>	Necsa ¹	Nov. 2013	120	100	3000	0.056
SIM III-13-1	<i>T. sp. cf oswaldi</i>	WDC ⁴	Nov. 2013	140	100		0.130x 0.130x 0.300*

Annexe 8.5. Estimations 3D des proportions des tissus des couronnes des troisièmes molaires supérieures non usées des spécimens cercopithécidés actuels. URM3 : troisième molaire supérieure droite ; ULM3 : troisième molaire supérieure gauche. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.1. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	position	Ve (mm ³)	Vcd (mm ³)	Vcp (mm ³)	Vcdp (mm ³)	Vc (mm ³)	SEDJ (mm ²)	Vcdp/Vc (%)	3D AET (mm)	3D RET
1996-2508	<i>P. anubis</i>	URM3	240.4	239.3	6.3	245.6	486.0	207.9	50.5	1.2	18.5
1973-115	<i>P. anubis</i>	URM3	240.3	263.4		263.4	503.6	216.6	52.3	1.1	17.3
3503	<i>P. cynocephalus</i>	URM3	163.6	155.7	3.3	159.0	322.6	167.4	49.3	1.0	18.0
1970-411	<i>P. ursinus</i>	ULM3	285.4	280.1	0.9	281.0	566.4	231.5	49.6	1.2	18.8
1886-123	<i>L. albigena</i>	URM3	37.6	42.3	0.1	42.3	80.0	58.7	53.0	0.6	18.4
37572	<i>L. albigena</i>	URM3	44.7	49.5	0.3	49.8	94.5	66.1	52.7	0.7	18.3
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	URM3	50.5	51.8	2.5	54.2	104.7	69.1	51.8	0.7	19.3
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	URM3	159.5	193.2	5.5	198.7	358.2	204.1	55.5	0.8	13.4
73.018-M-0359	<i>Cc. torquatus</i>	URM3	96.9	97.8	1.0	98.9	195.8	109.8	50.5	0.9	19.1
81.007-M-0041	<i>Cc. atys</i>	URM3	118.7	123.0	9.2	132.2	250.9	134.3	52.7	0.9	17.3
28998	<i>Cc. atys</i>	URM3	80.3	88.7	1.3	90.1	170.4	112.9	52.9	0.7	15.9
OST.AC.492	<i>Mc. mulatta</i>	URM3	75.0	74.3	0.5	74.7	149.8	106.8	49.9	0.7	16.7
OST.AC.532	<i>Mc. sp.</i>	URM3	105.8	123.5	2.7	126.3	232.1	140.7	54.4	0.8	15.0
OST.AC.523	<i>Ch. aethiops</i>	URM3	36.1	46.9	1.0	47.9	84.0	67.4	57.1	0.5	14.7
OST.AC.540	<i>Ch. aethiops</i>	URM3	40.4	48.5	0.8	49.3	89.7	72.6	54.9	0.6	15.2
37477	<i>Ch. pygerythrus</i>	URM3	30.5	49.6	0.8	50.4	81.0	71.9	62.3	0.4	11.5
37478	<i>Ch. pygerythrus</i>	URM3	27.3	32.4	0.3	32.6	59.9	53.5	54.5	0.5	16.0
25456	<i>Col. angolensis</i>	URM3	49.5	52.1	0.4	52.5	102.0	74.7	51.4	0.7	17.7
1962-986	<i>Col. guereza</i>	URM3	50.1	59.5	4.0	63.5	113.5	87.6	55.9	0.6	14.3

Annexe 8.6. Estimations 3D des proportions des tissus des couronnes des troisièmes molaires supérieures non usées des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. URM3 : troisième molaire supérieure droite ; ULM3 : troisième molaire supérieure gauche. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.1. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	position	Ve (mm ³)	Vcd (mm ³)	Vcp (mm ³)	Vcdp (mm ³)	Vc (mm ³)	SEDJ (mm ²)	Vcdp/Vc (%)	3D AET (mm)	3D RET
STS 544	<i>Pp. broomi</i>	ULM3	191.8	224.1	13.9	238.0	429.8	215.0	55.4	0.9	14.4
MP 224	<i>Pp. broomi</i>	URM3	248.2	235.7	19.0	254.7	502.9	218.1	50.6	1.1	18.0
SK 536	<i>P. robinsoni</i>	ULM3	427.7			541.5	969.2	374.0	55.9	1.1	14.0
SK 602	<i>P. robinsoni</i>	URM3	343.2	420.2	26.8	447.0	790.3	321.2	56.6	1.1	14.0
Swartkrans 3	<i>P. sp.</i>	URM3	282.1	366.5	6.3	372.7	654.9	286.5	56.9	1.0	13.7
M 3055	<i>C. williamsi</i>	URM3	129.9	195.1	1.3	196.3	326.2	177.6	60.2	0.7	12.6
STS 1039	<i>C. williamsi</i>	URM3	119.1	185.0	4.3	189.2	308.3	165.7	61.4	0.7	12.5

Annexe 8.7. Estimations 3D des proportions des tissus de la portion latérale des couronnes des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés actuels. URM3 : troisième molaire supérieure droite ; ULM3 : troisième molaire supérieure gauche. Les stades d'usure sont définis selon le système développé par Delson (1973). Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.1. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	position	usure	Ve (mm ³)	Vcd (mm ³)	Vcp (mm ³)	Vcdp (mm ³)	Vc (mm ³)	SEDJ (mm ²)	Vcdp/Vc (%)	3D AET (mm)	3D RET
1996-2508	<i>P. anubis</i>	URM3	faible usure	50.4	182.9	6.3	189.3	239.7	92.1	79.0	0.5	9.5
1973-115	<i>P. anubis</i>	URM3	faible usure	67.6	212.1		212.1	279.7	103.0	75.8	0.7	11.0
1912-862	<i>P. cynocephalus</i>	URM3	4B/8C	74.1	303.0		303.0	377.1	129.2	80.4	0.6	8.5
17979	<i>P. cynocephalus</i>	URM3	8C	46.3	157.3	6.7	163.9	210.3	95.0	78.0	0.5	8.9
3503	<i>P. cynocephalus</i>	URM3	faible usure	44.4	123.6	3.3	126.9	171.3	80.6	74.1	0.6	11.0
1969-447	<i>P. hamadryas</i>	URM3	3B	96.7	254.2	14.8	269.0	365.7	123.2	73.6	0.8	12.2
1970-411	<i>P. ursinus</i>	ULM3	faible usure	62.7	207.9	0.9	208.8	271.5	98.5	76.9	0.6	10.7
1969-451	<i>T. gelada</i>	ULM3	8C	63.2	170.0	10.7	180.7	243.9	95.8	74.1	0.7	11.7
1972-360	<i>T. gelada</i>	URM3	3B	78.4	244.6	12.7	257.3	335.7	124.2	76.6	0.6	9.9
1886-123	<i>L. albigena</i>	URM3	faible usure	10.6	34.9	0.1	35.0	45.7	29.9	76.7	0.4	10.9
37572	<i>L. albigena</i>	URM3	faible usure	14.2	41.6	0.3	41.9	56.1	36.1	74.7	0.4	11.3
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	URM3	faible usure	21.6	46.5	2.5	48.9	70.5	45.6	69.4	0.5	12.9
37579	<i>L. albigena</i>	ULM3	3B	19.7	52.8	1.5	54.3	74.0	45.1	73.4	0.4	11.5
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	URM3	faible usure	35.9	133.7	5.5	139.2	175.1	79.2	79.5	0.5	8.7
OST.AC.488	<i>M. sphinx</i>	URM3	4B	62.5	282.9	10.9	293.7	356.3	143.1	82.4	0.4	6.6
73.018-M-0359	<i>Cc. torquatus</i>	URM3	faible usure	37.8	88.6	1.0	89.7	127.5	69.6	70.3	0.5	12.2
81.007-M-0041	<i>Cc. atys</i>	URM3	faible usure	39.2	104.8	9.2	114.0	153.2	77.4	74.4	0.5	10.4
28998	<i>Cc. atys</i>	URM3	faible usure	22.1	71.3	1.3	72.7	94.8	57.6	76.7	0.4	9.2
OST.AC.493	<i>Mc. sylvanus</i>	URM3	4B/6C	35.2	106.9	6.6	113.5	148.6	74.8	76.3	0.5	9.7
OST.AC.492	<i>Mc. mulatta</i>	URM3	faible usure	9.3	42.9	0.5	43.3	52.6	29.9	82.4	0.3	8.8
OST.AC.532	<i>Mc. sp.</i>	URM3	faible usure	28.8	97.6	2.7	100.3	129.0	66.6	77.7	0.4	9.3
OST.AC.533	<i>Cp. cephus</i>	URM3	8C	9.2	30.6	1.2	31.8	41.0	29.8	77.5	0.3	9.8
8452	<i>E. patas</i>	URM3	3B	16.8	63.9	2.9	66.8	83.6	51.4	80.0	0.3	8.0

spécimen	taxon	position	usure	Ve (mm ³)	Vcd (mm ³)	Vcp (mm ³)	Vcdp (mm ³)	Vc (mm ³)	SEDJ (mm ²)	Vcdp/Vc (%)	3D AET (mm)	3D RET
OST.AC.523	<i>Ch. aethiops</i>	URM3	faible usure	12.4	39.2	1.0	40.2	52.6	36.9	76.4	0.3	9.8
OST.AC.540	<i>Ch. aethiops</i>	URM3	faible usure	12.8	39.6	0.8	40.4	53.2	35.4	75.9	0.4	10.5
37477	<i>Ch. pygerythrus</i>	URM3	faible usure	10.8	41.5	0.8	42.3	53.1	39.0	79.7	0.3	8.0
37478	<i>Ch. pygerythrus</i>	URM3	faible usure	9.1	25.9	0.3	26.1	35.2	25.8	74.2	0.4	11.9
25456	<i>Col. angolensis</i>	URM3	faible usure	12.4	36.5	0.4	36.9	49.3	29.4	74.9	0.4	12.7
1962-986	<i>Col. guereza</i>	URM3	faible usure	17.4	46.3	4.0	50.3	67.7	41.3	74.3	0.4	11.4
2800	<i>Col. guereza</i>	URM3	3B	18.5	60.2	2.5	62.7	81.1	49.7	77.3	0.4	9.4
1215	<i>Col. guereza</i>	URM3	4B	13.4	45.7	3.0	48.7	62.1	37.9	78.4	0.4	9.7
OST.AC.519	<i>Col. guereza</i>	URM3	6C	13.5	39.6	3.1	42.7	56.2	34.9	76.0	0.4	11.1
91.060-M-0071	<i>Pil. foai</i>	URM3	8C	8.2	31.4	1.7	33.1	41.3	28.0	80.2	0.3	9.1

Annexe 8.8. Estimations 3D des proportions des tissus de la portion latérale des couronnes des troisièmes molaires supérieures des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. URM3 : troisième molaire supérieure droite ; ULM3 : troisième molaire supérieure gauche. Les stades d'usure sont définis selon le système développé par Delson (1973). Se référer à la section 2.2 pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.1. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	position	usure	Ve (mm ³)	Vcd (mm ³)	Vcp (mm ³)	Vcdp (mm ³)	Vc (mm ³)	SEDJ (mm ²)	Vcdp/Vc (%)	3D AET (mm)	3D RET
STS 565	<i>Pp. jonesi</i>	URM3	12D	47.3	111.9	2.5	114.3	161.6	77.3	70.7	0.6	12.6
STS 544	<i>Pp. broomi</i>	ULM3	faible usure	53.8	165.9	13.9	179.8	233.6	98.3	77.0	0.5	9.7
MP 224	<i>Pp. broomi</i>	URM3	faible usure	74.6	176.9	19.0	195.9	270.5	105.9	72.4	0.7	12.1
MP 221	<i>Pp. whitei</i>	ULM3	4B	86.6	228.6	11.7	240.3	326.9	127.4	73.5	0.7	10.9
KA 194	<i>P. angusticeps</i>	URM3	3B	59.5	168.7	3.0	171.7	231.2	99.1	74.3	0.6	10.8
SK 536	<i>P. robinsoni</i>	ULM3	faible usure	121.5			394.5	515.9	160.6	76.5	0.8	10.3
SK 555	<i>P. robinsoni</i>	URM3	6C	139.0	417.8	57.8	475.6	614.6	191.1	77.4	0.7	9.3
SK 562	<i>P. robinsoni</i>	ULM3	6C	80.0	254.1	14.8	268.9	348.9	125.3	77.1	0.6	9.9
SK 602	<i>P. robinsoni</i>	URM3	faible usure	109.5	312.3	26.8	339.1	448.6	151.5	75.6	0.7	10.4
Swartkrans 3	<i>P. sp.</i>	URM3	faible usure	71.3	256.1	6.3	262.4	333.6	121.0	78.6	0.6	9.2
SK 561	<i>T. oswaldi</i>	URM3	4B	221.7	599.8	49.4	649.2	870.9	270.9	74.5	0.8	9.5
MP 222	<i>T. darti</i>	ULM3	4B/8C	147.7	484.6	53.3	537.9	685.6	209.2	78.5	0.7	8.7
M 3055	<i>C. williamsi</i>	URM3	faible usure	36.7	140.9	1.3	142.2	178.9	75.1	79.5	0.5	9.4
STS 1039	<i>C. williamsi</i>	URM3	faible usure	43.7	144.2	4.3	192.2	235.8	81.6	81.5	0.5	9.3
KA 192	<i>G. major</i>	URM3	6C	159.1			512.1	671.2	211.8	76.3	0.8	9.4
KA 193	<i>G. major</i>	URM3	8C/9C	106.9			481.0	587.9	183.1	81.8	0.6	7.4

Annexe 8.9. Masses corporelles (kg) estimées pour les taxons cercopithécidés actuels. Les données sont issues de Smith et Jungers (1997) sauf exception (*Scott, 2011). Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres.

Taxons	mâles	femelles	moyenne
<i>P. anubis</i>	23.2	12.5	17.8
<i>P. cynocephalus</i>	21.8	12.3	17.1
<i>P. cynocephalus kindae</i>	17.2	9.8	13.5
<i>P. hamadryas</i>	19.0	10.7	14.8
<i>P. ursinus</i>	29.8	14.8	22.3
<i>T. gelada</i>	19.0	11.7	15.4
<i>L. albigena</i>	8.3	6.0	7.1
<i>M. leucophaeus</i>	17.5	12.5	15.0
<i>M. sphinx</i>	31.6	12.9	22.3
<i>Cc. torquatus</i>	9.5	5.5	7.5
<i>Cc. atys</i>	11.0	6.2	8.6
<i>Mc. sylvanus</i>	16.0	11.0	13.5
<i>Mc. nigra</i>	9.9	5.5	7.7
<i>Mc. radiata</i>	6.7	3.9	5.3
<i>Mc. mulatta</i>	11.0	8.8	9.9
<i>Cp. mona</i>	5.1		5.1
<i>Cp. hamlyni</i>	5.5	3.4	4.5
<i>Cp. cephus</i>	4.3	2.9	3.6
<i>E. patas</i>	12.4	6.5	9.5
<i>Ch. aethiops</i>	5.0	3.5	4.2
<i>Ch. pygerythrus</i>	5.5	4.1	4.8
<i>Col. angolensis</i>	9.7	7.6	8.6
<i>Col. guereza</i>	11.7	8.6	10.1
<i>Pil. badius</i>	8.8	7.0	7.9
<i>Pil. foai</i> *	12.3	8.3	10.3

Annexe 8.10. Masses corporelles (kg) estimées pour les taxons cercopithécidés fossiles à partir des dimensions dentaires. Les données sont issues de Delson et al. (2000). ¹Makapansgat ; ²Swartkrans ; ³Taung ; ⁴Kromdraai ; ⁵Swartkrans ; ⁶Cooper's ; ⁷Bolt's Farm ; ⁸Skurweberg. M : mâles ; F : femelles ; moy. : moyenne ; *équation combinant les deux sexes. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres

	MP ¹			SK ²			TG ³			K ⁴			SK ⁵		
	M	F	moy.	M	F	moy.	M	F	moy.	M	F	moy.	M	F	moy.
<i>Pp. jonesi</i>	17	12	14.5	17	11.5	14.25									
<i>Pp. broomi</i>	20	15	17.5	22	15	18.5									
<i>Pp. whitei</i>	25	19	22		19										
<i>Pp. antiquus</i>							18	15*	16.5						
<i>P. angusticeps</i>										21	18				
				28	19					(+CO ⁶)	(+CO ⁶)	19.5			
<i>P. robinsoni</i>				(+BF ⁷)	(+BF ⁷)	28.5							30	16	23
<i>P. izodi</i>				21			22	17	19.5						
<i>T. o. darti</i>	34	23	28.5										42	26	34
<i>T. o. oswaldi</i>															
	23 (+ SK ² , BF ⁷)	16 (+ SK ² , BF ⁷)													
<i>C. williamsi</i>			19.5	23	16	19.5					23		23	46	
<i>D. ingens</i>													(+SB ⁸)	(+SB ⁸)	40.5
<i>G. major</i>										37	30*	33.5		35	
										(+CO ⁶)	(+CO ⁶)				

Annexe 8.11. Estimations des dimensions (en millimètre) et des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires des spécimens cercopithécidés actuels. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.2. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	p.	ASCh	ASCw	PSCh	PSCw	LSCh	LSCw	SLIi	SLIs	ASCh/w	PSCh/w	LSCh/w	SLI
1996-2508	<i>P. anubis</i>	D	5.3	6.0	5.7	5.2	5.6	5.2	2.6	49.7	87.4	110.2	107.6	49.7
1973-115	<i>P. anubis</i>	D	5.4	6.0	5.8	5.9	6.1	5.8	3.5	2.3	88.5	99.4	105.8	59.6
8637	<i>P. anubis</i>	D	6.1	5.5	4.9	5.1	5.1	5.0	2.3	2.9	110.3	94.9	100.6	43.9
AD01	<i>P. anubis</i>	D	5.4	6.1	5.2	5.2	5.7	5.5	2.7	2.5	88.3	98.4	104.1	51.5
AD03	<i>P. anubis</i>	D	5.3	5.7	5.9	5.9	5.9	5.2	2.6	3.3	92.1	100.5	112.8	44.8
LUNHO	<i>P. anubis</i>	D	4.7	5.7	5.2	4.9	5.6	4.9	2.6	2.3	83.6	106.8	112.5	52.7
11553	<i>P. anubis</i>	D	5.0	6.0	5.3	5.6	5.2	5.8	2.9	2.8	83.2	93.8	90.5	51.7
1912-862	<i>P. cynocephalus</i>	D	5.8	6.0	5.9	5.8	5.9	5.4	2.6	3.3	97.8	101.5	109.1	43.7
31230	<i>P. cynocephalus</i>	G	5.4	6.4	5.5	5.7	5.7	5.1	2.7	3.1	84.2	95.7	112.0	48.4
3502	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	5.6	5.6	5.2	5.7	5.5	5.2	3.2	2.5	100.7	92.1	104.5	55.5
4151	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	4.3	5.6	5.4	4.9	5.1	5.4	2.2	2.6	76.9	110.0	94.2	46.1
3498	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	4.9	5.4	5.3	5.1	4.5	4.4	2.7	2.4	90.4	105.1	102.5	53.1
17979	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	5.0	5.3	5.1	5.0	5.2	5.0	2.4	2.6	94.8	102.9	103.2	47.9
3503	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	5.0	5.3	5.1	5.0	5.2	5.0	2.4	2.6	94.8	102.9	103.2	47.9
1969-447	<i>P. hamadryas</i>	D	4.5	5.1	5.1	5.2	5.0	4.8	2.5	2.7	86.9	97.7	103.8	48.3
OST.AC.494	<i>P. hamadryas</i>	D	5.0	5.5	4.6	5.0	5.4	5.2	2.5	2.4	91.3	92.7	103.0	51.1
OST.AC.682	<i>P. hamadryas</i>	D	5.6	6.0	5.7	5.3	6.1	5.7	2.6	2.8	92.7	107.1	106.9	48.4
AC.1442	<i>P. ursinus</i>	D	5.4	5.9	4.6	4.9	5.0	4.6	2.2	2.7	91.5	94.1	110.4	45.5
1970-411	<i>P. ursinus</i>	G	6.0	6.3	5.8	5.1	5.8	5.3	3.0	2.2	96.3	112.7	107.8	58.0
73.034-M-0004	<i>P. ursinus</i>	D	5.7	6.2	6.0	5.6	6.5	6.0	2.5	3.1	93.2	107.5	107.6	45.2
1969-451	<i>T. gelada</i>	D	5.4	5.9	5.7	5.3	4.8	5.0	2.3	3.0	92.2	107.9	95.0	44.2
1972-360	<i>T. gelada</i>	G	4.8	6.1	5.9	5.0	5.1	4.6	2.0	2.7	79.6	118.6	110.5	42.8
1886-123	<i>L. albigena</i>	D	4.7	5.8	4.9	5.5	5.3	5.6	2.5	3.1	80.0	89.1	94.1	44.0
37572	<i>L. albigena</i>	D	4.4	5.3	4.6	4.7	4.6	5.1	2.0	2.7	83.2	97.1	90.2	42.7
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	D	5.2	5.7	5.5	5.8	5.0	5.4	2.3	3.6	91.2	94.8	92.6	38.5
37579	<i>L. albigena</i>	G	5.1	5.9	5.3	5.7	5.0	5.6	2.8	2.9	85.3	92.9	89.2	49.1

spécimen	taxon	p.	ASCh	ASCw	PSCh	PSCw	LSCCh	LSCw	SLi	SLIs	ASCh/w	PSCw/w	LSCw/w	SLI
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	D	4.4	5.5	5.2	5.4	5.0	5.3	1.9	3.5	78.9	97.0	93.9	35.6
28425	<i>M. leucophaeus</i>	D	4.6	6.2	5.3	6.1	4.8	5.5	2.7	3.4	74.4	87.1	87.0	43.7
73.029-M-0105	<i>M. leucophaeus</i>	D	5.0	6.2	5.4	5.9	5.0	5.2	2.4	3.4	80.6	90.9	97.0	41.4
OST.AC.488	<i>M. sphinx</i>	G	5.3	5.6	4.8	4.5	5.4	4.7	1.5	2.9	94.0	106.8	114.2	34.3
OST.AC.543	<i>M. sphinx</i>	D	4.7	5.9	5.0	5.5	5.1	5.3	2.7	2.8	79.0	90.2	96.5	48.5
OST.AC.503	<i>M. sphinx</i>	D	4.6	5.7	5.8	5.2	4.7	4.7	2.4	2.9	80.4	110.1	98.8	45.0
73.018-M-0359	<i>Cc. torquatus</i>	D	4.9	5.2	4.8	4.7	4.1	4.6	1.6	3.1	93.7	101.2	89.4	33.7
73.018-M-389	<i>Cc. torquatus</i>	D	5.2	6.3	5.6	5.4	4.7	4.6	1.9	3.4	83.0	103.6	101.7	35.7
81.007-M-0041	<i>Cc. atys</i>	G	5.2	5.6	5.3	5.2	5.2	5.0	2.6	2.7	92.9	101.4	104.2	48.6
28998	<i>Cc. atys</i>	D	4.8	5.3	4.8	5.4	4.2	5.1	2.4	3.0	89.8	88.7	82.8	45.1
OST.AC.490	<i>Mc. sylvanus</i>	D	4.5	5.7	4.9	5.0	4.2	4.9	1.9	3.1	79.5	96.8	84.7	37.9
OST.AC.427	<i>Mc. sylvanus</i>	D	4.8	5.8	4.9	5.3	4.3	4.9	2.0	3.3	83.4	92.1	88.4	38.2
OST.AC.493	<i>Mc. sylvanus</i>	D	4.6	5.9	5.2	5.5	4.7	5.1	2.7	2.9	77.3	94.4	91.1	48.2
OST.AC.506	<i>Mc. radiata</i>	D	4.2	5.1	4.5	4.5	4.0	4.6	1.9	2.6	81.9	99.8	87.3	42.7
OST.AC.492	<i>Mc. mulatta</i>	D	4.4	5.7	5.0	5.3	4.4	5.0	2.3	3.1	77.8	93.6	87.3	42.5
OST.AC.532	<i>Mc. sp.</i>	D	4.8	6.0	5.0	5.2	4.9	5.4	2.5	2.7	80.1	96.1	91.3	47.8
28608	<i>Cp. mona</i>	D	4.2	5.0	4.5	4.5	4.3	5.1	2.1	2.4	85.1	99.1	85.6	46.5
28411	<i>Cp. hamlyni</i>	D	5.2	6.1	4.9	5.4	4.7	5.2	2.3	3.1	85.6	89.8	90.1	42.2
OST.AC.515	<i>Cp. cephus</i>	D	4.2	5.2	4.7	4.9	4.3	4.9	2.2	2.6	79.8	96.2	88.3	46.0
OST.AC.533	<i>Cp. cephus</i>	D	4.5	5.4	4.8	5.2	4.9	5.7	2.8	2.4	82.9	91.3	85.5	54.6
8452	<i>E. patas</i>	D	4.4	5.3	4.8	5.3	4.8	5.1	2.3	3.0	81.8	91.3	93.5	42.5
OST.AC.508	<i>Ch. aethiops</i>	G	4.4	4.9	5.0	4.5	4.5	5.0	2.3	2.2	89.5	113.0	89.1	51.6
OST.AC.523	<i>Ch. aethiops</i>	D	4.8	5.6	5.0	5.1	4.8	5.3	2.6	2.6	84.4	98.8	89.2	50.0
OST.AC.540	<i>Ch. aethiops</i>	D	4.3	5.0	4.9	4.9	4.4	5.4	2.4	2.5	85.6	99.5	80.8	48.5
37477	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	3.9	5.3	4.3	4.6	3.8	4.4	1.9	2.7	73.9	94.3	86.2	42.3
37478	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	5.0	6.1	5.1	4.7	5.3	5.0	2.1	2.6	81.5	108.8	105.8	45.1
10746	<i>Col. angolensis</i>	D	4.7	5.5	5.5	5.4	5.0	4.9	2.1	3.3	85.2	103.1	101.0	39.0
25456	<i>Col. angolensis</i>	D	5.3	6.1	5.7	6.7	5.1	5.7	3.5	3.3	87.7	84.2	90.9	51.0
11556	<i>Col. angolensis</i>	D	5.3	5.9	5.3	5.7	5.0	5.7	2.9	2.8	90.0	93.3	88.6	50.9
15447	<i>Col. angolensis</i>	D	5.1	5.9	5.1	5.9	4.7	5.1	3.0	2.8	86.6	87.6	91.6	51.4

spécimen	taxon	p.	ASCh	ASCw	PSCCh	PSCw	LSCCh	LSCw	SLi	SLIs	ASCh/w	PSCCh/w	LSCCh/w	SLI
1962-986	<i>Col. guereza</i>	D	5.8	5.8	5.9	5.9	5.1	5.3	2.7	3.1	100.0	101.0	95.7	47.0
2800	<i>Col. guereza</i>	D	5.5	5.7	5.5	5.4	5.5	5.5	2.6	2.9	96.6	100.9	101.0	47.3
8425	<i>Col. guereza</i>	D	5.7	5.7	5.4	5.1	5.2	5.2	2.6	2.5	100.7	104.5	99.9	50.9
10646	<i>Col. guereza</i>	D	5.1	5.5	5.3	5.0	4.8	5.4	2.3	2.7	92.9	105.4	89.6	45.5
10747	<i>Col. guereza</i>	D	5.3	6.0	5.3	5.7	4.9	4.8	5.7	2.9	89.4	93.8	100.8	66.1
1215	<i>Col. guereza</i>	D	5.0	5.5	5.5	5.8	5.3	5.5	3.1	2.6	89.4	94.6	95.2	54.2
OST.AC.519	<i>Col. guereza</i>	D	4.2	6.3	5.5	5.1	4.9	5.2	2.3	2.9	67.5	106.9	94.1	44.0
10099	<i>Pil. badius</i>	D	5.0	5.2	4.8	5.3	4.1	4.6	2.3	3.1	97.6	90.6	90.5	42.6
28402	<i>Pil. badius</i>	D	4.7	5.4	4.7	5.6	3.7	4.7	2.7	3.0	86.1	83.4	79.5	46.9
10289	<i>Pil. badius</i>	D	4.5	5.0	4.6	5.5	4.2	4.6	2.8	2.6	90.2	83.5	91.2	52.1
28403	<i>Pil. badius</i>	D	4.6	5.7	4.8	5.7	4.0	4.7	2.5	3.3	80.8	83.3	84.0	42.5
91.060-M-0071	<i>Pil. foai</i>	D	4.3	5.5	3.6	4.3	4.0	4.0	2.3	2.0	79.0	84.7	100.2	52.6

Annexe 8.12. Estimations des dimensions (en millimètre) et des indices (en pourcentage) mesurés sur les canaux semi-circulaires des spécimens cercoptithécidés du Plio-Pleistocène sud-francais. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.2. pour la signification des variables.

spécimens	taxons	p.	ASCh	ASCw	PSCh	PSCw	LSCh	LSCw	SLIi	SLIs	ASCh/w	PSCh/w	LSCh/w	SLI
STS 565	<i>Pp. jonesi</i>	G	4.6	6.1	5.6	5.8	5.3	5.8	2.6	3.1	75.1	96.3	91.5	45.4
STS 564	<i>Pp. broomi</i>	D	4.3	5.7	5.4	5.6	4.8	5.6	2.9	2.7	76.4	97.6	84.4	51.8
MP 224	<i>Pp. broomi</i>	D	4.3	5.8	5.2	5.4	5.0	5.7	2.3	3.2	74.4	96.7	87.8	42.0
STS 370C	<i>Pp. whitei</i>	D	4.8	6.4	5.6	5.6	5.2	5.3	2.3	3.2	75.7	100.3	99.7	41.7
MP 221	<i>Pp. whitei</i>	G	4.4	5.3	5.4	5.5	5.2	5.1	3.1	2.3	83.4	97.4	102.8	57.8
M 3133	<i>Pp. sp.</i>	D	4.3	5.7	5.3	5.3	5.3	5.8	2.5	3.0	74.8	100.1	91.0	46.1
MP 208	<i>Pp. sp.</i>	G	4.8	5.7	5.0	5.4	5.4	5.6	2.3	3.1	85.1	92.5	98.0	43.2
TP 8	<i>Pp. antiquus</i>	G	4.1	5.5	5.5		5.2	4.9			75.7		107.5	
SK 561	<i>T. oswaldi oswaldi</i>	G	5.3	6.1	5.9	5.4	5.0	4.7	2.8	2.7	87.0	109.7	106.7	50.7
M 3073	<i>T. oswaldi darti</i>	D	5.4	6.1	5.3	6.6	5.2	5.4	2.7	3.8	88.3	79.6	95.7	42.0
MP 222	<i>T. oswaldi darti</i>	G	5.1	5.9	5.4	5.8	4.1	4.9	2.5	3.3	87.0	94.2	82.3	43.4
STS 252	<i>C. williamsi</i>	D	4.1	6.3	5.3	5.5	5.2	5.7	2.4	3.0	65.4	96.4	90.5	44.2
STS 559A	<i>C. williamsi</i>	G	4.9	5.6	4.8	4.5	5.8	5.6	1.4	2.9	87.1	105.5	103.2	38.3
M 3055	<i>C. williamsi</i>	D	4.5	5.3	5.1	4.9	5.1	5.4	1.8	3.2	84.9	105.6	93.2	35.1
MP 3a	<i>C. williamsi</i>	D	5.1	5.7	5.5	5.3	5.6	5.1	2.6	2.7	89.2	103.8	110.5	49.5
MP 36	<i>C. williamsi</i>	G	5.0	5.4	5.6	5.7	5.6	5.6	2.7	2.8	93.2	97.7	101.3	49.1
SK 554	<i>D. ingens</i>	D	5.9	6.4	5.5	5.4	5.3	5.4	1.9	3.5	92.3	102.3	98.5	35.4
SK 599	<i>D. ingens</i>	D	6.5	7.1	5.9	6.0	5.2	4.4	2.2	3.8	92.1	99.1	117.7	36.4

Annexe 8.13. Estimations des angles (en degré) mesurés entre les canaux semi-circulaires circulaires et la cochlée des spécimens cercopithécidés actuels. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.3. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	p.	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC
1996-2508	<i>P. anubis</i>	D	91.8	92.6	97.7	51.6	89.5	46.1
1973-115	<i>P. anubis</i>	D	88.6	94.5	96.4	43.7	86.2	53.7
8637	<i>P. anubis</i>	D	88.1	88.8	100.9	49.9	95.0	51.4
AD01	<i>P. anubis</i>	D	88.4	99.4	97.7	49.4	95.1	48.4
AD03	<i>P. anubis</i>	D	88.4	94.5	90.3	42.3	86.0	49.2
LUNHO	<i>P. anubis</i>	D	93.9	89.8	92.3	55.9	87.6	36.3
11553	<i>P. anubis</i>	D	100.9	100.6	101.6	55.2	88.6	46.5
1912-862	<i>P. cynocephalus</i>	D	88.6	96.8	97.9	47.2	92.6	50.8
31230	<i>P. cynocephalus</i>	G	82.2	86.6	97.8	49.4	82.9	50.1
3502	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	95.6	97.1	98.3	54.3	78.2	46.8
4151	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	86.8	95.4	90.4	52.8	87.9	38.8
3498	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	87.2	88.6	101.2	52.2	86.7	49.2
17979	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	84.6	93.3	96.7	51.5	91.7	45.5
3503	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	87.4	91.1	91.4	51.3	90.1	40.3
1969-447	<i>P. hamadryas</i>	D	92.6	97.8	98.7	50.5	84.9	49.4
OST.AC.494	<i>P. hamadryas</i>	D	89.0	94.4	95.2	46.9	86.0	49.3
OST.AC.682	<i>P. hamadryas</i>	D	86.5	95.1	96.3	52.8	92.2	43.8
AC.1442	<i>P. ursinus</i>	D	96.3	86.2	95.7	43.7	85.5	52.2
1970-411	<i>P. ursinus</i>	G	89.9	95.3	98.7	51.3	83.3	49.1
73.034-M-0004	<i>P. ursinus</i>	D	95.0	92.4	95.6	50.0	86.8	45.7
1969-451	<i>T. gelada</i>	D	88.2	90.4	96.7	48.2	91.3	48.5
1972-360	<i>T. gelada</i>	G	82.8	91.0	93.6	46.0	88.7	48.5
1886-123	<i>L. albigena</i>	D	87.0	92.9	100.2	53.8	94.2	46.4
37572	<i>L. albigena</i>	D	94.8	94.6	95.2	46.6	87.4	48.7
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	D	86.6	92.2	95.5	51.7	92.0	43.9
37579	<i>L. albigena</i>	G	87.8	90.8	101.3	60.0	89.4	41.5

spécimen	taxon	p.	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	D	101.3	98.4	95.5	44.8	92.8	51.2
28425	<i>M. leucophaeus</i>	D	93.5	93.3	95.2	44.6	95.4	51.1
73.029-M-0105	<i>M. leucophaeus</i>	D	95.9	100.1	97.5	47.9	95.7	49.8
OST.AC.488	<i>M. sphinx</i>	G	81.8	96.2	89.3	53.2	95.0	36.6
OST.AC.543	<i>M. sphinx</i>	D	96.4	103.7	94.9	50.6	95.1	44.3
OST.AC.503	<i>M. sphinx</i>	D	82.3	89.6	92.2	46.5	88.3	46.4
73.018-M-0359	<i>Cc. torquatus</i>	D	90.7	94.6	89.1	36.7	90.8	52.4
73.018-M-389	<i>Cc. torquatus</i>	D	82.6	92.1	93.6	40.8	90.5	53.5
81.007-M-0041	<i>Cc. atys</i>	G	93.4	95.7	96.1	47.1	88.5	49.1
28998	<i>Cc. atys</i>	D	88.3	97.6	92.3	43.1	94.5	49.2
OST.AC.490	<i>Mc. sylvanus</i>	D	81.2	85.8	96.6	44.3	99.2	52.7
OST.AC.427	<i>Mc. sylvanus</i>	D	86.2	93.4	92.4	43.7	101.1	49.2
OST.AC.493	<i>Mc. sylvanus</i>	D	86.3	92.8	99.2	53.7	93.8	45.5
OST.AC.506	<i>Mc. radiata</i>	D	93.1	86.3	89.7	49.3	88.9	40.6
OST.AC.492	<i>Mc. mulatta</i>	D	87.4	84.6	96.3	47.5	85.4	48.9
OST.AC.532	<i>Mc. sp.</i>	D	94.4	95.4	94.7	54.1	90.2	40.6
28608	<i>Cp. mona</i>	D	95.7	99.3	89.4	50.1	80.8	42.1
28411	<i>Cp. hamlyni</i>	D	95.5	93.3	91.8	38.4	86.2	53.5
OST.AC.515	<i>Cp. cephus</i>	D	91.3	103.1	97.9	42.2	90.0	56.6
OST.AC.533	<i>Cp. cephus</i>	D	97.0	99.9	97.2	46.9	93.9	50.3
8452	<i>E. patas</i>	D	97.0	106.1	96.5	46.4	84.5	52.2
OST.AC.508	<i>Ch. aethiops</i>	G	91.1	98.9	101.8	49.8	93.3	52.1
OST.AC.523	<i>Ch. aethiops</i>	D	88.5	97.6	96.4	46.0	84.5	52.6
OST.AC.540	<i>Ch. aethiops</i>	D	96.3	97.3	96.2	48.0	83.0	49.2
37477	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	92.9	85.5	94.2	47.4	89.6	47.2
37478	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	99.9	102.2	92.3	43.6	85.3	49.3
10746	<i>Col. angolensis</i>	D	88.2	92.6	93.2	50.8	82.7	44.2
25456	<i>Col. angolensis</i>	D	93.7	104.0	97.1	58.4	94.1	39.2
11556	<i>Col. angolensis</i>	D	91.5	87.4	93.2	46.9	90.4	46.5
15447	<i>Col. angolensis</i>	D	84.3	99.7	104.7	57.8	98.1	47.3

spécimen	taxon	p.	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC
1962-986	<i>Col. guereza</i>	D	80.6	94.9	99.5	49.9	104.8	49.8
2800	<i>Col. guereza</i>	D	86.7	90.6	99.6	46.5	94.6	53.1
8425	<i>Col. guereza</i>	D	82.1	98.2	96.7	52.1	99.8	44.7
10646	<i>Col. guereza</i>	D	84.8	94.1	101.5	50.7	99.1	50.9
10747	<i>Col. guereza</i>	D	91.3	93.9	106.4	46.9	91.7	59.5
1215	<i>Col. guereza</i>	D	89.1	99.0	101.3	54.8	101.7	46.6
OST.AC.519	<i>Col. guereza</i>	D	87.9	90.8	101.2	54.7	97.3	46.9
10099	<i>Pil. badius</i>	D	86.9	96.0	94.5	53.9	95.1	40.6
28402	<i>Pil. badius</i>	D	89.9	92.6	99.1	60.2	89.3	39.0
10289	<i>Pil. badius</i>	D	94.5	94.3	98.9	55.2	86.4	43.9
28403	<i>Pil. badius</i>	D	91.6	97.1	101.5	60.0	91.3	41.8
91.060-M-0071	<i>Pil. foai</i>	D	83.2	98.8	100.8	61.6	100.8	39.2

Annexe 8.14. Estimations des angles (en degré) mesurés entre les canaux semi-circulaires circulaires et la cochlée des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.3. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	p.	LSC/ASC	ASC/PSC	PSC/LSC	CO/LSC	CO/ASC	CO/PSC
STS 565	<i>Pp. jonesi</i>	G	85.0	85.6	96.2	46.1	88.6	50.2
STS 564	<i>Pp. broomi</i>	D	87.9	90.2	96.9			
MP 224	<i>Pp. broomi</i>	D	86.0	86.6	93.8	49.1	92.9	44.8
STS 370C	<i>Pp. whitei</i>	D	85.1	90.2	93.5	51.1	85.6	43.4
MP 221	<i>Pp. whitei</i>	G	85.3	89.6	98.7			
M 3133	<i>Pp. sp.</i>	D	83.3	89.7	89.3	46.0	86.2	44.5
MP 208	<i>Pp. sp.</i>	G	88.0	96.7	94.7			
SK 561	<i>T. oswaldi oswaldi</i>	G	82.3	92.7	98.5	50.5	93.6	48.3
M 3073	<i>T. oswaldi darti</i>	D	94.3	95.2	93.8	51.4	84.1	43.2
MP 222	<i>T. oswaldi darti</i>	G	91.2	92.2	91.0	45.7	91.1	45.3
STS 252	<i>C. williamsi</i>	D	89.9	93.6	98.9	47.1	81.7	53.6
STS 559A	<i>C. williamsi</i>	G	86.5	96.4	95.7	56.6	91.4	39.7
M 3055	<i>C. williamsi</i>	D	92.7	90.4	97.0	52.2	83.3	45.2
MP 3a	<i>C. williamsi</i>	D	90.3	91.9	101.7	54.9	90.0	46.7
MP 36	<i>C. williamsi</i>	G	84.9	90.8	98.9	50.9	95.1	48.0
SK 554	<i>D. ingens</i>	D	87.2	88.0	84.0	43.2	90.3	52.8
SK 599	<i>D. ingens</i>	D	81.9	87.9	99.9	49.9	84.1	50.0

Annexe 8.15. Estimations des paramètres cochléaires mesurés sur les spécimens cercopithécidés actuels. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.2. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	p.	ECL (mm)	TUR	R1	R2	CUR	RECL (mm)
1996-2508	<i>P. anubis</i>	D	36.1	3.3	1.1	2.8	2.6	11.1
1973-115	<i>P. anubis</i>	D	32.9	3.1	1.1	2.7	2.5	10.7
8637	<i>P. anubis</i>	D	31.5	2.8	1.2	2.7	2.3	11.1
AD01	<i>P. anubis</i>	D	32.7	3.2	1.0	2.7	2.7	10.2
AD03	<i>P. anubis</i>	D	34.4	3.1	1.1	2.9	2.6	11.0
LUNHO	<i>P. anubis</i>	D	36.3	3.4	1.2	2.9	2.5	10.8
11553	<i>P. anubis</i>	D	37.2	3.2	1.2	3.1	2.7	11.7
1912-862	<i>P. cynocephalus</i>	D	34.8	3.0	1.2	2.8	2.4	11.5
31230	<i>P. cynocephalus</i>	G	29.7	3.1	1.0	2.6	2.7	9.6
3502	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	33.2	3.0	1.3	2.5	1.9	11.2
4151	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	32.9	3.1	1.2	2.8	2.4	10.7
3498	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	31.9	2.9	1.1	2.7	2.4	11.1
17979	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	31.6	3.0	1.3	2.5	2.0	10.6
3503	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	29.2	2.9	1.1	2.4	2.1	10.0
1969-447	<i>P. hamadryas</i>	D	30.3	3.1	1.0	2.5	2.5	9.9
OST.AC.494	<i>P. hamadryas</i>	D	31.1	3.0	1.0	2.7	2.8	10.2
OST.AC.682	<i>P. hamadryas</i>	D	36.6	3.4	1.0	2.8	2.8	10.7
AC.1442	<i>P. ursinus</i>	D	33.2	3.2	1.0	2.8	2.7	10.4
1970-411	<i>P. ursinus</i>	G	34.2	2.8	1.3	3.0	2.3	12.0
73.034-M-0004	<i>P. ursinus</i>	D	34.1	3.2	1.0	2.8	2.7	10.8
1969-451	<i>T. gelada</i>	D	32.2	3.1	1.1	2.5	2.2	10.3
1972-360	<i>T. gelada</i>	G	29.8	2.9	1.0	2.6	2.6	10.2
1886-123	<i>L. albigena</i>	D	31.5	2.9	1.2	2.6	2.1	11.0
37572	<i>L. albigena</i>	D	31.7	2.9	1.3	2.7	2.1	11.1
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	D	33.5	3.3	1.1	2.6	2.4	10.3
37579	<i>L. albigena</i>	G	32.2	3.0	1.1	2.7	2.4	10.8
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	D	32.7	3.1	1.1	2.7	2.5	10.5
28425	<i>M. leucophaeus</i>	D	33.6	3.2	1.1	2.8	2.5	10.6
73.029-M-0105	<i>M. leucophaeus</i>	D	35.4	3.1	1.2	2.9	2.5	11.6
OST.AC.488	<i>M. sphinx</i>	G	35.3	3.0	1.2	2.9	2.4	11.8
OST.AC.543	<i>M. sphinx</i>	D	36.5	3.3	1.1	2.8	2.6	10.9
OST.AC.503	<i>M. sphinx</i>	D	34.3	3.1	1.2	2.7	2.3	11.0
73.018-M-0359	<i>Cc. torquatus</i>	D	31.5	3.3	0.9	2.5	2.6	9.6
73.018-M-389	<i>Cc. torquatus</i>	D	30.5	3.0	1.1	2.6	2.3	10.3
81.007-M-0041	<i>Cc. atys</i>	G	32.3	3.2	1.0	2.6	2.5	10.1
28998	<i>Cc. atys</i>	D	30.6	3.2	1.0	2.5	2.7	9.7
OST.AC.490	<i>Mc. sylvanus</i>	D	29.9	3.0	1.1	2.4	2.3	9.9
OST.AC.427	<i>Mc. sylvanus</i>	D	26.1	2.8	1.0	2.2	2.2	9.3
OST.AC.493	<i>Mc. sylvanus</i>	D	30.3	3.0	1.1	2.7	2.4	10.3
OST.AC.506	<i>Mc. radiata</i>	D	28.8	2.9	1.0	2.5	2.6	9.9
OST.AC.492	<i>Mc. mulatta</i>	D	28.8	3.0	1.0	2.5	2.5	9.7

spécimen	taxon	p.	ECL (mm)	TUR	R1	R2	CUR	RECL (mm)
OST.AC.532	<i>Mc. sp.</i>	D	31.1	3.0	1.1	2.6	2.4	10.2
28608	<i>Cp. mona</i>	D	31.7	3.2	1.0	2.5	2.5	9.9
28411	<i>Cp. hamlyni</i>	D	29.7	3.2	1.0	2.5	2.5	9.4
OST.AC.515	<i>Cp. cephus</i>	D	27.7	3.0	1.1	2.2	2.0	9.4
OST.AC.533	<i>Cp. cephus</i>	D	33.6	3.3	1.1	2.7	2.4	10.3
8452	<i>E. patas</i>	D	31.8	3.0	1.2	2.7	2.2	10.8
OST.AC.508	<i>Ch. aethiops</i>	G	30.3	3.1	1.1	2.4	2.3	9.7
OST.AC.523	<i>Ch. aethiops</i>	D	32.6	3.1	1.2	2.4	2.0	10.7
OST.AC.540	<i>Ch. aethiops</i>	D	28.2	2.9	1.1	2.3	2.1	9.9
37477	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	31.1	3.0	1.2	2.6	2.2	10.5
37478	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	33.2	3.0	1.3	2.6	2.0	11.1
10746	<i>Col. angolensis</i>	D	31.3	3.2	1.1	2.5	2.3	9.7
25456	<i>Col. angolensis</i>	D	28.2	2.9	1.0	2.5	2.4	9.8
11556	<i>Col. angolensis</i>	D	29.2	2.7	1.2	2.5	2.2	10.8
15447	<i>Col. angolensis</i>	D	29.7	2.8	1.1	2.6	2.3	10.6
1962-986	<i>Col. guereza</i>	D	29.4	2.8	1.1	2.7	2.6	10.6
2800	<i>Col. guereza</i>	D	31.9	3.0	1.2	2.5	2.2	10.5
8425	<i>Col. guereza</i>	D	30.4	2.8	1.1	2.6	2.3	10.8
10646	<i>Col. guereza</i>	D	28.1	2.9	1.1	2.3	2.1	9.8
10747	<i>Col. guereza</i>	D	28.7	2.9	1.1	2.3	2.1	10.0
1215	<i>Col. guereza</i>	D	29.3	2.8	1.2	2.4	2.1	10.5
OST.AC.519	<i>Col. guereza</i>	D	31.3	3.0	1.1	2.6	2.3	10.5
10099	<i>Pil. badius</i>	D	29.3	2.8	1.2	2.4	2.1	10.3
28402	<i>Pil. badius</i>	D	28.9	2.8	1.1	2.4	2.1	10.2
10289	<i>Pil. badius</i>	D	26.4	2.8	1.1	2.2	2.0	9.4
28403	<i>Pil. badius</i>	D	27.2	2.8	1.2	2.3	2.0	9.8
91.060-M-0071	<i>Pil. foai</i>	D	26.5	2.7	1.0	2.3	2.2	9.7

Annexe 8.16. . Estimations des paramètres cochléaires mesurés sur les spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres et à la section 3.4.2. pour la signification des variables.

spécimen	taxon	p.	ECL (mm)	TUR	R1	R2	CUR	RECL (mm)
STS 565	<i>Pp. jonesi</i>	G	30.6	3.0	1.1	2.5	2.3	10.1
STS 370C	<i>Pp. whitei</i>	D	32.1	2.9	1.2	2.6	2.2	11.0
M 3133	<i>Pp. sp.</i>	D	28.4	3.0	1.0	2.5	2.5	9.5
SK 561	<i>T oswaldi oswaldi</i>	G	29.1	2.7	1.2	2.7	2.3	10.9
MP 222	<i>T oswaldi darti</i>	G	31.7	2.9	1.3	2.4	2.0	10.8
STS 252	<i>C. williamsi</i>	D	30.5	2.8	1.2	2.6	2.3	10.7
STS 394A	<i>C. williamsi</i>	G	29.3	2.9	1.1	2.5	2.4	10.1
MP 3a	<i>C. williamsi</i>	D	33.9	3.0	1.1	2.9	2.6	11.2
MP 36	<i>C. williamsi</i>	G	31.5	2.9	1.3	2.8	2.2	11.0
SK 554	<i>D. ingens</i>	D	33.9	3.1	1.1	2.8	2.5	10.9
SK 599	<i>D. ingens</i>	D	34.3	3.0	1.2	3.0	2.5	11.4

Annexe 8.17. Estimations de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) mesurée pour des spécimens cercopithécidés actuels. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres.

spécimen	taxon	p.	OWA (mm ²)
1996-2508	<i>P. anubis</i>	D	1.8
1973-115	<i>P. anubis</i>	D	1.6
8637	<i>P. anubis</i>	D	1.7
AD01	<i>P. anubis</i>	D	1.4
AD03	<i>P. anubis</i>	D	1.6
LUNHO	<i>P. anubis</i>	D	1.6
11553	<i>P. anubis</i>	D	1.3
1912-862	<i>P. cynocephalus</i>	D	1.8
31230	<i>P. cynocephalus</i>	G	1.6
3502	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	1.3
4151	<i>P. cynocephalus kindae</i>	G	1.4
3498	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	1.3
17979	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	1.5
3503	<i>P. cynocephalus kindae</i>	D	1.7
1969-447	<i>P. hamadryas</i>	D	1.3
OST.AC.494	<i>P. hamadryas</i>	D	
OST.AC.682	<i>P. hamadryas</i>	D	1.6
AC.1442	<i>P. ursinus</i>	D	1.0
1970-411	<i>P. ursinus</i>	G	1.6
73.034-M-0004	<i>P. ursinus</i>	D	1.7
1969-451	<i>T. gelada</i>	D	1.7
1972-360	<i>T. gelada</i>	G	1.4
1886-123	<i>L. albigena</i>	D	1.4
37572	<i>L. albigena</i>	D	1.1
73.029-M-0109	<i>L. albigena</i>	D	1.4
37579	<i>L. albigena</i>	G	1.4
73.029-M-0106	<i>M. leucophaeus</i>	D	1.6
28425	<i>M. leucophaeus</i>	D	2.1
73.029-M-0105	<i>M. leucophaeus</i>	D	1.4
OST.AC.488	<i>M. sphinx</i>	G	1.5
OST.AC.543	<i>M. sphinx</i>	D	1.4
OST.AC.503	<i>M. sphinx</i>	D	1.5
73.018-M-0359	<i>Cc. torquatus</i>	D	1.3
73.018-M-389	<i>Cc. torquatus</i>	D	1.4
81.007-M-0041	<i>Cc. atys</i>	G	1.4
28998	<i>Cc. atys</i>	D	1.2
OST.AC.490	<i>Mc. sylvanus</i>	D	1.4
OST.AC.427	<i>Mc. sylvanus</i>	D	1.6
OST.AC.493	<i>Mc. sylvanus</i>	D	1.2
OST.AC.506	<i>Mc. radiata</i>	D	1.0
OST.AC.492	<i>Mc. mulatta</i>	D	1.2
OST.AC.532	<i>Mc. sp.</i>	D	1.1
28608	<i>Cp. mona</i>	D	1.4

spécimen	taxon	p.	OWA (mm ²)
28411	<i>Cp. hamlyni</i>	D	1.0
OST.AC.515	<i>Cp. cephus</i>	D	1.0
OST.AC.533	<i>Cp. cephus</i>	D	0.8
8452	<i>E. patas</i>	D	1.6
OST.AC.508	<i>Ch. aethiops</i>	G	1.2
OST.AC.523	<i>Ch. aethiops</i>	D	1.2
OST.AC.540	<i>Ch. aethiops</i>	D	1.3
37477	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	1.3
37478	<i>Ch. pygerythrus</i>	D	1.3
10746	<i>Col. angolensis</i>	D	1.1
25456	<i>Col. angolensis</i>	D	1.4
11556	<i>Col. angolensis</i>	D	1.5
15447	<i>Col. angolensis</i>	D	2.0
1962-986	<i>Col. guereza</i>	D	1.2
2800	<i>Col. guereza</i>	D	1.1
8425	<i>Col. guereza</i>	D	1.6
10646	<i>Col. guereza</i>	D	1.4
10747	<i>Col. guereza</i>	D	1.3
1215	<i>Col. guereza</i>	D	1.2
OST.AC.519	<i>Col. guereza</i>	D	1.5
10099	<i>Pil. badius</i>	D	0.8
28402	<i>Pil. badius</i>	D	0.7
10289	<i>Pil. badius</i>	D	1.0
28403	<i>Pil. badius</i>	D	0.6
91.060-M-0071	<i>Pil. foai</i>	D	0.7

Annexe 8.18. Estimations de l'aire de la fenêtre ovale (OWA) mesurée pour des spécimens cercopithécidés du Plio-Pléistocène sud-africain. p. : position ; D : droite ; G : gauche. Se référer à la section 2.2. pour la signification des abréviations des noms de genres.

spécimen	taxon	p.	OWA (mm ²)
STS 564	<i>Pp. broomi</i>	D	2.5
STS 370C	<i>Pp. whitei</i>	D	2.0
SK 561	<i>T. oswaldi oswaldi</i>	G	2.6
STS 252	<i>C. williamsi</i>	D	1.7
STS 394A	<i>C. williamsi</i>	G	2.2
MP 3a	<i>C. williamsi</i>	D	2.1
STS 559A	<i>C. williamsi</i>	G	1.8
SK 554	<i>D. ingens</i>	D	1.9

Annexe 8.19. Résumé des abbréviations et catégories descriptives des sillons néocorticaux.

abréviation	signification	catégorie 1	catégorie 2	catégorie 3	catégorie 4
arc	<i>sulcus arcuatus</i>	angle ouvert (ouvert)	angle fermé (fermé)	proche de 90°	courbé (en association avec les catégories 1,2 ou 3)
c	<i>sulcus centralis</i>	droit	courbé	courbure localisée à l'extrémité (courb. ext.)	
ip	<i>sulcus intraparietalis</i>	droit	courbé	courbure localisée à l'extrémité (courb. ext.)	relié à lc
lc	<i>sulcus calcarinus lateralis</i>	identifié (ident.)			relié à ip
ls	<i>sulcus lunatus</i>	droit	courbé		
oci	<i>sulcus occipitalis inferior</i>	identifié (ident.)			
p	<i>sulcus principalis</i>	dirigé vers arc (vers arc)	proche de la bordure externe du lobe temporal (bord.)		
sca	<i>sulcus subcentralis anterior</i>	individualisé (indv.)	relié à arc		

abréviation	signification	catégorie 1	catégorie 2	catégorie 3	catégorie 4
scp	<i>sulcus subcentralis posterior</i>	individualisé (indv.)	lié à c		
s-ts	<i>sulcus lateralis et sulcus temporalis superior</i>	intersection (int.)	sans intersection (int.)		

Annexe 8.20. Descriptions du patron sulcal relevé pour l'hémisphère droit des spécimens cercopithécidés actuels. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et au tableau Annexe 8.20. pour la signification des abréviations et catégories descriptives.

taxon	spécimen	arc	central	ip	lc	ls	oci	p	sca	scp	s-ls
<i>P. anubis</i>	1996-2508	?	courb. ext.	droit	?	droit	ident.	?	indv.	indv.	sans int.
<i>P. anubis</i>	1973-115	?	courb. ext.	X	X	X	X	?	X	relié à c	int.
<i>P. cynocephalus</i>	1912-862	ouvert	courb. ext.	droit	X	droit	ident.	vers arc	indv.	?	int.
<i>P. cynocephalus kindae</i>	17979	X	x	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. cynocephalus kindae</i>	3503	ouvert	courb. ext.	droit	?	droit	ident.	vers arc	X	indv.	sans int.
<i>P. hamadryas</i>	1969-447	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	X	vers arc	X	?	?
<i>P. ursinus</i>	1442	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	ident.	vers arc	X	relié à c	int.
<i>P. ursinus</i>	1970-411	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	ident.	vers arc	indv.	X	int.
<i>T. gelada</i>	1969-451	ouvert, courbé	courb. ext.	droit	X	X	X	vers arc	X	relié à c	sans int.
<i>T. gelada</i>	1972-360	?	courb. ext.	droit	X	X	X	?	X	indv.	sans int.
<i>T. gelada</i>	ED1	ouvert, courbé	X	X	X	X	X	vers arc	X	X	?
<i>L. albigena</i>	1886-123	ouvert	X	X	X	X	X	vers arc	X	X	sans int.
<i>L. albigena</i>	37572	ouvert	courb. ext.	droit	?	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>L. albigena</i>	73.029-M-0109	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	ident.	vers arc	X	?	int.
<i>L. albigena</i>	37579	ouvert	?	?	X	X	X	vers arc	X	X	sans int.
<i>M. leucophaeus</i>	73.029-M-0106	ouvert	courb. ext.	droit	X	courbé	?	vers arc	X	?	int.
<i>M. leucophaeus</i>	28425	ouvert	courb. ext.	courb. ext.	X	X	?	vers arc	?	X	int.
<i>M. leucophaeus</i>	73.029-M-0105	fermé, courbé	droit	droit	X	droit	ident.	vers arc	?	relié à c	int.
<i>Cc. torquatus</i>	73.018-M-0359	fermé	droit	droit	X	droit	X	vers arc	indv.	indv.	int.
<i>Cc. atys</i>	81.007-M-0041	fermé	courb. ext.	droit	X	courbé	X	vers arc	X	X	int.

taxon	spécimen	arc	central	ip	lc	ls	oci	p	sca	scp	s-ls
<i>Cc. atys</i>	28998	proche 90°	courb. ext.	droit	ident.	droit	ident.	vers arc	indv.	X	int.
<i>Mc. sylvanus</i>	OST.AC.493	ouvert	courb. ext.	droit	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>Mc. mulatta</i>	OST.AC.492	proche 90°, courbé	courb. ext.	droit	X	droit	ident.	vers arc	X	X	int.
<i>Mc. sp.</i>	OST.AC.532	proche 90°, courbé	courb. ext.	droit	X	X	X	X	X	X	int.
<i>Cp. cephus</i>	OST.AC.515	fermé	droit	?	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>Cp. cephus</i>	OST.AC.533	ouvert, courbé	droit	droit	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>E. patas</i>	OST.2002-26	ouvert, courbé	droit	droit	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>E. patas</i>	8452	ouvert, courbé	courb. ext.	droit	?	droit	?	vers arc	X	X	int.
<i>Ch. aethiops</i>	OST.AC.508	ouvert	courbé	droit	?	droit	X	vers arc	indv.	X	int.
<i>Ch. aethiops</i>	OST.AC.523	ouvert	droit	courbé	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>Ch. aethiops</i>	OST.AC.540	ouvert	droit	?	X	X	ident.	vers arc	X	X	int.
<i>Ch. pygerythrus</i>	37477	ouvert, courbé	courbé	droit	?	droit	ident.	vers arc	X	?	int.
<i>Ch. pygerythrus</i>	37478	ouvert	droit	droit	ident.	droit	ident.	vers arc	indv.	X	int.
<i>Col. angolensis</i>	25456	ouvert, courbé	courbé	droit	X	X	X	bord.	indv.	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	1962-986	ouvert, courbé	courb. ext.	courbé	X	droit	?	bord.	X	X	int.
<i>Col. guereza</i>	52211	ouvert, courbé	courbé	courbé	X	X	?	bord.	X	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	52225	ouvert, courbé	courbé	courbé	X	?	X	bord.	?	X	int.

taxon	spécimen	arc	central	ip	lc	ls	oci	p	sca	scp	s-ls
<i>Col. guereza</i>	52237	ouvert, courbé	courb. ext.	droit	X	X	X	bord.	X	X	int.
<i>Col. guereza</i>	52238	ouvert, courbé	courbé	X	X	X	ident.	bord.	?	X	?
<i>Col. guereza</i>	2800	ouvert, courbé	courbé	X	X	X	X	bord.	indv.	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	1215	ouvert, courbé	droit	courbé	X	droit	X	bord.	indv.	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	519	?	?	X	X	X	X	?	X	X	?
<i>Pil. foai</i>	91.060-M-0071	ouvert, courbé	droit	reliés		X	?	bord.	X	X	sans int.

Annexe 8.21. Descriptions du patron sulcal relevé pour l'hémisphère gauche des spécimens cercopithécidés actuels. Se référer à la section 2.1. pour la signification des abréviations des noms de genres et au tableau Annexe 8.20. pour la signification des abréviations et catégories descriptives.

taxon	spécimen	arc	c	ip	lc	ls	oci	p	sca	scp	s-ls
<i>P. anubis</i>	1996-2508	ouvert	droit	droit	X	X	X	vers arc	X	relié c	int.
<i>P. anubis</i>	1973-115	?	courb. ext.	droit	X	X	X	?	X	X	sans int.
<i>P. cynocephalus</i>	1912-862	?	courb. ext.	droit	X	X	X	?	X	relié c	int.
<i>P. cynocephalus kindae</i>	17979	X	x	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>P. cynocephalus kindae</i>	3503	ouvert	courb. ext.	droit	X	droit	ind.	vers arc	X	ind.	sans int.
<i>P. hamadryas</i>	1969-447	?	courb. ext.	droit	X	X	X	?	X	X	sans int.
<i>P. ursinus</i>	1442	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	ind.	vers arc	?	relié c	sans int.
<i>P. ursinus</i>	1970-411	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	X	vers arc	X	relié c	int.
<i>T. gelada</i>	1969-451	ouvert, courbé	courb. ext.	courbé	X	X	X	vers arc	X	X	sans int.
<i>T. gelada</i>	1972-360	?	droit	droit	X	X	X	?	?	X	sans int.
<i>T. gelada</i>	ED1	ouvert	droit	droit	X	?	ind.	?	X	relié c	?
<i>L. albigena</i>	1886-123	ouvert	droit	X	X	X	X	vers arc	X	X	sans int.
<i>L. albigena</i>	37572	ouvert	courb. ext.	droit	?	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>L. albigena</i>	73.029-M-0109	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	?	vers arc	X	X	int.

taxon	spécimen	arc	c	ip	lc	ls	oci	p	sca	scp	s-ls
<i>L. albigena</i>	37579	ouvert	?	?	X	X	X	vers arc	X	X	sans int.
<i>M. leucophaeus</i>	73.029-M-0106	fermé	courbé	droit	X	droit	?	vers arc	X	relié c	int.
<i>M. leucophaeus</i>	28425	ouvert	droit	droit	X	X	ind.	vers arc		?	int.
<i>M. leucophaeus</i>	73.029-M-0105	ouvert	courb. ext.	droit	X	?	X	vers arc	?	?	int.
<i>Cc. torquatus</i>	73.018-M-0359	fermé	courb. ext.	droit	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>Cc. atys</i>	81.007-M-0041	fermé	courb. ext.	droit	X	droit	X	vers arc	X	X	int.
<i>Cc. atys</i>	28998	fermé	courb. ext.	droit courb. ext.	ind.	droit	ind.	vers arc	ind.	X	int.
<i>Mc. sylvanus</i>	OST.AC.493	ouvert	droit	droit	X	?	X	vers arc	X	X	int.
<i>Mc. mulatta</i>	OST.AC.492	ouvert, courbé	courb. ext.	droit	X	droit	ind.	vers arc	X	X	int.
<i>Mc. sp.</i>	OST.AC.532	ouvert	courb. ext.	droit	X	X	X	X	X	X	int.
<i>Cp. cephus</i>	OST.AC.515	fermé, courbé	droit	droit	X	droit	ind.	vers arc	X	X	int.
<i>Cp. cephus</i>	OST.AC.533	ouvert, courbé	droit	X	X	X	X	vers arc	X	X	X
<i>E. patas</i>	OST.2002-26	ouvert, courbé	droit	droit	?	droit	?	vers arc	X	X	int.
<i>E. patas</i>	8452	ouvert, courbé	courb. ext.	X	?	?	?	vers arc	?	X	int.
<i>Ch. aethiops</i>	OST.AC.508	ouvert, courbé	droit	droit	?	?	X	vers arc	X	X	int.
<i>Ch. aethiops</i>	OST.AC.523	ouvert, courbé	droit	droit	X	droit	X	vers arc	X	X	int.

taxon	spécimen	arc	c	ip	lc	ls	oci	p	sca	scp	s-ls
<i>Ch. aethiops</i>	OST.AC.540	ouvert, courbé	courb.	X	X	X	X	vers arc	X	X	int.
<i>Ch. pygerythrus</i>	37477	ouvert, courbé	courb. ext.	droit	X	droit	?	vers arc	X	X	int.
<i>Ch. pygerythrus</i>	37478	ouvert, courbé	droit	droit	ind.	X	ind.	vers arc	Ind.	X	int.
<i>Col. angolensis</i>	25456	?	courbé	droit	X	X	X	bord.	X	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	1962-986	ouvert, courbé	courb. ext.	courbé	?	courbé	X	bord.	X	X	int.
<i>Col. guereza</i>	52211	fermé, courbé	?	X	X	X	X	vers arc	X	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	52225	proche 90°, courbé	droit	courbé	X	X	X	bord.	X	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	52237	ouvert, courbé	courbé	courbé	X	X	X	bord.	X	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	52238	ouvert, courbé	?	?	X	X	ind.	bord.	X	X	int.
<i>Col. guereza</i>	2800	ouvert, courbé	courbé	X	X	X	X	bord.	ind.	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	1215	ouvert, courbé	courbé	courbé	X	X	X	vers arc	ind.	X	sans int.
<i>Col. guereza</i>	519	?	?	courbé	?	X	?	bord.	X	X	sans int.
<i>Pil. foi</i>	91.060-M-0071	ouvert, courbé	droit	reliés	X	X	?	bord.	relié à arc	X	sans int.

TITLE : Characterization of inner craniodental structures in cercopithecoids and diachronic study of their morphological variation in the Plio-Pleistocene South African sequence.

ABSTRACT :

The temporal, geographical and environmental frameworks of the early hominin emergence and evolution in South Africa during the Plio-Pleistocene are key elements for the understanding of the human lineage history. The cercopithecoids, relatively abundant in the African Neogene fossiliferous deposits and almost invariably associated with hominin remains, represent sensitive biochronological markers and ecological indicators. However, based on traditional morphological criteria only, the systematics of the cercopithecoid fossil record remains uncertain.

In order to better characterize their paleobiodiversity, by means of high-resolution imaging techniques we have detailed 91 South African cercopithecoid craniodental specimens from the sites of Makapansgat, Taung, Sterkfontein, Kromdraai and Swartkrans. More specifically, we measured and compared the variation in dental endostructural organization, bony labyrinth conformation and endocranial architecture through the application of statistical and virtual modeling methods (e.g., geometric morphometrics, deformation-based models). For comparative purposes, we also integrated in our analyses a sample consisting of 80 extant cercopithecoid specimens.

Besides the identification of some new characters suitable for the diagnosis of fossil taxa, our results reveal biomarkers useful for the reconstruction of paleoenvironmental and biochronological contexts, notably based on the enamel-dentine junction morphology and the neocortical architecture. The paleobiodiversity assessment highlights a certain degree of morphological homogeneity for some of the papionin taxa and suggests a reduction of the number of species actually present in the South African fossiliferous deposits.

KEY-WORDS : Plio-Pleistocene; South Africa; cercopithecoids; third molar; inner ear; endocast

AUTEUR : Amélie BEAUDET

TITRE : Caractérisation des structures crânio-dentaires internes des cercopithécoïdes et étude diachronique de leurs variations morphologiques dans la séquence Plio-Pléistocène sud-africaine.

DIRECTEURS DE THÈSE : Pr José BRAGA, Pr Roberto MACCHIARELLI et Pr François BON

LIEU ET DATE DE SOUTENANCE : Thèse soutenue à la Faculté de Médecine, 37 Allées Jules Guesde, 31073 Toulouse Cedex 3, le 12 Novembre 2015.

RESUMÉ :

Les cadres temporel, géographique et environnemental associés à l'émergence et l'évolution des premiers hominins en Afrique du Sud pendant le Plio-Pléistocène constituent des éléments clés dans la compréhension de l'histoire de la lignée humaine. Les cercopithécoïdes, relativement abondants dans les dépôts fossilifères du Néogène africain et quasi systématiquement associés aux restes d'hominins, représentent des marqueurs biochronologiques et des indicateurs écologiques sensibles. Toutefois, en se basant seulement sur les critères morphologiques traditionnels, la systématique du registre cercopithécoïde fossile reste encore incertaine.

Afin de mieux caractériser leur paléobiodiversité, nous avons détaillé par des techniques d'imagerie à haute résolution les restes crânio-dentaires de 91 spécimens cercopithécoïdes provenant des sites de Makapansgat, Taung, Sterkfontein, Kromdraai et Swartkrans. En particulier, nous avons mesuré et comparé les variations dans l'organisation endostructurale dentaire, la conformation du labyrinthe osseux et l'architecture endocrânienne à travers l'application de méthodes statistiques et de modélisation virtuelle (e.g., morphométrie géométrique, modèles déformables). À titre comparatif, nous avons également intégré dans nos analyses un échantillon de 80 spécimens cercopithécoïdes actuels.

En plus de l'identification de caractères nouveaux et pertinents pour la diagnose des taxons fossiles, nos résultats mettent en évidence des biomarqueurs utiles pour la reconstruction des contextes paléoenvironnementaux et biochronologiques, notamment en ce qui concerne la morphologie de la jonction email-dentine et l'architecture néocorticale. L'estimation de la paléobiodiversité révèle un certain degré d'homogénéité morphologique pour quelques taxons papionines qui plaide en faveur d'une réduction du nombre d'espèces effectivement présentes dans les gisements fossilifères sud-africains.

TITRE ET RÉSUMÉ EN ANGLAIS AU RECTO DE CETTE PAGE.

MOT-CLÉS : Plio-Pléistocène; Afrique du Sud; cercopithécoïdes; troisième molaire; oreille interne; endocrâne

DISCIPLINE : Anthropobiologie

INTITULÉ ET ADRESSE DU LABORATOIRE : Laboratoire d'Anthropobiologie Moléculaire et Imagerie de Synthèse, 37 Allées Jules Guesde, 31073 Toulouse Cedex 3