

Variabilité morphologique et évolution des *Necrolemur* (Primates, Omomyiformes) des niveaux-repères MP 17 à MP 20 du sud de la France

Morphological variability and evolution of Necrolemur (Omomyiformes, Primates) close to the reference-levels MP 17 to MP 20 from the south of France

Marc Godinot¹

Résumé: Un assemblage extrêmement riche en dents de *Necrolemur*, La Bouffie, permet de décrire en détail la variabilité morphologique des dents. Les incisives supérieures et les canines inférieures sont fortement variables, mais on montre que l'assemblage est homogène, représentant une seule espèce non dimorphique. Trois dents présentent des caractères interprétés comme ataviques. Les autres assemblages proches des niveaux-repères MP 17 à MP 19 sont beaucoup plus pauvres et ne permettent pas encore de différencier des stades évolutifs. Par contre le petit assemblage de Coyrou 3 (MP 20) montre un stade évolutif à crénulation plus accentuée. L'ensemble du matériel est attribué provisoirement à *N. aff antiquus*.

Mots-clefs: Primates, Eocène, variabilité, dents, Omomyiformes

Abstract: An extremely rich assemblage of *Necrolemur* jaws and teeth from La Bouffie allows a detailed description of the morphological variations of its teeth. The upper incisors and lower canines are highly variable, however the assemblage is shown to be homogeneous, representing one non dimorphic species. Three teeth present characters interpreted as atavistic. Other assemblages close to reference-levels MP 17 to MP 19 are much more poor, and do not yet allow the differentiation of evolutionary stages. In contrast, the small assemblage from Coyrou 3 (MP 20) shows a more crenulated evolutionary stage. The whole material is provisionally referred to *N. aff antiquus*.

Key-words: Primates, Eocene, variability, teeth, Omomyiformes

Resumen: Una asociación fósil muy rica en dientes de *Necrolemur*, La Bouffie, permite describir en detalle su variabilidad morfológica. Aunque la forma de los incisivos superiores y los caninos inferiores es muy variable, se demuestra que la asociación es homogénea, representando una única especie no dimorfa. Se interpreta que tres dientes presentan caracteres atavicos. Las otras asociaciones provenientes de los niveles de referencia MP 17 a MP 19 son mucho más pobres y no permiten todavía diferenciar los estadios evolutivos. La pequeña asociación de Coyrou 3 (MP 20) presenta un estadio más crenulado. El conjunto del material se asigna provisionalmente a *N. aff antiquus*.

Palabras clave: Primates, Eoceno, variabilidad, dientes, Omomyiformes

INTRODUCTION

Le genre *Necrolemur* FILHOL 1873 est l'un des mieux connus parmi les primates éocènes. En effet, le spécimen-type de *N. antiquus* décrit par Filhol était un crâne avec ses hémi-mandibules associées (FILHOL,

1874). Ultérieurement, des crânes bien conservés, provenant comme le type des Phosphorites du Quercy, ont été décrits dans la monographie de Stehlin (1916), qui comporte de très belles reconstitutions du crâne. L'anatomie crânienne de *Necrolemur* a également été ré-étudiée par Hürzeler (1948), puis par Simons et

¹ E.P.H.E., UMR 8569, Laboratoire de Paléontologie, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France. e-mail: godinot@mnhn.fr

Russell (1960), et Szalay (1975). Le reste du squelette est moins bien connu, mais Schlosser (1907) avait décrit des os incomplets, un tibia-fibula attribué à *N. antiquus*, et un fémur et deux calcanéums attribués à "*N. edwardsi* (*Microchoerus* WOOD 1844). Depuis, Schmid (1979) a décrit des calcanéums, Szalay et Dagosto (1980) des humérus complets, et Godinot et Dagosto (1983) des astragales.

La dentition de *Necrolemur antiquus* a été à nouveau décrite, illustrée et mesurée dans une série de travaux (HÜRZELER, 1948; LOUIS & SUDRE, 1975; SCHMID, 1982), et des considérations fonctionnelles sur leur dentition ont été fournies par Schmid (1979) et Roth (1985). Un assemblage du niveau-repère MP 16, celui du Bretou, a été décrit (GODINOT, 1988), et les différences métriques et morphologiques entre l'assemblage de Robiac, également MP 16, et celui de La Bouffie (MP 17), ont été résumées (GODINOT, 1985). Il faut noter que Stehlin avait en outre nommé une variété *major*, pour des spécimens de taille plus grande. Ces derniers correspondent à la première partie de la lignée qui grandit en taille à partir du niveau-repère de Fons 6 (GODINOT, 1985), et pour laquelle le nom du groupe espèce proposé par Stehlin est valable: ces assemblages doivent donc être référés à *N. major* STEHLIN 1916 (éventuellement à *Microchoerus major* si l'on suit une systématique purement cladistique). La lignée de plus grande taille fera l'objet d'une description détaillée ultérieure. Dans ce travail, c'est la lignée de la taille de *N. antiquus* qui est revue pour la période allant des niveaux-repères MP 17 à MP 20. L'étude commence par la description de la variabilité morphologique dentaire de ce qui est le plus grand assemblage connu d'un petit primate éocène, le *Necrolemur* de La Bouffie (Quercy, nouvelles collections). Cette étude de variabilité servira de référence non seulement pour l'analyse des *Necrolemur*, mais aussi pour celle des autres microchoeridés ou d'autres petits primates analogues à dents ridulées. Ensuite sont étudiés les autres assemblages de *Necrolemur* provenant de localités proches des niveaux-repères MP 17 à MP 20 du sud de la France (les niveaux-repères MP sont définis dans SCHMIDT-KITTLER, 1987 et BIOCHROM'97, 1997).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La plupart des fossiles étudiés ici appartiennent aux collections de l'Université de Montpellier. Les

initiales des localités de cette collection sont: BFI, La Bouffie, F, Fons, COY, Coyrou, PRA, Les Pradigues. Dans le texte, les dents supérieures sont indiquées I1/, C/, P4/, M3/, et les dents inférieures I/1, /C, P/3, M/2. La formule dentaire des microchoeridés a été débattue. S'il n'y a pas d'ambiguïté pour les dents supérieures (2133), l'identification des dents inférieures antérieures a varié. Les identifications retenues ici, 2I, C, 2P, 3M, sont celles de plusieurs auteurs, précisées récemment grâce à des *Nannopithecus* STEHLIN 1916 (FILHOL, 1883; SIMONS, 1972; SZALAY, 1975; SCHMID, 1982; THALMANN, 1994). Toutes les mesures ont été effectuées avec la même platine Leitz transportable, beaucoup plus commode qu'un pied-à-coulisse quand il faut mesurer des dents qui se chevauchent sur une série dentaire. L'incertitude sur les mesures est de 0,1 mm.

Une méthode de mesure a été élaborée, qui est applicable à la fois aux dents isolées, les plus nombreuses, et aux dents encore en place sur des mâchoires. En effet, les dents en place peuvent se chevaucher, ce qui gêne la mesure de longueur réelle. De plus, beaucoup de dents ont une couronne oblique par rapport aux racines et des contours très arrondis; il faut alors bien préciser les axes qui sont pris comme référence pour orienter les dents. L'axe de référence choisi donne toujours la direction selon laquelle les mesures de longueur ont été prises. Des directions perpendiculaires ont été utilisées pour les autres mesures. Ces axes apparaissent clairement sur les figures 1 et 2.

Grâce à quelques spécimens assez complets des anciennes collections du Quercy, l'identification des dents antérieures a été possible. C'est seulement dans deux cas qu'une ambiguïté peut subsister dans l'identification des dents isolées: séparer les M1/ des M2/ n'est pas toujours facile, de même pour les P3/ et les P4/. Les identifications difficiles seront discutées dans chaque cas.

Pour que les mesures et les abréviations soient homogènes, on a gardé pour les termes de longueur (L) et largeur (l) leur emploi habituel pour les molaires, qui s'étend sans difficulté aux P/4 et P/3. L'inclinaison progressive des couronnes des dents antérieures m'a amené à garder ce terme de longueur pour la plus grande dimension des incisives inférieures, qui n'est plus du tout une longueur mesurée en vue occlusale (Fig. 1a). On voit sur cette même figure que l'incisive et les prémolaires antérieures ont une implantation oblique, que leur couronne est

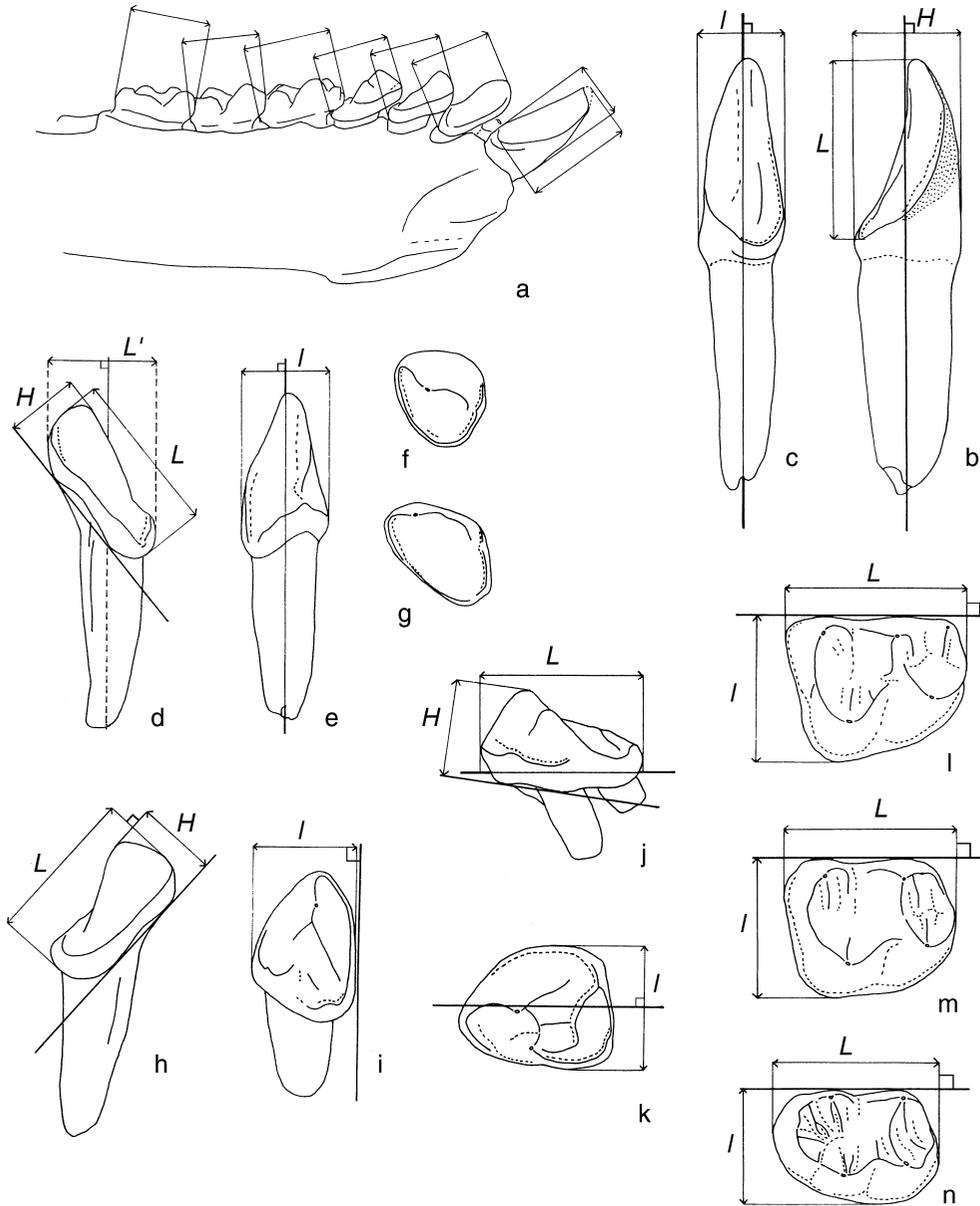


Figure 1.- Orientation et mesures des dents inférieures de *Necrolemur* FILHOL 1873. Pour chaque dent, l'axe de référence est indiqué par un trait plus épais; L est la longueur, l la largeur et H la hauteur; a, vue médiale d'une mandibule complète des anciennes collections du Quercy montrant l'orientation des longueurs mesurées pour les trois molaires, les deux prémolaires, la canine et I/1; b, c, I/1 en vues médiale (b) et postéro-occlusale (c); d, e, f, g, la canine en vues linguale (d), postérieure (e), et en vues plus ou moins occlusales (f, g); h, i, la P/3 en vues linguale (h) et postéro-occlusale (i); j, k, la P/4 en vues linguale (j) et occlusale (k); l, m, n, vues occlusales des molaires M/1 (l), M/2 (m) et M/3 (n).

Figure 1.- Orientation and measurements of the lower teeth of *Necrolemur* FILHOL 1873. For each tooth, the reference axis is indicated by a thicker line; L is length, l is width, and H is height; a, medial view of a complete mandible from the old Quercy collections showing the orientation of the lengths measured for the three molars, two premolars, canine and I/1; b, c, I/1 in medial (b) and postero-occlusal (c) views; d, e, f, g, the lower canine in lingual (d), posterior (e), and more or less occlusal (f, g) views; h, i, the P/3 in lingual (h) and postero-occlusal (i) views; j, k, the P/4 in lingual (j) and occlusal (k) views; l, m, n, occlusal views of the molars M/1 (l), M/2 (m), and M/3 (n).

oblique par rapport à leur racine, et que donc des repères particuliers doivent être pris pour chaque dent, permettant d'orienter sans ambiguïté les isolées.

ORIENTATION DES DENTS INFÉRIEURES

Les incisives inférieures ont leur couronne dans le prolongement direct de la racine. La face mésiale de la racine est très plane et donne un bon repère. Sur la face mésiale de la couronne on reconnaît la facette d'usure formée par le contact entre les incisives des deux mandibules. La longueur a été mesurée, une fois la dent posée "à plat", sur l'axe commun à la racine et la couronne (Fig. 1b), depuis la pointe jusqu'à la base du cingulide; en effet, la limite entre la couronne et la racine est parfois peu distincte, sans ligne ou sillon visible. La largeur de la couronne a été prise selon une direction perpendiculaire, en plaçant la face mésiale de la racine "verticalement" (Fig. 1c). Très peu de mesures comparables existent dans la littérature. Gingerich, qui en a donné sur les incisives des plésiadaptés, a mesuré la hauteur de la racine des incisives, et non celle de la couronne (GINGERICH, 1976, p 7).

Les canines inférieures sont parmi les plus difficiles à orienter. Le plus simple a été de se repérer par rapport au bord ventro-lingual de la couronne, et de mesurer L et une hauteur H dans le plan formé par ce rebord et par la direction de la racine. Ces mesures sont donc faites sur des profils, ou sur la vue postérieure pour I, et non sur les vues occlusales où elles sont trop difficiles à retrouver et ne seraient pas fiables (Fig. 1fg). Dans l'assemblage de La Bouffie, on a mesuré également une longueur L' mesurée perpendiculairement à la racine (Fig. 1d). On trouve pour cette longueur un coefficient de variation de 7,7 (n = 17), plus élevé que celui de la longueur L (V = 6,3). Cette différence reflète probablement une certaine variabilité de l'angle que font entre elles la racine et la couronne de la canine, et cette longueur L' ne sera donc pas utilisée dans la suite de l'étude.

Les prémolaires, quand elles sont en place sur des mandibules, sont partiellement recouvertes par les dents qui les suivent. La longueur que l'on peut mesurer en vue occlusale est assez différente de la longueur en vue de profil. Les mesures de L et H ont donc été prises de profil. Pour P/3, l'axe de référence est la base de la couronne. Pour P/4, dont le bord inférieur peut être anguleux ou arrondi, la longueur a été mesurée le long d'un axe correspondant à la corde de l'arc dessiné par le bourrelet ventral de la dent,

alors que la hauteur a été mesurée dans une direction perpendiculaire au bord inférieur de la moitié antérieure de la dent (Fig. 1j), quand l'angle ventral est marqué. Cette hauteur peut être évaluée parce que ces dents ne sont pas très pointues et que beaucoup sont peu ou pas usées.

Les molaires inférieures ne sont pas difficiles à orienter. Quand elles sont sur une mandibule, il faut, pour les vues occlusales, corriger la position de la mandibule pour compenser le changement d'orientation des molaires successives (courbure bien visible sur le profil, Fig. 1a). En vue occlusale, pour minimiser la variation de la largeur, la face linguale est placée aussi verticalement que possible (Fig. 1lmn). L'axe de référence choisi est celui du bord lingual, afin de minimiser l'influence du recouvrement des dents qui sont sur les mandibules. Le recouvrement affecte néanmoins un peu les mesures, comme il apparaît en comparant les moyennes des longueurs des M/2 dans l'assemblage de La Bouffie: M/2 isolées, moyenne M = 2,65 mm (n = 43; V = 4,0); pour les M/2 sur mandibules, M = 2,51 (n = 20; V = 4,3). La différence entre les moyennes est quand même voisine de 5%. Pour caractériser les petits assemblages, il faut utiliser toutes les dents, ce qui donne dans l'exemple des M/2 de La Bouffie une longueur moyenne intermédiaire, 2,61, et un coefficient de variation un peu plus élevé (n = 63; V = 4,8).

ORIENTATION DES DENTS SUPÉRIEURES

Les incisives supérieures ont été mesurées à peu près comme les inférieures. Leur face mésiale est moins plane que sur ces dernières, mais on peut préciser l'orientation à partir des deux extrémités mésiales du bourrelet basal (alignées sur le trait mésial Fig. 2b, et placées "horizontalement" pour obtenir la vue 2a). Ici encore la limite de la couronne et de la racine est souvent imprécise: la limite de la longueur a été prise au point extrême de la crête cingulaire. Des I2/ minuscules sont visibles sur de rares spécimens des anciennes collections du Quercy; elles ont échappé au tamisage ou au tri des nouvelles collections.

Les canines supérieures sont implantées obliquement sur le maxillaire, et leur couronne est inclinée par rapport à leur racine. Diverses orientations étant possibles, cinq mesures ont été prises sur les canines de La Bouffie pour voir les éventuelles différences de variabilité (Fig. 2cd). Des mesures analogues à celles des prémolaires inférieures ont été prises, de profil,

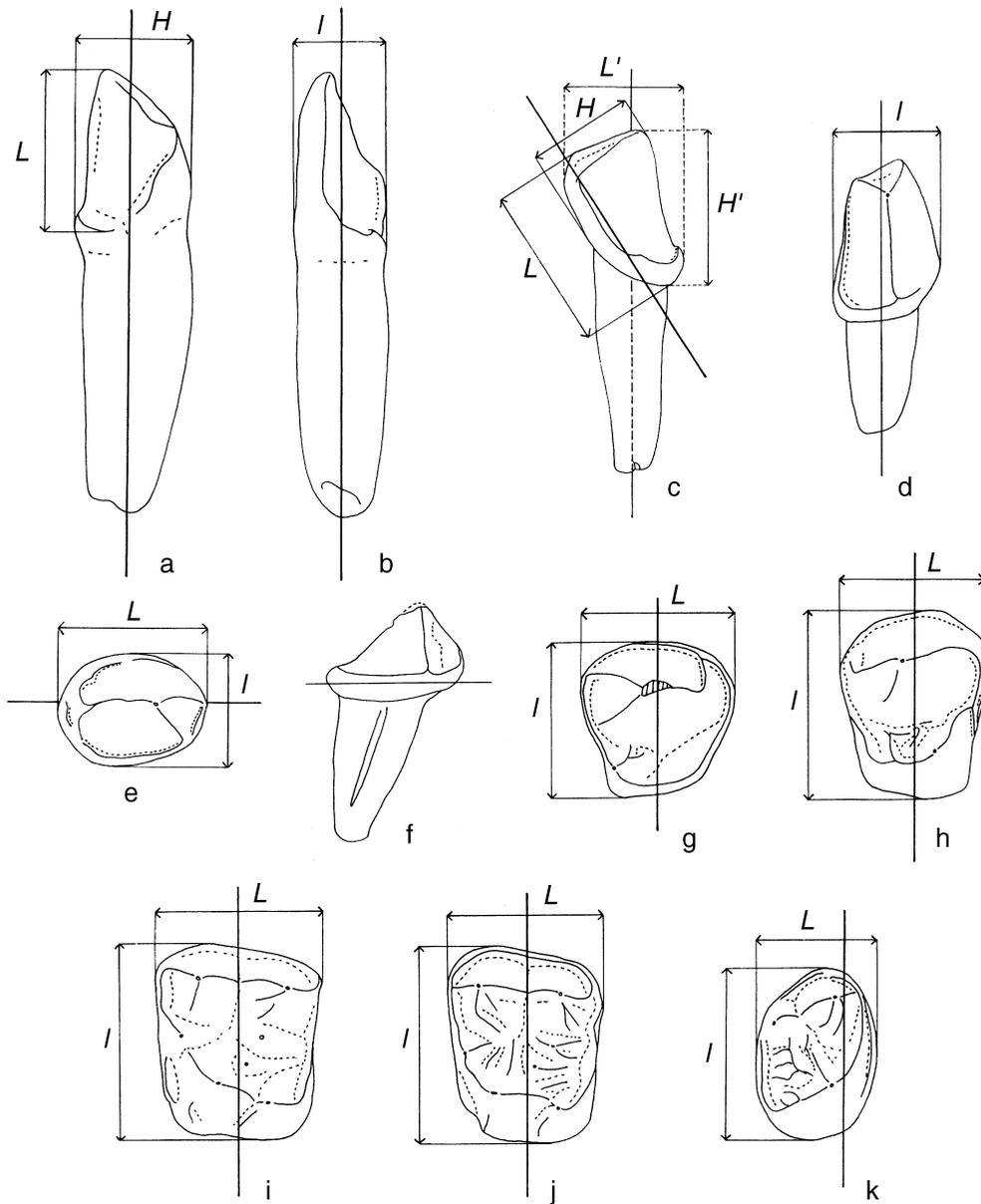


Figure 2. - Orientation et mesures des dents supérieures de *Necrolemur*. Pour chaque dent, l'axe de référence est indiqué par un trait épais; L est la longueur, I la largeur et H la hauteur; a, b, I1/ en vues médiale (a) et postérieure (b); c, d, la canine en vues linguale (c) et postéro-occlusale (d); e, f, une P2/ en vues occlusale (e) et linguale (f); g à k, vues occlusales de P3/ (g), P4/ (h), M1/ (i), M2/ (j) et M3/ (k).
 Figure 2. - Orientation and measurements of the upper teeth of *Necrolemur*. For each tooth, the reference axis is indicated by a thicker line; L is length, I is width, and H is height; a, b, I1/ in medial (a) and posterior (b) views; c, d, the canine in lingual (c) and postero-occlusal (d) views; e, f, a P2/ in occlusal (e) and lingual (f) views; g to k, occlusal views of P3/ (g), P4/ (h), M1/ (i), M2/ (j), and M3/ (k).

par rapport à un axe défini par la corde de la courbure basale du bourrelet linguale (L, H). Deux autres

mesures L' et H' on été prises par rapport à l'axe de la racine. La largeur a été mesurée perpendiculairement

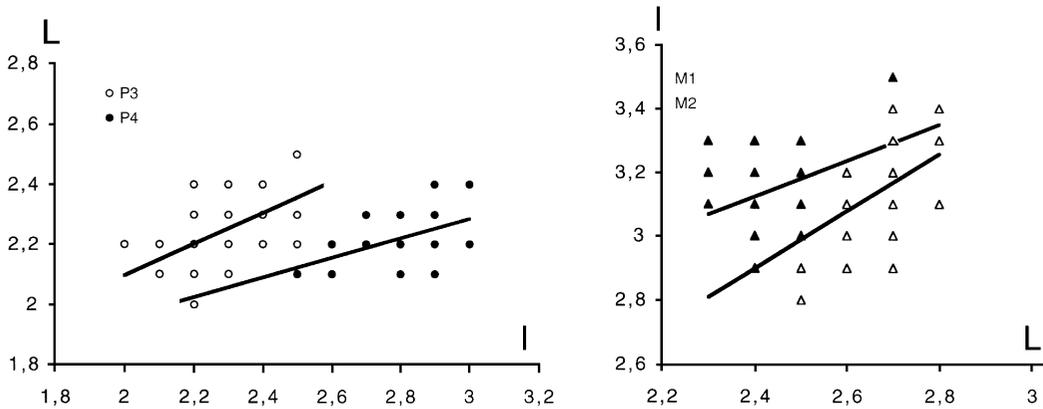


Figure 3.- Diagrammes de dispersion des P3/ et P4/ (a) et des M1/ et M2/ du *Necrolemur* de La Bouffie.
 Figure 3.- *Dpsersal diagrams of P3/ and P4/ (a), and M1/ and M2/ of Necrolemur from La Bouffie.*

à la direction antéro-postérieure de la dent (Fig. 2d). En comparant les chiffres obtenus pour l'assemblage de La Bouffie, on voit que H', avec un coefficient de variation de 5,6 (n = 43) n'est pas plus variable que L (V = 5,4). Par contre L', avec un V de 6,5 (n = 42), apparaît plus variable que L, ce qui traduit très probablement l'orientation bien moins précise des dents pour une telle mesure en vue occlusale. La hauteur H est elle aussi plus variable (V = 6,6, n = 36), mais ceci reflète à la fois une petite influence de l'usure, même sur un nombre un peu plus faible de dents toutes peu ou pas usées, et surtout une réelle variabilité morphologique des couronnes de ces canines (voir plus loin). Dans la suite de ce travail on ne prendra donc en compte que L, I et H.

Les prémolaires supérieures sont faciles à orienter, car même les P2/ sont implantées avec peu ou pas d'obliquité. C'est l'axe antéro-postérieur de la dent qui sert de référence pour les P2/, alors que c'est l'axe transversal, pris aussi proche que possible d'un axe de symétrie, qui sert de référence pour orienter les P3/ et les P4/. Ces dernières présentent une variabilité morphologique notoire, qui fait que dans un groupe de dents isolées on trouve quelques grandes P3/ assez molarisées qu'il n'est pas facile de séparer des P4/ les plus petites. Toutefois, on peut séparer la majorité d'entre elles par un simple diagramme de dispersion (Fig. 3), et les quelques dents qui sont dans ou près du recouvrement des deux nuages ont pu être identifiées après l'étude des variations morphologiques (voir plus loin).

La plupart des M1/ et des M2/ peuvent être déterminées au premier coup d'oeil à leur contour: les M1/

sont un peu plus longues antéro-postérieurement, et très légèrement moins larges transversalement que les M2/. Il y a tout de même quelques dents dont le contour n'est typique ni de l'un ni de l'autre rang, et qui se trouvent dans la zone d'intersection des deux nuages de points qui les représentent sur le diagramme de dispersion (Fig. 3). Mais, après l'étude des variations morphologiques, d'autres caractères ont permis de les différencier (ci-après), et il a donc été possible d'évaluer la variabilité de leurs dimensions. Les M1/ et les M2/ ont été mesurées en référence à l'axe transversal de la dent, qui divise celle-ci aussi symétriquement que possible (Fig. 2ij). Pour les M3/, dont la forme est beaucoup plus variable et qui n'ont pas d'axe approchant un axe de symétrie, c'est le bord antérieur qui a la forme la plus constante et qui permet de définir un axe de référence par la corde de sa courbure (très proche également d'un axe qui passerait par le sommet du protocône et celui du paracône, Fig. 2k).

Les dernières dents de lait, DP4/ et DP4/ ont pu être identifiées dans l'assemblage de La Bouffie. Elles ont été orientées et mesurées selon les mêmes axes que les M1/ et M2/ auxquelles elles ressemblent.

VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DENTAIRE DU *NECROLEMUR* DE LA BOUFFIE

VARIATIONS DES MESURES

Les mesures des dents sont données dans une série de tableaux-annexes. Les statistiques globales de ces mesures sont données dans le Tableau I. Les coeffi-

cients de variation obtenus sont dans l'ensemble faibles, montrant la très grande homogénéité de l'assemblage de La Bouffie. La variabilité des mesures y est comparable, ou même plus faible, que celle qu'on trouve chez des espèces actuelles. Les coefficients de 4 à 6, c'est-à-dire la plupart d'entre eux, correspondent à ce que l'on trouve dans une population homogène géographiquement d'une espèce actuelle.

Porter la valeur des coefficients de variation sur un diagramme permet de les comparer aisément (Fig. 4). On voit que les dents antérieures présentent des coefficients un peu plus élevés que les autres, ce qui est habituel. Mais on note aussi des particularités, qui pourraient avoir une signification systématique. D'abord la grande variabilité des I1/ est remarquable, parce que chez les primates en général, et même chez d'autres mammifères comme le renard, les incisives sont globalement moins variables que les canines (GINGERICH & SCHOENINGER, 1979; GINGERICH &

WINKLER, 1979). Notons que les chiffres donnés par Gingerich et Schoeninger sont des moyennes, et que l'on manque de données comparatives spécifiques chez les prosimiens actuels. Ici, la I1/ est beaucoup plus variable en longueur et en largeur que la canine. Elles ont presque la même variabilité en hauteur, ce qui traduit la grande variabilité de l'allongement de la couronne (voir Fig. 15). On peut remarquer que l'incisive supérieure est nettement plus variable que l'inférieure. Il ne s'agit donc pas simplement de variabilité des grandes dents antérieures. Chez les plésiadapidés, qui ont des incisives très grandes, Gingerich n'a pas trouvé de variations particulièrement grandes dans les populations qu'il a étudiées (GINGERICH, 1976). On peut donc se demander s'il s'agit d'une caractéristique des microchoeridés, du genre *Necrolemur*, ou si l'on pourrait être en présence d'un stade évolutif particulier, juste au moment où cette dent évolue?

		n	in.v.	M	e-t	V
I / 1	L	7	2,8-3,4	3,08	0,22	7,1
	1	21	1,3-1,7	1,44	0,092	6,4
	H	18	1,6-1,9	1,77	0,10	6,0
/ C	L	17	2,2-2,8	2,47	0,15	6,3
	1	17	1,2-1,7	1,41	0,11	8,3
	H	17	1,0-1,2	1,11	0,069	6,2
	L'	17	1,5-1,9	1,64	0,13	7,7
P/3	L	22	2,0-2,4	2,31	0,10	4,5
	1	22	1,4-1,7	1,58	0,095	6,0
	H	16	1,1-1,4	1,25	0,096	7,6
DP/4	L	7	2,3-2,5	2,41	0,089	3,7
	1	6	1,6-1,9	1,73	0,12	6,9
P/4	L	21	2,1-2,6	2,43	0,13	5,5
	1	24	1,7-2,1	1,92	0,10	5,3
	H	14	1,3-1,5	1,42	0,080	5,6
M/1	L	49	2,6-3,1	2,79	0,14	5,1
	1	46	2,0-2,5	2,27	0,10	4,6
M/2	L	63	2,4-2,9	2,61	0,12	4,8
	1	63	2,0-2,5	2,24	0,10	4,6
M/3	L	45	2,4-2,9	2,63	0,12	4,7
	1	46	1,6-2,2	1,87	0,11	6,0

I1/	L	17	1,8-2,6	2,18	0,22	10,2
	1	24	1,2-1,6	1,31	0,10	7,9
	H	25	1,5-1,9	1,70	0,11	6,8
C/	L	43	2,2-2,7	2,40	0,13	5,4
	1	43	1,3-1,7	1,52	0,088	5,8
	H	36	1,4-1,8	1,59	0,10	6,6
	H'	43	1,6-2,0	1,75	0,098	5,6
	L'	42	1,9-2,7	2,26	0,14	6,5
P2/	L	38	1,9-2,3	2,01	0,10	5,2
	1	38	1,4-1,8	1,54	0,092	5,9
P3/	L	39	2,0-2,5	2,23	0,11	5,0
	1	39	2,0-2,5	2,26	0,12	5,2
P4/	L	32	2,1-2,4	2,21	0,096	4,3
	1	33	2,5-3,0	2,76	0,14	5,0
DP4/	L	9	2,5-2,6	2,55	0,052	2,0
	1	9	2,2-2,5	2,4	0,10	4,1
M1/	L	39	2,4-2,8	2,62	0,091	3,5
	1	39	2,8-3,4	3,10	0,14	4,6
M2/	L	45	2,3-2,7	2,42	0,081	3,3
	1	45	2,9-3,5	3,14	0,12	4,0
M3/	L	50	2,4-2,9	1,81	0,10	5,5
	1	50	1,6-2,2	2,45	0,13	5,6

Tableau 1. - Données de synthèse sur les mesures des dents du *Necrolemur* de La Bouffie. Pour chaque dent est donné le nombre de spécimens (n), l'intervalle de variation (in.v.), la moyenne (M), l'écart-type (e-t) et le coefficient de variation (V).

Table 1. - Synthetic data on the measurements of the teeth of *Necrolemur* from La Bouffie. For each tooth are given the number of specimens (n), the range of variation (in.v.), the mean (M), the standard deviation (e-t), and the coefficient of variation (V).

Il faut noter également sur le diagramme que la P/3 et la M/3 ont des variabilités très faibles, plus petites que celles des dents situées entre elles, ce qui est inhabituel. On voit également que la canine inférieure est très variable dans sa largeur, et que la P/3 est très variable dans sa hauteur. On pourrait, pour

ces mesures et celles des I1/, se demander si la population n'est pas hétérogène? Mais les polygones de fréquences obtenus pour elles sont unimodaux (Fig. 5). Comme les coefficients de variations des canines sont proches de 6, ils apparaissent très inférieurs à ceux que l'on trouve chez les espèces dimorphiques.

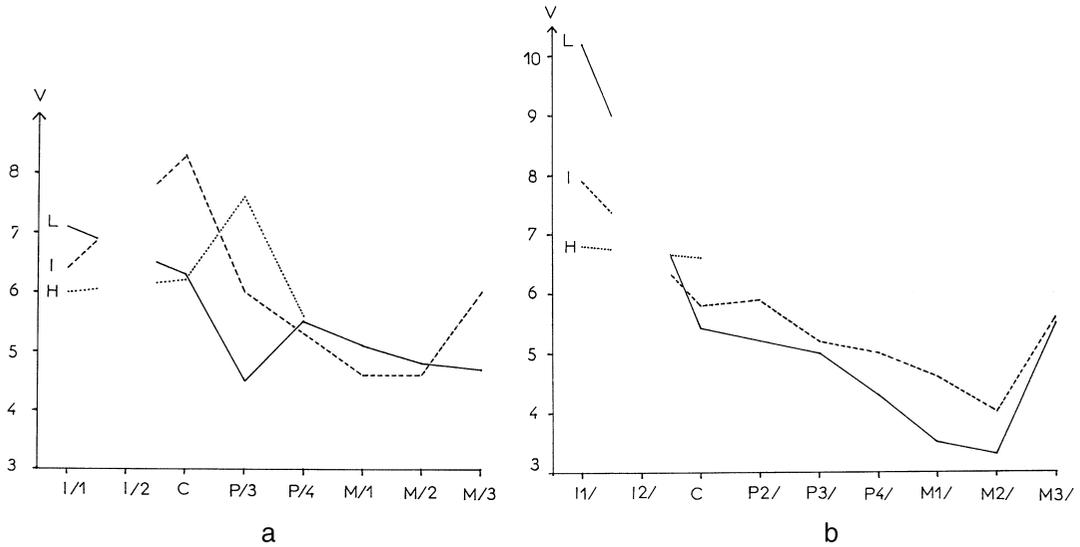


Figure 4.- Diagrammes montrant la valeur du coefficient de variation V pour les dimensions mesurées sur les dents inférieures (a) et les dents supérieures (b) dans l'assemblage de *Necrolemur* de La Bouffie. En trait plein, la longueur L, en tireté, la largeur l, en pointillé la hauteur H.

Figure 4.- Diagrams showing the coefficients of variation values V for the dimensions measured on the lower teeth (a) and the upper teeth (b) in the *Necrolemur* assemblage from La Bouffie. Solid line, the length L, dotted line, the width l, stippled line, the height H.

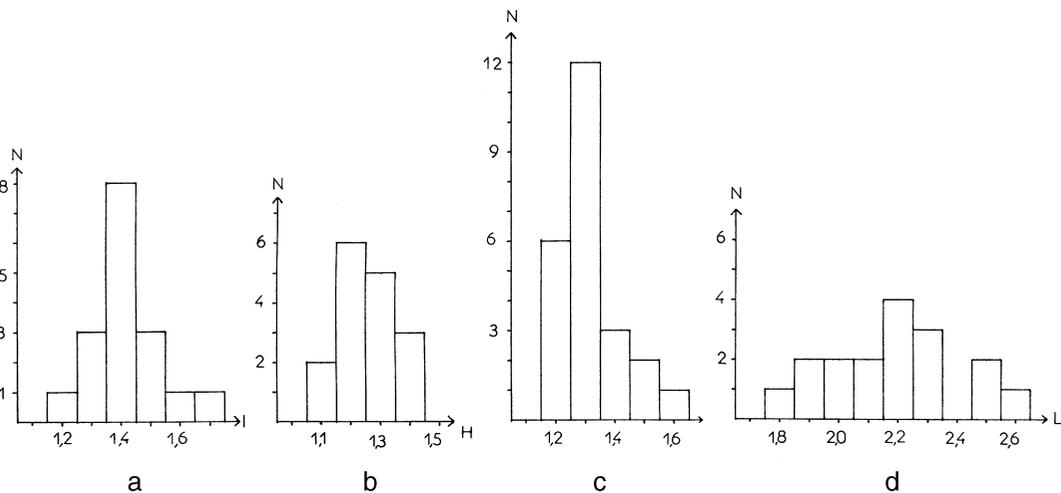


Figure 5.- Polygones de fréquence de dimensions particulièrement variables chez le *Necrolemur* de La Bouffie; largeur des I/C (a), hauteur des P/3 (b), largeur des I1/ (c), longueur des I1/ (d).

Figure 5.- Frequency polygons of particularly variable measurements in the *Necrolemur* from La Bouffie; width of the I/C (a), height of the P/3 (b), width of the I1/ (c), and length of the I1/ (d).

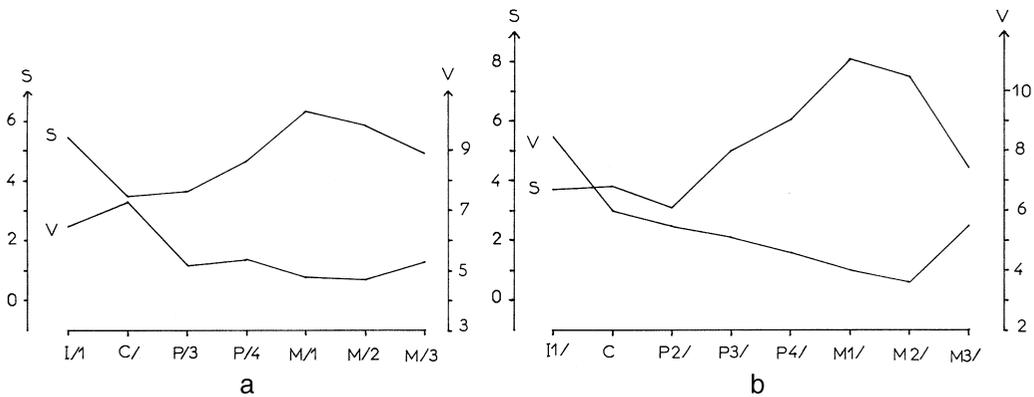


Figure 6.- Diagrammes montrant les variations de deux paramètres évalués pour chaque dent dans l'assemblage de *Necrolemur* de La Bouffie; S est une estimation de la taille relative des dents, donnée par la surface maximale moyenne: L moyenne x l moyenne pour P2 à M3, L moyenne x H moyenne pour I et C; V est la moyenne des deux coefficients de variation des mêmes dimensions; a, dents inférieures, b, dents supérieures.

Figure 6.- Curves showing the variations of two parameters evaluated for each tooth in the *Necrolemur* assemblage from La Bouffie; S is an estimation of the relative size of the teeth, estimated through the mean maximal surface: mean L x mean l for P2 to M3, mean L x mean H for I and C; V is the mean of the two coefficients of variation of the same dimensions; a, lower teeth, b, upper teeth.

Si l'on examine la largeur de la canine inférieure, qui elle est plus variable, on voit là encore une distribution unimodale (Fig. 5d), ce qui montre bien qu'il n'y avait pas de dimorphisme sexuel chez *Necrolemur*.

La signification de ces schémas de variabilité est fort discutée. Ils ont été mis en rapport avec la séquence d'éruption des dents, leur degré d'intégration fonctionnelle (GINGERICH, 1974; GINGERICH & SCHOENINGER, 1979; GINGERICH & WINKLER 1979), et les champs de développement (GOULD & GARWOOD, 1969; PENGILLY, 1984). Polly a fait remarquer que la taille des dents peut influencer leur variabilité (POLLY, 1998). Sans approfondir ici cette question, car la complexité des rapports d'occlusion est difficile à quantifier, j'ai fait apparaître sur un même diagramme la taille des dents estimée par leur surface en vue occlusale, L x l, pour la majorité d'entre elles, mais par L x H pour I/1, I1/ et C/ (cette "surface du profil" est plus grande et traduit mieux la taille globale de la dent), et la moyenne des coefficients de variation des mêmes dimensions (Fig. 6). Les deux courbes obtenues sont globalement inverses, suggérant un lien prédominant avec la taille. Mais il y a aussi d'autres facteurs. La faible complexité occlusale explique peut-être que les I/1, qui sont presque aussi grandes que les M/1-2, soient plus variables qu'elles. Les I1/ semblent présenter une anomalie par leur forte variabilité, qui traduit très probablement la grande variabilité de leur morphologie (POLLY, 1998,

voir plus loin). Remarquons enfin que la taille est très liée à la fonction: les plus grandes dents sont celles qui ont la plus grande importance fonctionnelle. Ce sont en gros celles qui sont les moins variables.

VARIATIONS DES CARACTÈRES MORPHOLOGIQUES

Il est important de donner beaucoup d'informations sur les variations de la morphologie, car celles-ci restent trop peu connues, trop mal documentées, même chez les espèces actuelles. La plupart des caractères des dents varient de façon continue. Mais quand des discontinuités dans les variations permettent de définir des catégories, celles-ci ont été dénombrées. Les séries de dessins schématiques données illustrent pour chaque dent les états extrêmes des caractères les plus variables.

Les incisives inférieures sont peu variables. En vue postéro-latérale, la couronne apparaît mince et légèrement recourbée (Fig. 7). La crête latérale est le prolongement du bourrelet cingulaire de la face postérieure. En général, le bourrelet cingulaire de la face antérieure rejoint cette crête (BFI 484); mais quelquefois il est très peu marqué et ne rejoint pas la crête latérale (BFI 421). Sur la plupart des dents, la crête latérale a une direction intermédiaire entre celles des deux bourrelets qui convergent vers elle (BFI 484); mais sur l'incisive BFI 419, cette crête est d'abord dans le prolongement du bourrelet cingulaire

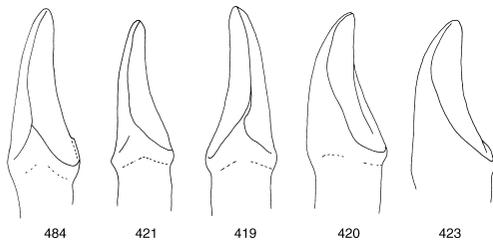


Figure 7.- Variabilité morphologique des incisives inférieures du *Necrolemur* FILHOL 1873 de La Bouffie; vues postéro-latérales (BFI 484 à 419) et mésiales (BFI 420, 423).

Figure 7.- Morphological variability of the lower incisors of *Necrolemur* FILHOL 1873 from La Bouffie; postero-lateral (BFI 484 to 419) and mesial (BFI 420, 423) views.

postérieur, et elle se recourbe seulement plus loin vers la pointe. Sur la face mésiale, la crête cingulaire a généralement une concavité faible et régulière sur les deux tiers de son parcours à partir de la base, puis elle s'infléchit vers le sommet (BFI 423). Sur une des incisives, BFI 420, cette crête présente une légère convexité vers le tiers de son parcours, puis une courbure plus régulière.

Les canines inférieures sont un peu plus variables que les incisives. En vue linguale, leur silhouette est allongée (Fig. 8). Le bourrelet cingulaire est étendu en direction postéro-ventrale, ce qui permet de distinguer ces dents des P/3 (leur couronne fait un angle avec la racine bien moins marqué que sur les P/3). Le bourrelet cingulaire basal présente une certaine variabilité: il est en général peu épais, mais il peut aussi s'épaissir nettement dans sa partie postérieure (BFI 564, 567); il peut atteindre l'extrémité antérieure (BFI 555), mais en général il ne l'atteint pas. La zone de courbure maximale de la crête cingulaire, entre la partie basale et la partie postérieure du bourrelet, est bien marquée sur la plupart des dents, et la crête cingulaire y est moins saillante. Sur BFI 555, cette courbure est très marquée, dessinant un angle aigu; elle est au contraire très peu marquée sur BFI 567. Sur cette dernière, la partie postérieure de la couronne est ainsi moins marquée que sur les autres, ce qui lui donne une silhouette différente: sa hauteur augmente beaucoup plus vers l'avant (elle ressemble ainsi un peu plus à une P/3). En vue postérieure, on voit que les canines ont des largeurs très variées (Fig. 8), ce qui correspond au coefficient de variation de 8,3. La crête postérieure principale, issue du sommet, reste à peu près médiane, autre caractère qui permet de distinguer les canines des P/3. Mais le parcours de

cette crête est variable dans le détail, et il peut être décrit en regroupant les dents en quatre catégories, approximativement délimitées:

- les dents à crête simple, peu ou pas sinueuse et rejoignant le cingulum postérieur (5 sur 18, dont BFI 555 et 563);
- les dents à crête sinueuse, dont la courbure est bien marquée (BFI 567) ou très accentuée (BFI 558), et dont la crête rejoint le cingulum postérieur (5 sur 18);
- les dents à crête interrompue, dont la crête suit un parcours sinueux mais ne rejoint pas le cingulum postérieur (BFI 551, 5 sur 18); elles ressemblent un peu plus aux P/3;
- les dents à crête bifurquée (BFI 561, 3 sur 18).

Les P/3 sont moins variables que les canines en vue linguale (Fig. 9). Sur la plupart, le bourrelet basal s'épaissit dans la partie postérieure; sur BFI 588, il garde une épaisseur à peu près constante. Sur presque toutes les P/3, la partie antérieure de la face linguale est lisse, mais sur deux d'entre elles (parmi 28 pas trop usées), une crête supplémentaire descend du sommet vers le cingulum (BFI 599, et BFI 573 non figurée). Sur BFI 600, une petite crête supplémentaire existe aussi, située plus postérieurement, assez proche et parallèle à la crête principale, qui a été excavée par l'usure.

Sur les vues postérieures des P/3, on peut observer une variabilité assez grande de la disposition des crêtes (Fig. 9). La crête principale issue du sommet se recourbe et se dirige franchement vers le coin posté-

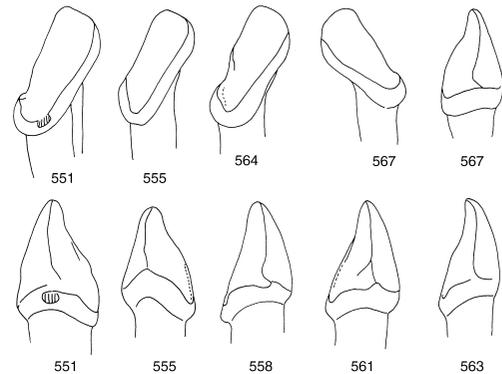


Figure 8.- Variabilité morphologique des canines inférieures du *Necrolemur* de La Bouffie; vues linguales (BFI 551 à 567) et postérieures (BFI 567 à 563).

Figure 8.- Morphological variability of the lower canines of *Necrolemur* from La Bouffie; lingual (BFI 551 to 567) and posterior (BFI 567 to 563) views.

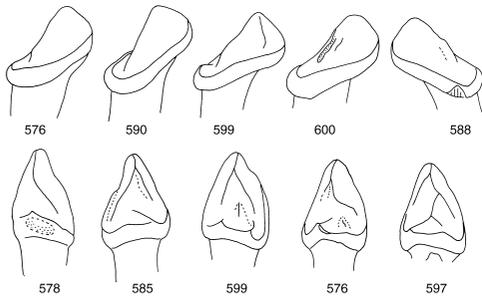


Figure 9.- Variabilité morphologique des P/3 du *Necrolemur* de La Bouffie; vues linguales (BFI 576 à 588) et vues postérieures allant d'une P/3 simple (BFI 578) à une P/3 à crêtes postérieures complexes (BFI 597).

Figure 9.- Morphological variability of the P/3 of *Necrolemur* from La Bouffie; lingual views (BFI 576 to 588) and posterior views going from a simple P/3 (BFI 578) to a P/3 having complex posterior crests (BFI 597).

ro-lingual de ces dents (un caractère qui permet de les séparer des canines, surtout quand les autres crêtes sont absentes, BFI 578). Les variations des crêtes postérieures, sur les dents suffisamment bien conservées, sont présentées sur un tableau (Tab. 2). La crête principale peut être relativement droite dans sa partie basale (BFI 578, 597), ou bien dessiner une

convexité assez marquée (BFI 585, 599; "sinueuse" dans le tableau 2), ou bien présenter une convexité accentuée, éventuellement épaissie, qui suggère un métaconide présomptif (BFI 576; "coudée" dans le tableau). Une deuxième crête postérieure, issue de la première assez près du sommet, peut être absente (peu souvent, BFI 578), ou bien être courte ou pas très formée, i.e. indiquée surtout par un sillon séparant un bourrelet de l'autre crête (BFI 576), ou bien assez longue et bien formée (BFI 585, 597). Une troisième crête est parfois présente plus bas, vers le milieu de la dent; elle peut être isolée (BFI 599) ou reliée à la crête principale (BFI 597).

D'autres crêtes peuvent être présentes dans la partie basale proche du cingulum. La plus courante est une crête oblique reliée au cingulum du côté labial. Cette crête peut être seule (BFI 585), accompagnée d'un autre relief isolé (BFI 576), ou accompagnée d'une deuxième crête qui la rejoint en dessinant un sommet (BFI 597); ces deux crêtes peuvent aussi être courtes, plus ou moins bien formées, et non convergentes (BFI 599). Le cingulum a toujours deux convexités, qui peuvent être plus ou moins saillantes: il y a souvent une seule pointe (BFI 578, 597), quelquefois deux (BFI 599), quelquefois ce qu'on peut appeler une demi-pointe, i.e. un épaississement à

BFI	partie basale de la crête principale			deuxième crête			troisième crête			crêtes proches du cingulum				cingulum				
	rectiligne	sinueuse	coudée	absente	courte	assez longue	absente	isolée	reliée	absentes	1 crête	1 crête + 1 relief	2 crêtes non convergentes	2 crêtes convergentes	pas de pointe	1/2 pointe	1 pointe	2 pointes
571	X				X		X				X				X			
572	X					X	X				X					X		
573	X				X				X		X							
574		X				X	X				X							X
576			X		X		X		X		X						X	
577			X		X		X		X		X						X	
578	X			X			X			X							X	
579	X				X		X			X		X					X	
582		X				X		X			X						X	
583	X			X			X		X		X						X	
584	X			X			X		X		X						X	
585		X				X	X		X		X				X			
586	X					X	X		X		X							
587		X			X		X	X		X					X		X	
588			X		X		X		X	X								X
590	X					X		X		X			X					
592		X				X		X		X			X					X
597	X					X		X		X			X				X	
598	X					X		X		X			X				X	
599		X				X		X	X		X						X	X
600	X					X		X		X			X				X	

Tableau 2.- Variations des crêtes postérieures des P/3 chez le *Necrolemur* de La Bouffie (explications dans le texte).

Table 2.- Variations of the posterior crests on the P/3 of the *Necrolemur* from La Bouffie (explanation in text).

l'endroit du départ d'une crête mais sans pointe dessinée parce que l'autre partie du cingulum est interrompue (BFI 585). Les deux P/3 les plus complexes, les plus "molarisées", BFI 597 et 590 (non figurée), ressemblent à des P/4, mais elles sont uniradiculées. Le tableau 2 montre une répartition en mosaïque des variations des crêtes. Il ne paraît pas possible de séparer des groupes à morphologies particulières, qui pourraient avoir une signification systématique : ces variations paraissent bien intraspécifiques.

Les P/4 sont des dents assez courtes, qui présentent également une variabilité de leurs détails morphologiques (Fig. 10). Une seule P/4 sur l'ensemble a ses racines soudées (BFI 606), toutes les autres ont des racines divergentes. En vue occlusale, la face linguale présente en général un angle entre le bord du paracingulide et le reste; le paralophide est assez courbe et la partie antérieure de la dent est peu pointue (BFI 616). Mais sur deux P/4, la partie antérieure est plus étroite, plus pointue, le paralophide plus rectiligne et l'angle de la face linguale est absent (BFI 612, et 617 non figurée). Sur BFI 615 au contraire, la partie antérieure est plus large et plus arrondie. Toujours dans la partie antérieure, le paracingulide présente, sur presque toutes les dents, un petit épaississement visible en vue occlusale (BFI 616), accompagné généralement d'une ondulation visible en vue linguale (BFI 606). Parmi les P/4 sur lesquelles cette partie est

bien conservée (21), trois n'ont pas du tout d'épaississement du paracingulide (BFI 612, vue occlusale), deux ont au contraire un épaississement particulièrement gros (BFI 615). Sur les vues linguales, le bord inférieur est généralement presque rectiligne (BFI 606); mais, sur neuf P/4, le bord inférieur est partagé en deux parties orientées différemment, la moitié antérieure étant relevée antérieurement (BFI 617); ce caractère est très accentué sur BFI 623, sur laquelle l'émail s'étend ventralement plus loin que sur les autres. Sur la plupart des dents, le cingulum lingual est presque continu: il est aminci le long du métaconide, et parfois brièvement interrompu. Sur deux dents seulement, BFI 623, et 614 non figurée, il est largement interrompu sous le métaconide; sur BFI 617 au contraire, le cingulum lingual est parfaitement continu et partout isolé par un sillon.

Sur les vues postérieures des P/4, on voit que le métaconide est en général large et bien formé; il est plus petit sur BFI 623 que sur les autres. Le métaconide est relié au protoconide par une seconde petite crête, plus antérieure, sur deux P/4, BFI 612, et 614 non figurée. La crête linguale qui descend du métaconide, la crête labiale qui descend du protoconide, ainsi que la crête en V qui relie ces deux tubercules, sont toujours présentes. Entre ces deux crêtes latérales existe une troisième crête issue de la pointe talonienne. Cette crête se dirige soit vers la base de la fen-

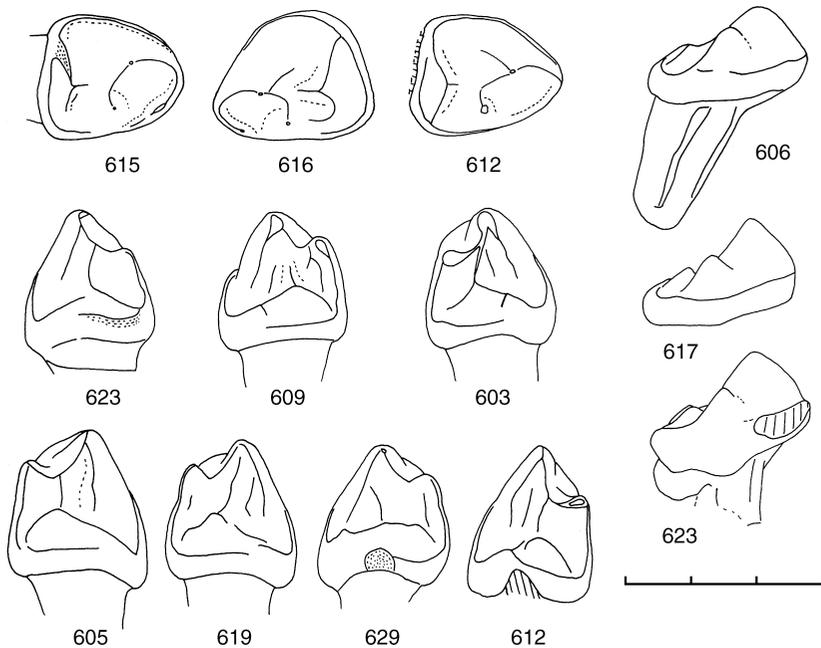


Figure 10.- Variabilité morphologique des P/4 du *Necrolemur* de La Bouffie; vues occlusales (BFI 615 à 612), linguales (BFI 606 à 623) et postérieures (BFI 623 à 612). L'échelle indique 3 mm.

Figure 10.- Morphological variability of the P/4 of *Necrolemur* from La Bouffie; occlusal (BFI 615 to 612), lingual (BFI 606 to 623) and posterior (BFI 623 to 612) views. The scale is 3 mm.

BFI	bord inférieur		épaississement du cingulide			pointe talonidienne		bras lingual de la pointe talonidienne			direction de la troisième crête				crêtes supplémentaires isolées			
	droit	anguleux	absent	faible	fort	continue	interrompue	concave	intermédiaire	très convexe	fente	intermédiaire	sommet du protoconide	plus labiale	aucune	1 labiale	1 linguale	2
603	X			X		X		X				X						
604	X			X			X		X			X						
605	X			X		X			X					X				
606	X			X		X			X					X				
607		X		X		X			X			X		X				
608		X		X		X			X	X		X		X				
609				X		X			X					X				X
610				X		X			X					X				
611	X			X					X			X		X				
612	X		X						X			X		X				
614		X			X	X			X			X		X	X			
615	X				X	X			X			X		X				
616		X		X		X		X				X		X				
617		X		X		X			X			X		X		X		
619	X			X					X			X		X		X		
621		X		X		X			X			X		X				
622								X		X				X				
623		X						X		X				X				
625		X		X					X			X		X				
627		X		X		X		X				X		X				
628				X		X						X		X				
629			X			X			X			X	X	X			X	
630				X		X			X			X		X			X	
632			X				X		X			X		X			X	

Tableau 3.- Variations de plusieurs caractères des P/4 chez le *Necrolemur* de La Bouffie (explications dans le texte).Table 3.- Variations of several characters of the P/4 of the *Necrolemur* from La Bouffie (explanation in text).

te séparant le métaconide du protoconide (BFI 605), soit vers le sommet du protoconide (BFI 619), soit plus souvent vers une position intermédiaire (BFI 603, 612, 623), soit même vers une jonction plus labiale avec la crête issue du protoconide (BFI 629). Cette troisième crête est généralement bien formée, mais elle est mal individualisée sur deux P/4 (BFI 610 et 615 non figurées), et elle est courte et dirigée à peu près vers le sommet du protoconide sur deux autres (BFI 628 et 630 non figurées). La jonction entre cette troisième crête et la pointe talonidienne est quelquefois saillante (BFI 619, 623), souvent aussi non saillante (BFI 605, 629), mais aussi souvent effacée par l'usure (Fig. 10). La face postérieure de la dent peut ne présenter aucune crête supplémentaire (BFI 605, 623), ou une crête supplémentaire linguale (BFI 629), ou une crête supplémentaire labiale (BFI 612), ou deux crêtes supplémentaires (BFI 609), en ne mentionnant que les crêtes assez bien formées. La pointe talonidienne peut être formée par une crête continue (BFI 605, 629), ou interrompue dans son bras lingual (un seule, BFI 622 non figurée), ou dans les autres cas interrompue dans son bras labial (BFI 612, 619, 623). Le bras lingual de cette pointe peut être légèrement

concave (BFI 603, 623), ou bien rectiligne ou légèrement convexe (BFI 605, 609) et de plus ondulé dans deux cas (BFI 619, 615 non figurée), ou bien fortement convexe (BFI 612); sur BFI 629, il dessine même un second sommet plus élevé que la pointe talonidienne. Ce bras lingual est en général bien formé, mais il est très bref sur BFI 625. Cette crête linguale issue de la pointe talonidienne n'atteint généralement pas le cingulum lingual, sauf sur quatre dents (BFI 605, 623, et 611 et 621 non figurées). Sur la seule BFI 616, ce bras lingual rejoint une crête supplémentaire linguale remontant le long du métaconide (BFI 616, vue occlusale). Le bras labial de la pointe talonidienne est en continuité avec le cingulum labial; à la jonction des deux existe presque toujours un renflement plus ou moins saillant.

Les plus significatives de ces variations sont données sur le Tableau 3, qui permet d'apprécier leurs fréquences. Ces variations mélangées ne suggèrent là encore pas de groupes particuliers. Seule une dent, BFI 623, se distingue des autres par une série de particularités, qui presque toutes évoquent des états de caractères plus primitifs du groupe (tout petit métaconide, faible cingulum lingual et expansion ventrale

de l'émail sur la face linguale rappellent la morphologie de certains *Nannopithec*; voir ci-dessous).

Les M/1 présentent une variabilité notable des éléments de leur trigonide, et une variabilité très faible du talonide. Dans l'assemblage abondant de La Bouffie, on pourrait croire au premier examen que la ridulation des M/1 (et des M/2) est variable; mais en fait toutes celles qui sont lisses sont plus ou moins usées, et toutes les molaires inférieures très bien conservées et peu usées présentent des rides de l'émail tout autour du talonide. Trois M/1 particulièrement bien préservées sont données en micrographies électroniques (Fig. 12); elles illustrent les variations de la ridulation, de faible (BFI 646) à forte (BFI 692). La plupart des crêtes des M/1 sont très constantes (Fig. 12), et seules les variations peu fréquentes sont données ci-après (Fig. 11). Le paraconide des M/1 est en général assez volumineux, mais il varie et peut parfois être assez petit (BFI 665, vue occlusale, BFI 638, vue linguale). Le paraconide est relié au protoconide

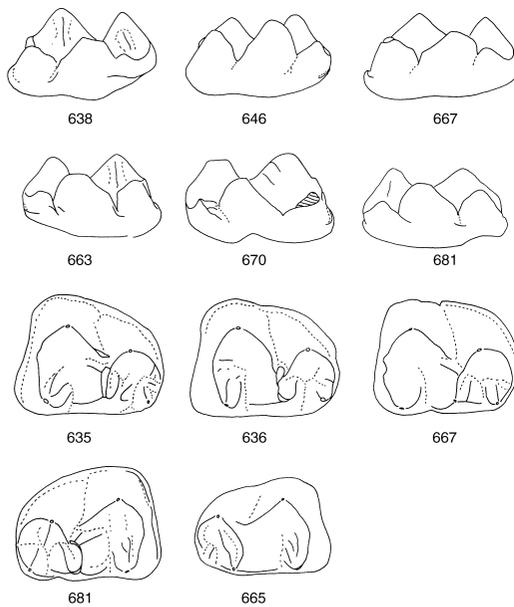


Figure 11.- Variants morphologiques particuliers parmi les M/1 du *Necrolemur* de La Bouffie; vues linguales (BFI 638 à 681) et occlusales (BFI 635 à 665). Les crêtes du trigonide de BFI 665 rappellent les *Nannopithec*.

Figure 11.- Peculiar morphological variants within the M/1 of *Necrolemur* from La Bouffie; lingual (BFI 638 to 681) and occlusal (BFI 635 to 665) views. The crests on the trigonid of BFI 665 are reminiscent of *Nannopithec*.

par un paralophide, qui est en général courbe, saillant et plus ou moins festonné; il peut aussi être très bas et interrompu par un ou plusieurs sillons (BFI 635, vue occlusale). Sur les vues linguales, on voit que le paraconide peut parfois se prolonger postéro-lingualement par une crête assez longue (BFI 670, 681). Le paraconide et le métaconide sont séparés par un sillon pas très profond; mais ce sillon est particulièrement large et profond sur BFI 646, et au contraire très peu profond sur BFI 667. Toujours sur les vues linguales, on peut voir que la crête qui descend postérieurement du métaconide peut présenter une rupture de pente (BFI 663), ou être plus régulièrement inclinée (BFI 670). Enfin le cingulum s'étend parfois le long de la base de l'entoconide, et peut même apparaître en-dessous de la fente séparant le paraconide du métaconide (sur la seule BFI 635).

Sur les vues occlusales, dans le trigonide, le métaconide apparaît formé essentiellement de deux crêtes subparallèles, la postérieure généralement plus longue que l'antérieure (BFI 667, 681). La crête postérieure s'incline en général en direction de la base de la crête issue du protoconide (protocristide), dont elle reste séparée par un rétrécissement (BFI 667); quelquefois elle est nettement décalée postérieurement par rapport à cette crête (BFI 681); sur la plupart des dents, elle émet des rides verticales sur le flanc postérieur du trigonide. Exceptionnellement, la crête issue du métaconide et la protocristide peuvent se fondre en une seule crête continue, et la crête antérieure faire presque de même (la seule BFI 665); le trigonide rappelle alors en partie celui des M/2, et même plutôt celui des M/2 de certains *Nannopithec*. Assez rarement, une autre crête issue du métaconide se dirige vers le paraconide, formant alors une véritable prémétacristide (BFI 667).

Les crêtes du talonide sont peu variables. La crête antérieure de l'entoconide est généralement bien recourbée vers l'intérieur du bassin. La crête oblique est à peu près rectiligne; en général, elle se recourbe légèrement pour se souder au flanc du protoconide. Elle est presque toujours bien séparée des crêtes issues du métaconide par un sillon. Sur la seule BFI 636, la crête oblique est en continuité avec la crête issue du métaconide.

Les M/2 sont assez peu variables. On voit quand même sur la Figure 12 que le trigonide peut être très large transversalement (BFI 733), ou beaucoup moins (BFI 726), de même pour le bassin du talonide sur les deux mêmes dents. Ainsi BFI 733 a en vue

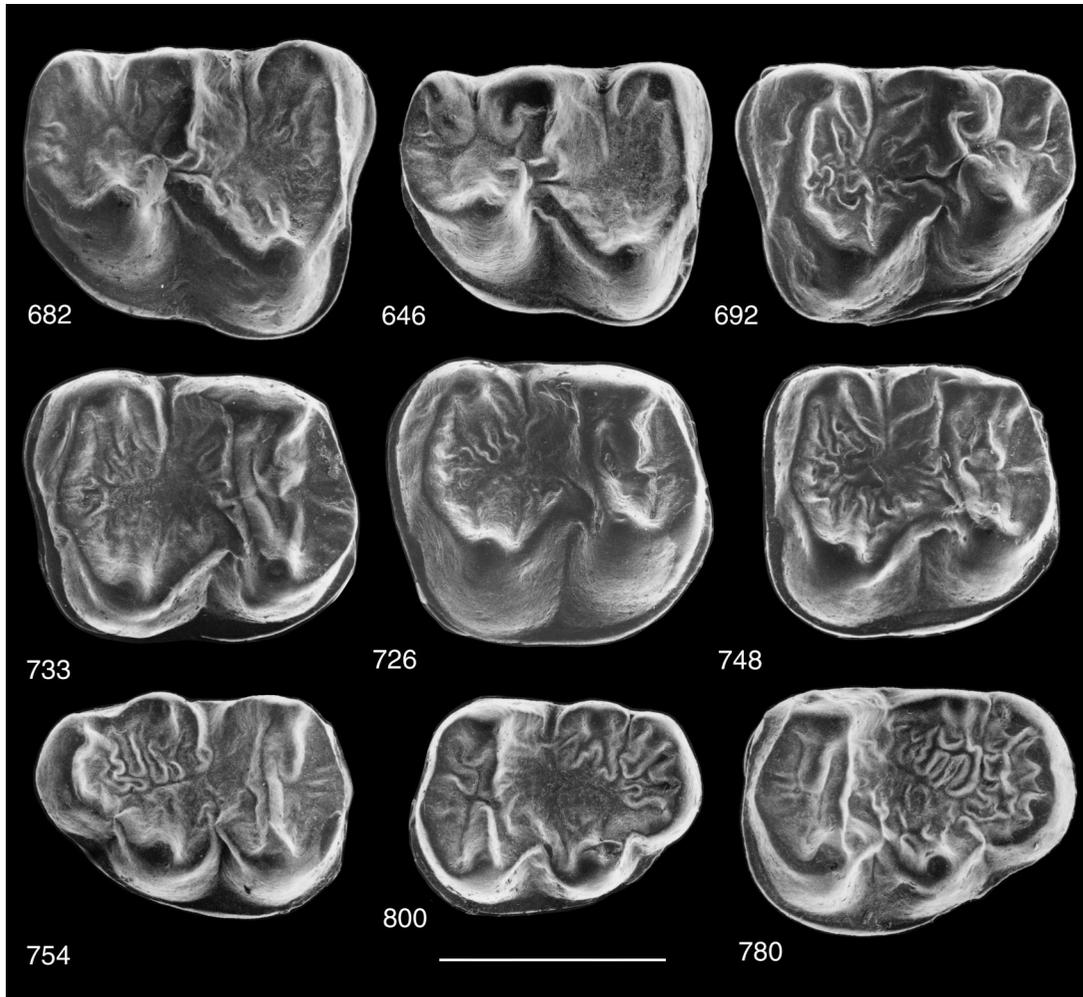


Figure 12.- Molaires inférieures non usées du *Necrolemur* de La Bouffie choisies pour illustrer le maximum de variations. Noter en particulier la largeur du trigonide et du talonide sur la M/2 BFI 733, et leur étroitesse sur BFI 726. Micrographies électroniques en vues occlusales, M/1 (BFI 682, 646, 692), M/2 (BFI 733, 726, 748), M/3 (BFI 754, 800, 780). Toutes à la même échelle (barre: 2 mm).

Figure 12.- Unworn lower molars of *Necrolemur* from La Bouffie chosen to illustrate the maximum of variations. Note especially the broad trigonid and talonid on the M/2 BFI 733 (peripheral cusps), and their narrowness on BFI 726. Scanning electron micrographs in occlusal views, M/1 (BFI 682, 646, 692), M/2 (BFI 733, 726, 748), M/3 (BFI 754, 800, 780). All at the same scale (bar: 2 mm).

occlusale des cuspides plus périphériques, une variation notable car ce caractère a souvent été utilisé pour distinguer des sous-familles ou tribus d'omomyidés nord-américains. Le parolophide présente généralement un élargissement de sa moitié labiale, parfois peu marqué; son extrémité linguale peut être largement soudée au tubercule voisin (BFI 748), ou s'amincir fortement (BFI 733). En vue postérieure (Fig. 13), la protocristide présente en général une dépression marquée, très concave (BFI 694) ou anguleuse (BFI 704); la concavité est moins profonde sur

certaines dents (BFI 705). La postmétacristide est en général assez abrupte, mais elle peut aussi être plus inclinée, se prolongeant nettement plus loin en arrière (BFI 706). La crête oblique est parfois rectiligne, mais souvent elle présente une toute petite courbure remontant vers le protoconide; plus rarement cette remontée est bien marquée (BFI 748, Fig. 12, 749), pouvant donner l'impression de presque atteindre le sommet sur une dent un peu usée (BFI 695). La crête oblique varie aussi dans son orientation, plus antérieure (BFI 733) ou plus linguale (BFI 726). En vue

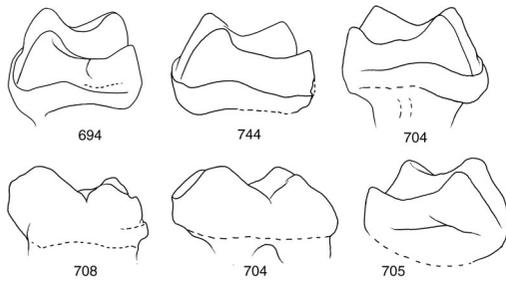


Figure 13.- Variants morphologiques particuliers des M/2 du *Necrolemur* de La Bouffie; vues postérieures (BFI 694 à 705) et linguales (BFI 708 et 704).

Figure 13.- *Peculiar morphological variants of the M/2 of Necrolemur from La Bouffie; posterior (BFI 694 to 705) and lingual (BFI 708 and 704) views.*

postérieure, on voit que la pente labiale de l'hypoconide peut être très rectiligne (BFI 704, 705, Fig. 13), ou plus convexe (BFI 744). Les parois latérales du trigonide et du talonide (les deux parois linguales, ou les deux parois labiales) ont souvent des inclinaisons voisines (BFI 694, 744), mais on observe aussi en vue postérieure de petits décalages (BFI 703), et un décalage marqué sur une M/2 qui paraît avoir subi une vraie petite torsion du talonide par rapport au trigonide (BFI 705). La ridulation est toujours assez bien marquée sur la partie postérieure du bassin du talonide; elle est par contre plus variable sur le flanc antérieur, où elle peut être très réduite.

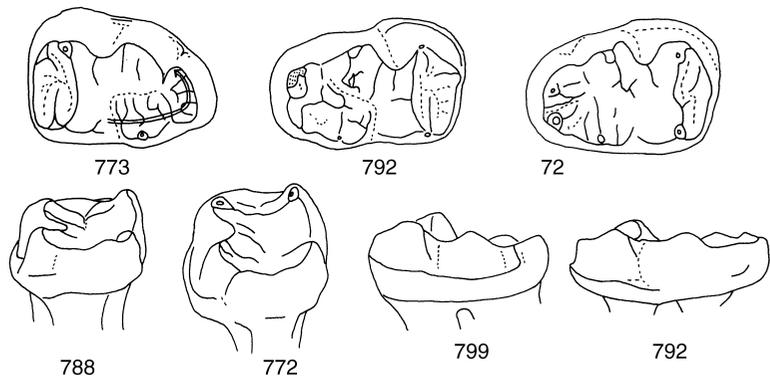
Les M/3 sont plus variables que les M/2, ce qui est habituel. Leur contour en vue occlusale varie de courtes à tendance triangulaire à plus allongées, grandes et à tendance plus quadrangulaire (BFI 780,

Fig. 12). Les trois spécimens de la Figure 12 montrent leur structure générale. Sur le trigonide, le parolophide présente presque toujours un élargissement marqué dans sa partie labiale. Il y a toujours une protocristide bien formée reliant le protoconide au métaconide. Elle est généralement courbe et continue (BFI 772, vue postérieure), mais sur quelques M/3 (4 parmi 31), cette crête est particulièrement basse et interrompue par un sillon, très marqué sur BFI 788. Dans le bassin du trigonide, une courte crête linguale est présente sur toutes les M/3 sauf une (BFI 72). Cette crête linguale, qui parfois se prolonge un peu dans la moitié labiale (BFI 780, Fig. 12), est assez souvent seule (14 M/3 sur 31); mais il arrive aussi qu'un second relief, isolé de cette crête, soit présent dans la moitié labiale, prenant la forme d'une crête allongée dans le sens du bassin (5 M/3, BFI 72, 773), ou d'un renflement ayant une orientation plus transversale par rapport à ce bassin (7 M/3, BFI 792).

Le troisième lobe des M/3 varie de large, arrondi et formé d'une crête basse et régulière, à plus pincé, plus irrégulier avec presque deux petits tubercules identifiables (BFI 754, Fig. 12). La crête oblique est en général en continuité avec une postprotocristide, formant une seule sinuosité (BFI 800, Fig. 12), mais les deux composantes peuvent plus rarement être juxtaposées et séparées par un sillon (BFI 754, Fig. 12). Le cingulum labial est soit continu presque tout le long de la dent (BFI 799), soit largement interrompu en dessous de l'hypoconide (BFI 792). La ridulation varie sur l'ensemble du talonide, et elle est assez difficile à décrire. Sur quelques dents, elle est peu accentuée, les sillons sont peu profonds et difficiles à compter (4 M/3). Sur d'autres, les crêtes ont des

Figure 14.- Variants morphologiques particuliers des M/3 du *Necrolemur* de La Bouffie; vues occlusales (BFI 773 à 72), postérieures (BFI 788, 772) et labiales (BFI 799, 792). Sur BFI 773, la flèche indique comment ont été comptés les sillons sur le talonide.

Figure 14.- *Peculiar morphological variants of the M/3 of Necrolemur from La Bouffie; occlusal (BFI 773 to 72), posterior (BFI 788, 772), and labial (BFI 799, 792) views. The arrow on BFI 773 shows how the number of grooves on the talonid was counted.*



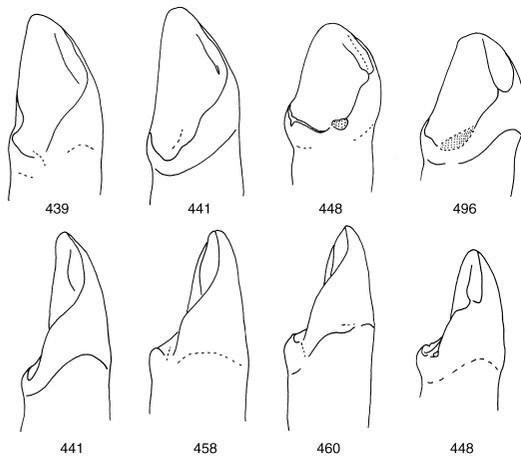


Figure 15.- Variabilité morphologique des incisives supérieures du *Necrolemur* de La Bouffie; vues mésiales (BFI 439 à 496) avec les deux variants morphologiques les plus extrêmes placés côte à côte (441 et 448), et vues antéro-mésiales (BFI 441 à 448).
 Figure 15.- Morphological variability of the upper incisors of *Necrolemur* from La Bouffie; mesial views (BFI 439 to 496) with the two most extreme morphological variants side to side (441 and 448), and antero-mesial views (BFI 441 to 448).

orientations si variées qu'elles dessinent une sorte de réseau alvéolaire (4 M/3, BFI 780, Fig. 12). Sur la plupart des M/3, les crêtes sont en majorité orientées perpendiculairement au bord externe; si les crêtes sont plus larges, elles sont peu nombreuses, et si elles sont plus étroites, elles peuvent être plus nombreuses. On peut alors essayer de quantifier cette ridulation en comptant le nombre de sillons rencontrés sur un parcours allant de la crête antérieure de l'entoconide à la crête antéro-labiale du troisième lobe (Fig. 14, BFI 773); lorsqu'un petit trou est isolé par deux crêtes, il n'est pas compté; lorsque deux trous sont alignés, ils sont comptés comme un sillon. Ce comptage est approximatif à cause des petites bifurcations et des petites rides non prises en compte. Parmi les M/3 photographiées (Fig. 12), BFI 754 a quatre sillons, BFI 800 en a six, et BFI 780 est de type alvéolaire (elle pourrait éventuellement être comptée comme ayant environ sept sillons). Le nombre de sillons varie de quatre à huit, avec une fréquence maximum de six. Ce diagramme de fréquence a été comparé à celui de l'assemblage plus ancien et dans l'ensemble moins ridulé de Robiac (GODINOT, 1985 FIG. 4).

Les incisives supérieures sont beaucoup plus variables que les inférieures. On trouve dans leur forme l'explication de leur forte variabilité métrique.

Leur forme en vue mésiale varie d'un type assez pointu (BFI 441) à un type beaucoup plus court et large (BFI 448, Fig. 15). Si l'on considère ces deux extrêmes, les différences sont très fortes et on pourrait mettre en question leur attribution. Mais les autres II/ ont des formes intermédiaires entre ces deux extrêmes, et elles se ressemblent plus. Sur des vues plus antérieures, où la pointe est vue de profil, on voit que le bourrelet cingulaire de la base de la couronne est plus ou moins saillant. Il l'est peu sur certaines (BFI 441), il l'est plus sur d'autres (BFI 460), et il peut même former un petit talon (BFI 448). Les dessins schématiques montrent en outre que les ondulations de la crête cingulaire varient légèrement; il y a presque toujours un creux du cingulum tout-à-fait à la base de la couronne, et souvent le cingulum y est interrompu (BFI 439), ou fortement aminci (BFI 448). Une véritable continuité du cingulum, sans amincissement, est exceptionnelle (la seule BFI 441). Parmi les autres détails de la morphologie, on peut citer la deuxième crête proche du bord antérieur, qui est plus ou moins longue, soudée ou non à la crête bordante à sa partie basale, et plus ou moins écartée du bord antérieur.

Les canines supérieures présentent elles aussi des variations relativement fortes (Fig. 16). La couronne fait avec la racine un angle qui varie entre des valeurs assez élevées (BFI 533, 548) et des valeurs plus faibles lorsque la couronne est plus dans le prolongement de la racine (BFI 499). La couronne elle-même peut être assez courte (BFI 506, 533) ou au contraire

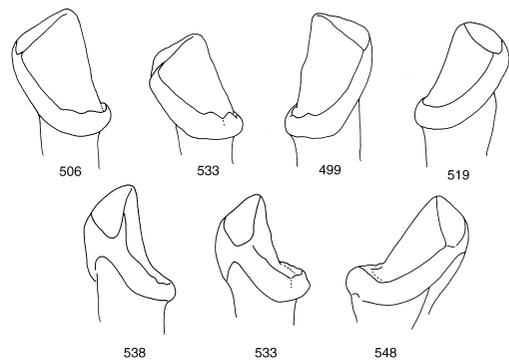


Figure 16.- Variabilité morphologique des canines supérieures du *Necrolemur* de La Bouffie; vues linguales (BFI 506 à 519) et antéro-linguales (BFI 538 à 548).

Figure 16.- Morphological variability of the upper canines of *Necrolemur* from La Bouffie; lingual (BFI 506 to 519) and antero-lingual (BFI 538 to 548) views.

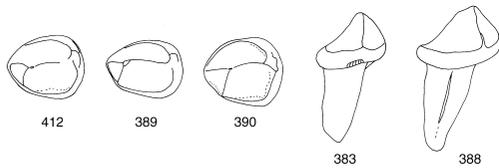


Figure 17.- Variabilité morphologique des P2/ du *Necrolemur* de La Bouffie; vues occlusales (BFI 412 à 390) et linguales (BFI 383, 388).

Figure 17.- Morphological variability of the P2/ of *Necrolemur* from La Bouffie; occlusal (BFI 412 to 390), and lingual (BFI 383, 388) views.

assez allongée (BFI 548). Elle peut également être relativement basse dans sa partie antérieure (BFI 548), ou être assez haute et avoir un contour plus triangulaire (BFI 506). Le cingulum varie en épaisseur; dans la partie postérieure, il peut être lisse (BFI 519), ou présenter une petite pointe (BFI 499), ou deux (BFI 533). La deuxième crête antérieure est plus ou moins écartée du bord. Le cingulum qui relie la base de cette deuxième crête au bord antérieur peut être rectiligne (BFI 499), ou plus souvent courbé et en creux (BFI 519, 506), et parfois absent (BFI 533). Sur des vues antéro-linguales, l'étendue de la partie postéro-linguale est très constante, contrairement au cas des I1/; mais le dessin varie suivant que le cingulum est peu épais et régulier (BFI 538), ou plus épais et plus irrégulier (BFI 533).

Les P2/ ne sont pas très variables (Fig. 17). La forme de leur couronne varie d'un type relativement allongé (BFI 389) à un type plus large et plus arrondi (BFI 390). Le tracé exact des crêtes au bord postérieur de la dent varie; elles y sont peu saillantes. En vue linguale, toutes les P2/ ont la même silhouette assez haute. Des variations morphologiques peuvent être observées sur la racine, qui est la plupart du temps unique et indivise (26 P2/ sur 37, BFI 383). Mais dans un certain nombre de cas, la racine est partagée par un sillon vertical, profond sur la face labiale (BFI 388), et moins marqué sur la face linguale. Cette variabilité traduit probablement une fusion récente des deux racines, qui n'est pas encore tout-à-fait achevée.

Les P3/ présentent une variabilité morphologique importante, due essentiellement au développement variable du lobe lingual. Celui-ci est formé d'un protocône plus ou moins volumineux et d'un renflement cingulaire postérieur plus ou moins épais (Fig. 18). Les dents les moins molarisées ont un contour très arrondi, un petit protocône, un cingulum postérieur

bas et sans renflement, et un côté postérieur convexe en vue occlusale (BFI 363). Les dents les plus molarisées ont un lobe lingual plus étendu, avec un protocône volumineux, un cingulum postérieur portant un petit renflement, et un côté postérieur légèrement concave en vue occlusale (BFI 335, 344). Les vues antérieures montrent bien la différence de volume du protocône (Fig. 18). Sur les vues linguales, on voit en outre la présence (BFI 323, 335) ou l'absence (BFI 363) de renflement du cingulum postérieurement au protocône (région d'un hypocône présomptif). Ce renflement existe sur dix P3/. Il semble être absent sur dix autres; mais comme cette partie du cingulum est l'une des toutes premières zones à être attaquée par l'attrition, on ne peut affirmer que ce renflement était sûrement absent que sur les dents très peu usées (7). Le contour biconcave, qui indique une région postéro-linguale assez étendue, existe sur le quart des P3/ (6 sur 23). D'autres détails morphologiques varient. Le flanc labial du protocône porte souvent deux crêtes (10 P3/) plus ou moins longues, parfois bifurquées, dont une se recourbe et monte le long de la base du tubercule principal. Sur d'autres (11) existe une seule crête, portant quelquefois une petite

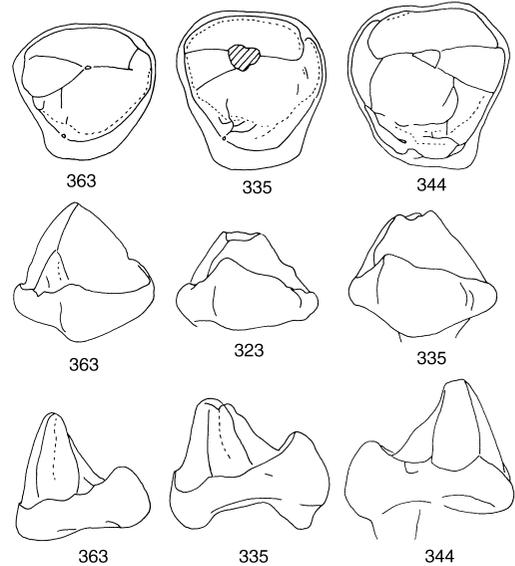


Figure 18.- Variabilité morphologique des P3/ du *Necrolemur* de La Bouffie; vues occlusales (BFI 363 à 344), linguales (BFI 363 à 335) et antérieures (BFI 363 à 344).

Figure 18.- Morphological variability of the P3/ of *Necrolemur* from La Bouffie; occlusal (BFI 363 to 344), lingual (BFI 363 to 335), and anterior (BFI 363 to 344) views

bifurcation. Une seule P3/ a un protocône sans crête labiale, BFI 363. Il n'y a en général pas de styles sur ces P3/; un renflement métastylaire a été observé sur deux seulement parmi une trentaine. La P3/ BFI 344 présente un dédoublement du cingulum postéro-lingual et des crêtes supplémentaires. Sur la plupart des P3/, la deuxième crête antérieure issue du sommet rejoint le cingulum antérieur (27 P3/). Sur quatre autres, dont BFI 335, elle ne rejoint pas le cingulum; sur BFI 363, cette liaison est presque dédoublée. Tous ces petits détails morphologiques ont une certaine importance parce qu'ils permettent, quand on les envisage tous ensemble, de séparer les P3/ les plus molarisées des petites P4/, qui leur ressemblent beaucoup.

Les P4/ se distinguent des P3/ par un lobe lingual plus étendu, généralement plus large, avec une région de l'hyocône plus développée. Ainsi les dimensions des P3/ et des P4/ se rapprochent mais ne se recouvrent pas (Fig. 3). Les quatre dents photographiées montrent leur structure (Fig 20). La partie linguale de ces P4/ n'est pas suffisamment développée pour que les côtés antérieur et postérieur soient parallèles. Sur la plupart, la partie labiale est nettement plus large (L) que la partie linguale. La plus exceptionnelle par sa largeur linguale est BFI 304 (Fig. 19). D'autres P4/ ont un contour qui paraît semblable à première vue, mais elles sont toutes abîmées et incomplètes à leurs extrémités labiales. Le protocône est généralement

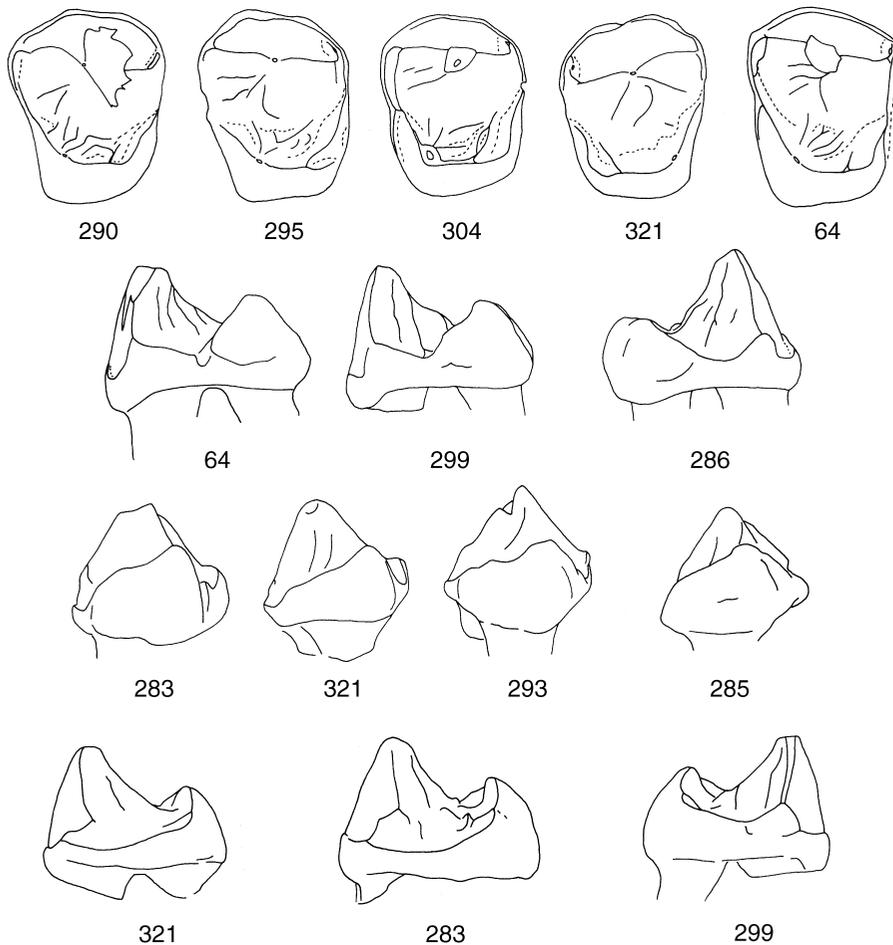


Figure 19.- Variabilité morphologique des P4/ du *Necrolemur* de La Bouffie; vues occlusales (BFI 290 à 64), antérieures (BFI 64 à 286), linguales (BFI 283 à 285) et postérieures (BFI 321 à 299).

Figure 19.- Morphological variability of the P4/ of *Necrolemur* from La Bouffie; occlusal (BFI 290 to 64), anterior (BFI 64 to 286), lingual (BFI 283 to 285), and posterior (BFI 321 to 299) views.

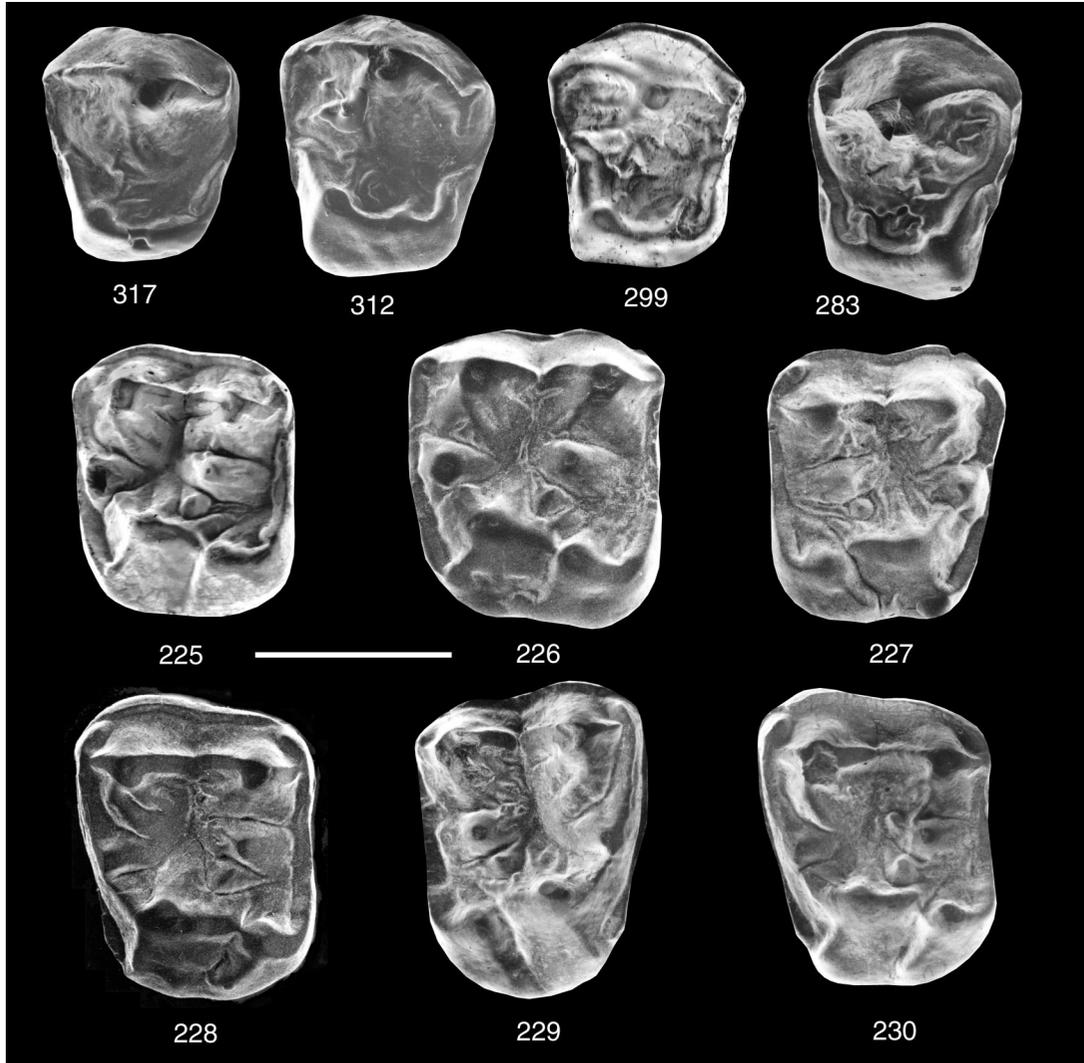


Figure 20.- Dents supérieures peu usées du *Necrolemur* de La Bouffie choisies pour illustrer des variations morphologiques. Micrographies électroniques en vues occlusales, P4/ (BFI 317, 312, 299, 283), M1/ (BFI 225, 226, 227), M2/ (BFI 228, 229, 230). Toutes à la même échelle (barre: 2 mm).

Figure 20.- Little worn upper teeth of *Necrolemur* from La Bouffie chosen to illustrate some morphological variations. Scanning electron micrographs in occlusal views, P4/ (BFI 317, 312, 299, 283), M1/ (BFI 225, 226, 227), M2/ (BFI 228, 229, 230). All at the same scale (bar: 2 mm).

volumineux et il atteint en hauteur au moins les deux tiers du tubercule principal (BFI 283, 299). Seules deux P4/ ont un protocône nettement moins volumineux, et rappellent à cause de cela les P3/ (BFI 321, et 292 non figurée). La dent BFI 321, peu molarisée, est placée dans les P4/ à cause de la présence d'une crête bien formée dans la région de l'hypocône présomptif, et parce que la deuxième crête antérieure y est peu marquée: ces deux caractères ne se rencontrent, outre

cette dent, que sur des P4/. L'autre, BFI 292, se trouve au milieu du nuage de points des P4/ sur le diagramme de dispersion (Fig. 3), montrant qu'elle a les proportions longueur/largeur d'une P4/. La pente labiale du protocône porte des crêtes plus ou moins nombreuses: une crête (1), deux crêtes (14, BFI 312, 317, Fig. 20), trois crêtes (8), quatre crêtes (1). Deux P4/ ont une ridulation sans crête bien marquée, et une seule n'a pas de crête du tout (BFI 321). On peut noter

que BFI 290 présente une petite crête supplémentaire, très antérieure, évoquant un paraconule.

La région postéro-linguale des P4/ présente des variations. Les dents les moins molarisées n'y ont ni crête ni renflement (BFI 317, Fig. 20, BFI 105 non figurée). Les dents les plus molarisées y ont un renflement assez marqué et une crête labiale (BFI 283). D'autres y ont soit une crête seule (BFI 321), soit un renflement seul. Le renflement est soit visible en vue linguale (BFI 283), soit en vue occlusale seulement; il est séparé du protocône par un sillon sur la seule BFI 293, qui est légèrement usée et sur laquelle il évoque donc beaucoup plus un hypocône. Sur trois P4/, un troisième renflement plus postérieur est présent (BFI 295, 289 et 306 non figurées); de plus une irrégularité du cingulum est souvent présente à cet endroit. Parmi les autres caractères variables, on peut noter que la deuxième crête antérieure est souvent peu marquée (11 dents sur 23, BFI 64), ou bien assez longue mais n'atteignant pas le cingulum (10 sur 23, BFI 286), ou plus rarement longue et atteignant le cingulum antérieur, comme sur les P3/ (BFI 299, 312). Le bord cingulaire, à l'endroit du parastyle, est

plus ou moins large. Le métastyle est toujours assez marqué, haut et renflé, et porte souvent une petite crête linguale (BFI 283, vue postérieure); cette petite crête n'est absente que sur trois dents, et très peu marquée sur trois autres; elle est au contraire longue, forte, et rejoint directement la crête postérieure de base sur la seule BFI 299. Le renflement du métastyle est particulièrement bas sur BFI 321. Le cingulum antérieur peut être bien développé sous le protocône (BFI 64, 304), ou bien être assez réduit (BFI 299) et même exceptionnellement manquer tout-à-fait (BFI 293, 321). Le cingulum postérieur est rarement présent, et dans ce cas peu marqué (BFI 295, 287 non figurée). Une petite portion de cingulum est présente sur la face linguale d'une seule P4/, BFI 285.

Les molaires supérieures M1/ et M2/ sont très peu variables dans leur structure, qui est bien visible sur des micrographies électroniques (Fig. 20). On reconnaît les M1/ des M2/ à leur contour moins allongé transversalement, plus large particulièrement du côté lingual parce que leur hypocône est plus élevé, plus volumineux et occupe donc une surface plus grande. De plus, le paraconule est de façon générale plus

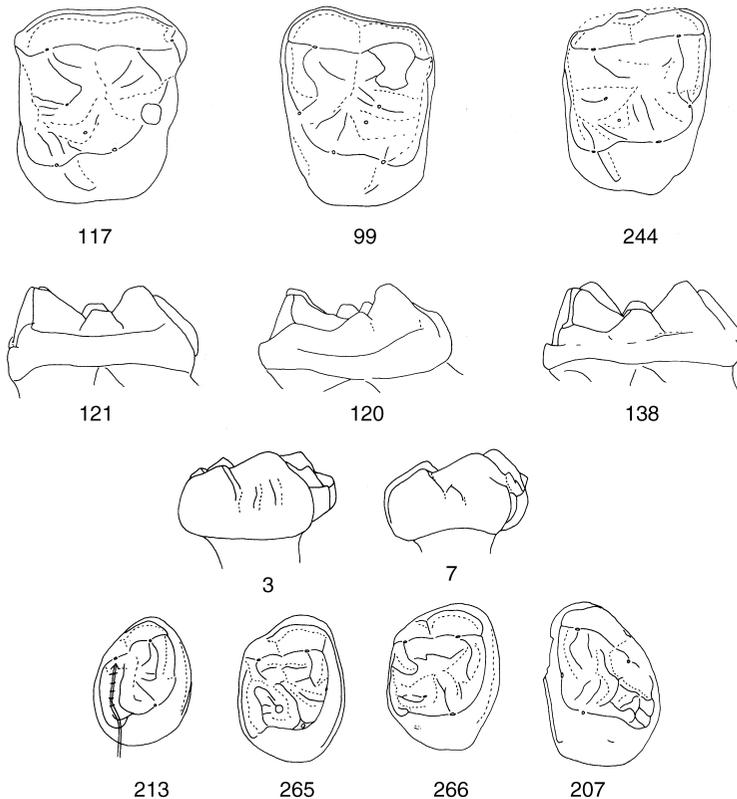


Figure 21.- Variants morphologiques particuliers des molaires supérieures du *Necrolemur* de La Bouffie; une M1/ et deux M2/ en vues occlusales, trois M1-2/ en vues antérieures (BFI 121 à 138), deux M2/ en vues linguales (BFI 3 et 7), et quatre M3/ en vues occlusales. La flèche sur BFI 213 indique comment ont été comptées les rides sur le lobe postérieur des M3/.
 Figure 21.- Peculiar morphological variants of the upper molars of *Necrolemur* from La Bouffie; one M1/ and two M2/ in occlusal views, three M1-2/ in anterior views (BFI 121 to 138), two M2/ in lingual views (BFI 3 and 7), and four M3/ in occlusal views. The arrow on BFI 213 shows how the number of wrinkles on the posterior lobe of M3/ was counted.

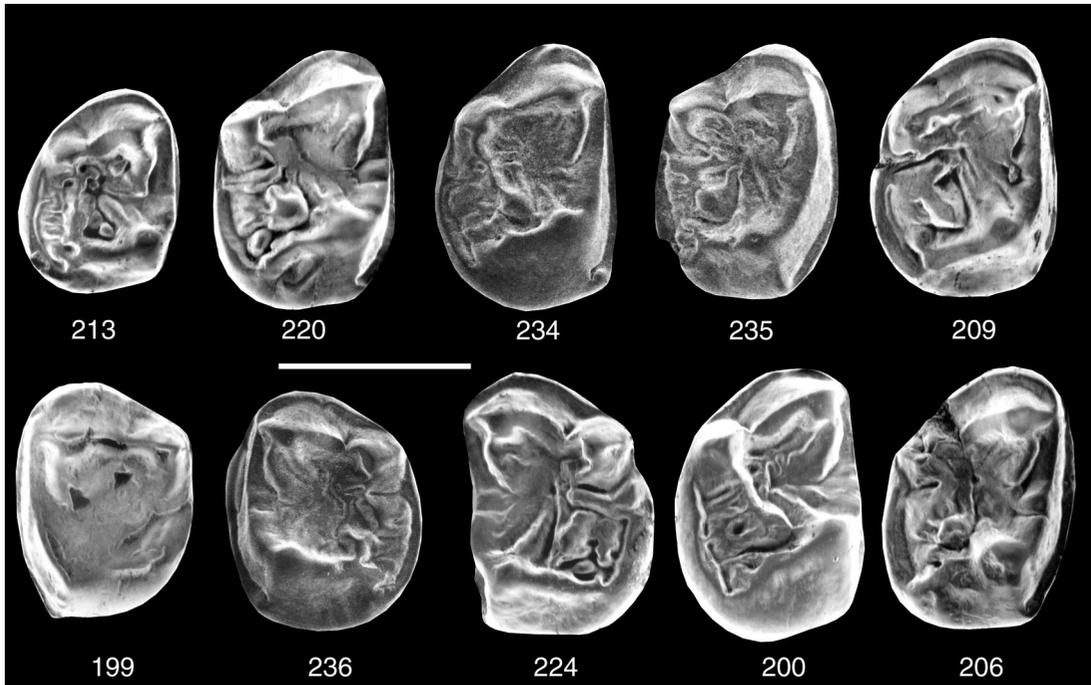


Figure 22.- Une série de M3/ du *Necrolemur* de La Bouffie montrant les fortes variations morphologiques de cette dent. Micrographies électroniques en vues occlusales. Toutes à la même échelle (barre: 2 mm).

Figure 22.- A series of M3/ of *Necrolemur* from La Bouffie showing the strong morphological variations of this tooth. Scanning electron micrographs in occlusal views. All at the same scale (bar: 2 mm).

volumineux et moins intégré à la préprotocrista sur les M1/ que sur les M2/. Les différences de proportions se traduisent par deux nuages de points sur le diagramme de dispersion (Fig. 3). Les autres caractères, hypocône et paraconule, permettent d'identifier les quelques dents qui se trouvent à l'intersection des deux ensembles, et dont le contour n'est pas typique de l'une ou de l'autre (en particulier BFI 109, une grande M2/ qui est par ses dimensions à la limite du nuage des M1/; sa morphologie paraît typiquement celle d'une M2/, et elle comporte également un caractère exceptionnel, une toute petite crête mésostylaire). Toutes les M1/ et M2/ ont un paraconule et deux métaconules. La plupart ont un parastyle et un métastyle moyennement élevés, distincts du cingulum et peu épais, et dont l'aspect varie peu. Des variations s'observent sur la face linguale des dents. On peut y trouver, entre le protocône et l'hypocône: 1) pas de sillon du tout, quand la liaison entre le protocône et l'hypocône est très continue (2 M1/, 1 M2/); 2) un sillon seul (BFI 229, Fig. 20); 3) un sillon et une crête parallèle descendant du sommet de l'hypocône (BFI 230, Fig. 20); 4) un sillon, une crête et un petit bourrelet cingulaire basal, qui évoque parfois une

petite cuspidé (BFI 226, 227, 228, Fig. 20). Les fréquences de deux de ces caractères sont les suivantes: tubercule cingulaire lingual, 13 M1/ sur 25 (52%) et 10 M2/ sur 30 (33%); hypocône avec crête, 17 M1/ sur 25 (68%) et 17 M2/ sur 30 (57%). On voit que les M1/ ont des structures supplémentaires un peu plus fréquentes que les M2/, peut-être en lien avec leur hypocône plus grand et leur partie linguale plus large. Dans l'assemblage, une M2/ présente deux bourrelets verticaux sur la face linguale du protocône (BFI 3, Fig. 21).

Parmi les autres détails variables figure le nombre de rides que l'on peut compter sur la face labiale du protocône et sur celle de l'hypocône. Ces rides peuvent être bien marquées (BFI 227, Fig. 20), mais en général elles ne le sont pas. Les fréquences des divers nombres de rides sont données sous forme de diagrammes (Fig. 23). Sur la plupart de ces dents, il existe une crête postéro-labiale assez bien marquée, issue du protocône, qui se trouve entre le deuxième métaconule et l'hypocône, mais sur une M2/ (BFI 99) cette crête est absente. Les conules présentent au total une variabilité faible. Le paraconule des M1/ varie légèrement entre une forme à bord labial très pentu,

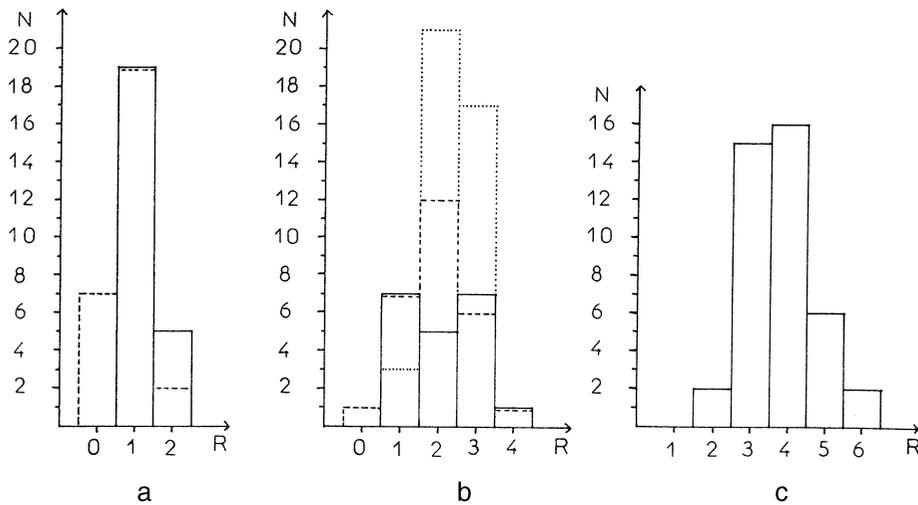


Figure 23.- Polygones de fréquences des rides chez le *Necrolemur* de La Bouffie; a, rides sur l'hypocône des M1/ (trait plein) et des M2/ (tiretés); b, rides sur le protocone des M1/ (trait plein), des M2/ (tiretés) et des M3/ (pointillés); c, rides sur le lobe postérieur des M3/.
 Figure 23.- Frequency polygons of crests in the *Necrolemur* from La Bouffie; a, crests on the hypocone of the M1/ (solid line) and the M2/ (dotted line); b, crests on the protocone of the M1/ (solid line), M2/ (dotted line), and M3/ (stippled line); c, crests on the posterior lobe of the M3/.

où le conule est complètement isolé du cingulum antérieur (7 M1/ sur 21, BFI 121), une autre forme à bord labial semblable mais à conule faiblement relié au cingulum (13 M1/ sur 21, BFI 227, Fig. 20), et enfin une forme rare où le bord labial du conule est moins pentu et la liaison au cingulum beaucoup plus forte (BFI 138 seule). Le paraconule, aussi bien sur les M1/ que sur les M2/, ne présente jamais de crête postérieure très étendue; sur deux M2/, il présente une petite crête qui se recourbe et rejoint la longue crête arquée issue du sommet du paracone (BFI 99, 244, Fig. 21). Ce dessin existait peut-être sur une troisième M2/, dont l'usure rend l'interprétation délicate. On ne peut s'empêcher de reconnaître dans cette crête un caractère fréquent chez des omomyidés, et typique de certains *Nannopithec*. Le métaconule est un peu plus variable que le paraconule, car il porte une ou deux crêtes antérieures plus ou moins allongées et plus ou moins saillantes. Sur deux dents, la crête antérieure se recourbe et rejoint une crête du métacône (la M1/ BFI 117, et la M2/ BFI 111 non figurée). Sur un petit nombre de M2/ (4 sur 30), mais sur aucune M1/, la crête postérieure issue du métaconule est longue et saillante et vient buter contre le cingulum postérieur, sans y être soudée.

Les M3/ sont beaucoup plus variables dans leur forme générale que les M1-2/. Leurs caractères prin-

cipaux apparaissent sur les micrographies (Fig. 22). Elles varient d'une forme très courte et ronde (BFI 236) à une forme beaucoup plus allongée (BFI 234, BFI 207 Fig.21). La disposition des tubercules externes peut varier. Ils sont en général à peu près aussi labiaux l'un que l'autre; mais quelquefois le métacône est incliné et assez fortement décalé lingualemment par rapport au paracone (BFI 207). Des variations importantes affectent les conules. Le paraconule peut être soit bien visible, assez large même s'il est peu saillant (BFI 235), soit plus petit et parfois peu distinct (BFI 236, 207), soit tout-à-fait absent (BFI 234, 213, 266). Du côté postérieur, on peut avoir soit deux métaconules reconnaissables (BFI 236), soit un seul métaconule (BFI 234, 235), soit des crêtes sans aucun tubercule de formé, donc aucun métaconule (BFI 207, 213). La fréquence de ces caractères, pour 42 M3/ peu usées, est: paraconule absent, 16 (38%), petit, 18 (43%), ou "gros", 8 (19%); métaconule absent, 8 (19%), unique, 30 (71%), double 4 (10%).

Dans la partie postérieure des M3/, on retrouve, comme sur les inférieures, une variabilité importante du nombre et de la disposition des crêtes. Sur beaucoup de ces dents, une série de crêtes, plus ou moins longues et plus ou moins bien formées, sont alignées perpendiculairement au bord postérieur. On peut

donc compter le nombre de crêtes, ou de renflements bien formés, qui existent entre le métacône et la crête postéro-linguale qui lui fait face (Fig. 21). Leur nombre varie de six (BFI 213, 235), à une seule lorsqu'existe une crête longitudinale seulement (BFI 265). Ce nombre de crêtes n'est pas toujours facile à évaluer, quand certaines d'entre elles sont soudées, ou d'autres peu marquées (e.g. BFI 266, 3 crêtes, Fig. 21); mais, en général, ce dénombrement est possible. Les fréquences de ces différents nombres de crêtes sont données (Fig. 23). Parmi les autres variations possibles, on peut noter que la crête postérieure issue du protocône est assez souvent dédoublée. Sur une seule M3/, une crête bien formée part du cingulum labial vers la fente séparant le paracône du métacône, formant un petit mésostyle crestiforme (BFI 266).

DISCUSSION

Les variations morphologiques découvertes dans l'assemblage de La Bouffie sont assez fortes. Pour certaines catégories de dents, si l'on ne disposait que de morphologies extrêmes, on pourrait être tenté de distinguer deux espèces. On ne peut jamais exclure, d'ailleurs, que plusieurs variants morphologiques, soit petits, soit grands, soit particuliers, ne représentent une espèce différente. C'est le cas par exemple de la M2/ BFI 109, qui est un peu plus grande que les autres et a une petite crête mésostylaire. Néanmoins, on a vu que la majorité des coefficients de variation, compris entre 4 et 6, correspondent à une population homogène géographiquement d'une espèce actuelle

(e.g. GINGERICH & RYAN, 1979; GINGERICH & WINKLER, 1979; POLLY, 1998). De plus, les dimensions les plus variables ont des distributions unimodales. Quand les détails morphologiques ont été analysés, ils ont montré des répartitions en mosaïque et non des groupes morphologiques séparables. On sait par ailleurs que les dents ridulées donnent lieu à plus de variations de détails morphologiques que les dents lisses. Dans ces conditions, l'assemblage de La Bouffie paraît bien correspondre à une seule espèce homogène. Seules les variations des incisives supérieures paraissent surprenantes pour une même espèce. Mais comme on sait par les chiffres que ces dents antérieures sont plus variables que les molaires, on peut penser que notre "surprise" provient surtout du fait que les variations de ces dents ont été rarement étudiées. La continuité de ces variations ne nous a d'ailleurs pas permis de séparer des groupes. On notera que décrire en détail ces variations est possible au paléontologue, quand les processus naturels ont accumulé des restes pendant une certaine durée, alors que l'on ne pourrait pas, ou seulement à grand peine, obtenir la même information chez des petits primates actuels: les collections sont en général limitées, et elles contiennent toujours un faible nombre de jeunes, à dents non usées. On manque donc cruellement de données comparables dans la nature actuelle, et les variations bien observées chez ces fossiles sont d'autant plus précieuses.

Trois des variants observés apparaissent très intéressants. Il s'agit de ceux qui présentent des caractères connus chez les formes plus primitives comme

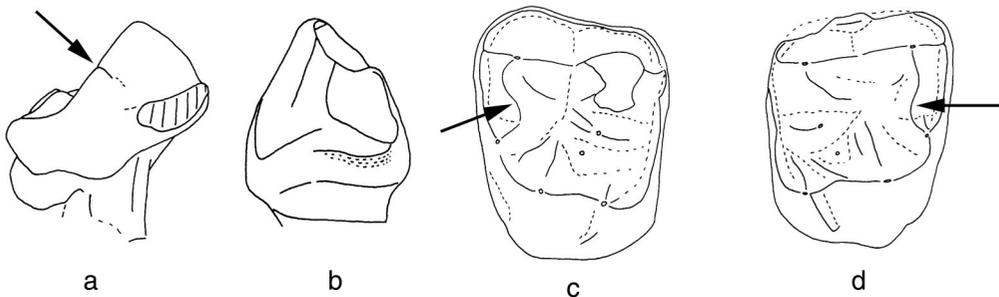


Figure 24.- Trois dents de *Necrolemur* de La Bouffie présentant des caractères interprétés comme ataviques: la P/4 BFI 623 (a, vue linguale; b, vue postérieure) a un métaconide particulièrement petit (flèche); les M2/ BFI 99 (c) et BFI 244 (d) ont une crête continue reliant le paraconule au paracône (flèche).

Figure 24.- Three teeth of *Necrolemur* from La Bouffie showing characters interpreted as atavistic: the P/4 BFI 623 (a, lingual view; b, posterior view) shows an especially small metaconid (arrow); the M2/ BFI 99 (c) and BFI 244 (d) have a continuous crest linking the paraconule to the paracone (arrow).

les *Nannopithec*. C'est particulièrement le cas de la P/4 BFI 623, qui par sa simplicité, son tout petit métaconide et l'expansion ventrale de sa couronne, rappelle effectivement *Nannopithec*, tout en ayant le protoconide assez bas et la grande taille des P/4 de *Necrolemur* (Fig. 24). De même les deux M2/ BFI 99 et 244, qui ont la taille, les proportions et le double métaconule des *Necrolemur*, ont aussi un hypocône du côté des petites tailles et surtout cette fine crête continue qui relie le paraconule au paracône, et qui est à l'évidence un caractère ancestral chez les microchoerins (GODINOT *et al.*, 1992). J'interprète ces caractères comme des caractères ataviques, des résurgences de caractères ancestraux, à très faible fréquence. Leur présence dans un large assemblage tendrait à suggérer que l'information ancestrale existe toujours chez les individus, mais "recouverte": l'information génétique qui produit la morphologie dentaire serait modifiée de façon additive au cours du temps; si la dernière modification évolutive est "perdue", ou bloquée, chez un individu, c'est l'information ancestrale qui est exprimée. Les atavismes les plus connus chez les vertébrés sont des réapparitions de doigts ou d'extrémités perdues depuis longtemps (HALL, 1984). Quelques cas concernant des dents de mammifères ont été signalés, par exemple chez un lynx pléistocène (KURTEN, 1963), et sur des P4/ d'*Elfomys* évolués (VIANEY-LIAUD & RINGEADE, 1993, p 488). Il serait intéressant de rechercher systématiquement de tels exemples dans la nature actuelle ou chez les fossiles, mais on dispose rarement de collections assez abondantes pour ce faire.

LES *NECROLEMUR* D'AUTRES GISEMENTS DES NIVEAUX-REPÈRES MP 17 À MP 20

Les autres gisements, du Quercy ou d'autres régions du sud de la France, ont fourni des assemblages beaucoup plus réduits. Ils seront décrits en suivant l'ordre chronologique attribué à ces gisements (BIOCHROM'97, 1997). Rappelons que les *Necrolemur* de ces gisements, La Bouffie et les autres, ne peuvent être clairement séparés du type de *N. antiquus* des anciennes collections du Quercy, et qu'ils sont donc référés à cette espèce (GODINOT, 1985).

Parmi les autres gisements du Quercy rapprochés comme La Bouffie du niveau-repère MP 17a, c'est celui des Pradigues qui a fourni l'assemblage le plus abondant. Il comporte peu de dents supérieures, mais

par contre plusieurs mandibules qui sont parmi les mieux conservées des nouvelles collections (Fig. 25). L'ensemble ne peut pas être clairement distingué de l'assemblage de La Bouffie. Il y a pourtant une toute petite différence de taille: les M/2 sont du côté des M/2 les plus larges de La Bouffie. Deux des quatre P/4 des Pradigues sortent du domaine de variation de La Bouffie par leurs dimensions un peu plus grandes. Le gisement des Clapiès n'a fourni qu'une P/4, et celui de Lébratières 1 une M/3. Parmi les gisements stratifiés proches de MP 17a, la faune-repère de Fons 4 a fourni une mandibule de *Necrolemur* comportant M/1 à M/3 et une partie de la branche montante (F4-332). Cette mandibule est brillante, elle présente un poli, du au transport ou à la digestion par un prédateur, que l'on ne trouve pas sur les fossiles de la forme la plus abondante du gisement (*N. major*). Ce *Necrolemur* n'appartient probablement pas à la faune locale la mieux représentée; il devait habiter un milieu périphérique, plus distant. Les dimensions et la morphologie sont là aussi typiques de *N. antiquus*. Enfin, dans le matériel d'Euzet de l'Université de Montpellier figure une P/4 qui, par ses dimensions (L = 2,5 mm, l = 1,8, H = 1,2), appartient sans conteste à un *N. antiquus* et non au *N. major* plus abondant du gisement. Sa morphologie entre dans les variations connues de *N. antiquus*. Cette lignée est ainsi mise en évidence pour la première fois à Euzet. La présence simultanée des deux espèces *antiquus* et *major* dans un gisement est rare dans le sud de la France, alors qu'elle a été trouvée à Grissoles et à Dielsdorf (LOUIS & SUDRE, 1975; SCHMID, 1979). Elle est ici démontrée à Euzet et Fons 4.

Parmi les gisements rapprochés du niveau-repère 17b, Les Sorcières a fourni deux mandibules, et Rosières 5 trois dents isolées. Parmi les gisements rapprochés de MP 18, Gousnat a fourni une M2/ isolée. Il semble que *Necrolemur* ait été particulièrement rare dans les gisements proches de MP 19, dont certains ont pourtant fourni d'assez nombreux primates (Escamps et Rosières 2).

On sait que *Necrolemur* a persisté jusqu'au niveau MP 20, grâce à la découverte d'une canine supérieure dans le gisement de Coyrou 1 (LEGENDRE *et al.*, 1995). Plusieurs autres dents isolées ont été découvertes depuis dans le site de Coyrou 3, qui est considéré ici provisoirement comme une extension du même réseau, ayant probablement un remplissage de même âge. L'ensemble est décrit ici (Fig. 26). La canine supérieure COY1-01 est assez usée et roulée. Sa

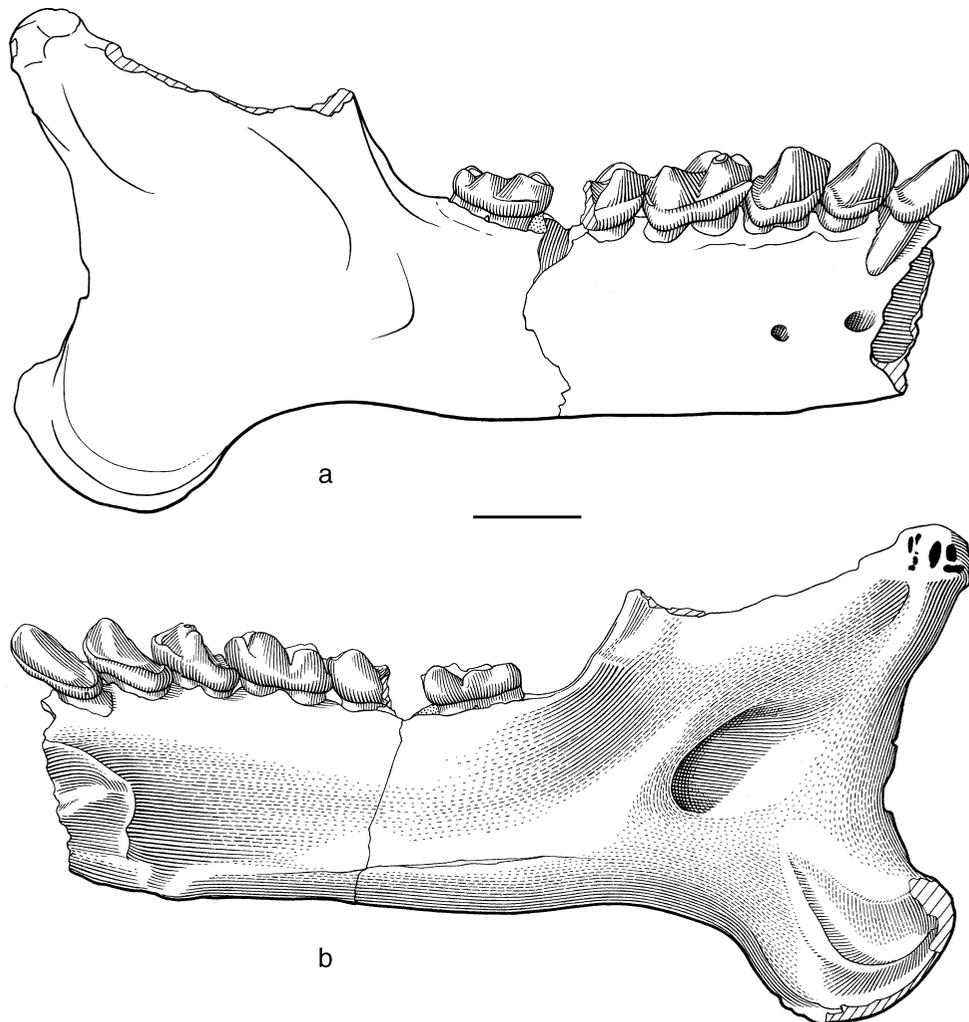


Figure 25.- Dessins de la mandibule de *Necrolemur cf antiquus* des Pradigues, Pra 36, en vues labiale (a) et linguale (b); barre d'échelle: 3 mm.

Figure 25.- Drawings of the mandible of *Necrolemur cf antiquus* from Les Pradigues, Pra 36, in labial (a) and lingual (b) views; scale bar: 3 mm.

couronne est basse; la crête antérieure et linguale est bien visible, et on remarque aussi un petit bourrelet au coin postéro-lingual. De petites cuspules sont parfois visibles à cet endroit sur les canines supérieures de La Bouffie. Les dimensions (L = 2,15 mm; l = 1,38; H 1,01) la placent avec les plus petites canines de La Bouffie. Il semble bien qu'elle ait un profil plus bas et ramassé que celles de La Bouffie, avec une hauteur nettement inférieure. Toutefois, à cause de l'usure, cette différence reste conjecturale. La dent COY3-04, à

émail très fin, creuse et sans racine, est très probablement une DP3/, dent qui n'a encore jamais été décrite chez *Necrolemur* (Fig. 26 cd). De la pointe du tubercule principal partent deux crêtes antérieures très proches, séparées par un sillon; la plus labiale se recourbe pour rejoindre le cingulum et former un petit parastyle; la plus linguale émet deux petites crêtes secondaires descendantes. La crête postérieure s'abaisse, émet une petite crête linguale descendante, puis remonte au sommet d'un métastyle, qui est si

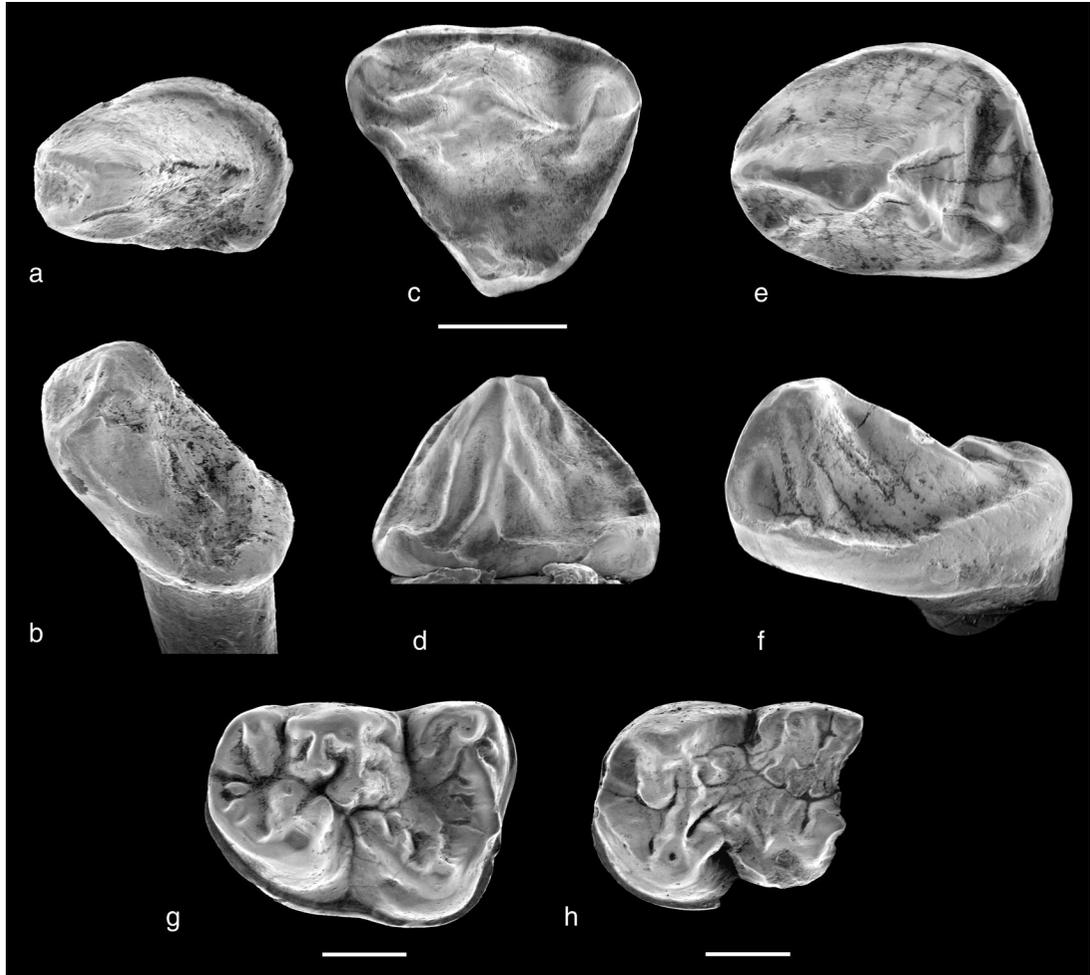


Figure 26.- Les dents de *Necrolemur* de Coyrou (Quercy), micrographies électroniques. La canine supérieure COY1-01 en vues occlusale (a) et linguale (b); la DP3/ COY3-04 en vues occlusale (c) et antérieure, légèrement antéro-occlusale (d); la P/3 COY3-03 en vues occlusale (e) et linguale (f); la M/1 COY3-01 (g) et la M/2 COY3-02 (h) en vues occlusales. Les barres d'échelle sont de 1 mm (a à f: même échelle).

Figure 26.- Teeth of *Necrolemur* from Coyrou (Quercy), scanning electron micrographs. The upper canine COY1-01 in occlusal (a) and lingual (b) views; the DP3/ COY3-04 in occlusal (c) and anterior, slightly antero-occlusal (d) views; the P/3 COY3-03 in occlusal (e) and lingual (f) views; the M/1 COY3-01 (g) and the M/2 COY3-02 (h) in occlusal views. Scale bars are 1 mm (a to f: same scale).

volumineux que l'on peut aussi l'appeler un petit métacône. Le protocône, assez distant lingualement, est très bas, crestiforme, en continuité avec les deux cingulum antérieur et postérieur (dimensions: L = 2,29 mm; l = 1,97). La P/3 COY3-03 est assez proche de celles de La Bouffie. Elle s'en distingue par des dimensions très légèrement plus grandes (L = 2,66 mm; l = 1,82; H = 1,40). Sur la face postérieure, deux crêtes bien marquées partent sous le sommet, la linguale descendant très bas (comme sur BFI 585, Fig.

8); une petite pointe cingulaire postérolinguale émet une crête qui remonte en étant d'abord épaisse, puis se soude à la paroi postérieure en se dirigeant vers la crête précédente (rappelle BFI 599, un peu moins BFI 597, Fig. 8, mais diffère des deux). Du côté labial, le relief ne peut être précisé car il est effacé par un large sillon d'usure. Du côté lingual et antérieur, on voit une crête émoussée descendre du sommet et rejoindre presque le cingulum, qui présente à cet endroit un petit épaississement. Si cette crête était plus marquée,

la dent évoquerait une canine supérieure, d'autant que le bourrelet basal est très épais dans sa partie postérieure (Fig. 26f); un relief similaire est rare sur les P/3 de La Bouffie (e.g. BFI 598). Il semble également que la zone talonienne soit un peu plus développée sur cette dent que sur celles de La Bouffie. La M/1 COY3-01 est grande ($L = 3,38$; $l = 2,53$); sa longueur la place en dehors des variations de l'assemblage de La Bouffie. Elle est fortement ridée, avec des sillons profonds; les plis du talonide ne paraissent pas excéder nettement ceux de BFI 692 (Fig. 12), par contre le trigonide est plus allongé, et le bras antérieur, le paralophide, émet des rides plus nombreuses et plus marquées que sur les M/1 de La Bouffie. La M/2 incomplète COY3-02 est également très ridée, et sa longueur, pourtant sous-estimée ($L > 3,03$; $l = 2,46$), dépasse celles des M/2 de La Bouffie.

Au total, le petit assemblage de Coyrou apparaît très intéressant. Il illustre un stade évolutif des *Necrolemur* un peu plus grand, plus ridé pour les M/1-2, probablement un peu plus évolué pour P/3 aussi (crête linguale, talonide?), que le stade de La Bouffie. Ce stade pourrait peut-être correspondre au spécimen-type de *N. antiquus*, qui est un variant à ridulation très marquée, très abondante. Mais une ré-étude détaillée de ce spécimen est nécessaire, ainsi qu'une comparaison des dimensions avec celles de *N. major*, avant de pouvoir se prononcer définitivement.

CONCLUSION

Le gisement de La Bouffie est un remplissage karstique du Quercy, daté par sa faune (REMY *et al.*, 1987; BIOCHRO'M97, 1997). Il a fourni un matériel exceptionnellement abondant de *Necrolemur*, qui a certainement été concentré par l'action de prédateurs et beaucoup de transport (LAUDET *et al.*, 1996). En effet, sur plus de 800 spécimens, la grande majorité sont des dents isolées. Une telle accumulation permet de décrire avec beaucoup de détails les variations morphologiques dentaires d'un petit primate éocène. Les ridulations des dents jugales donnent lieu à de nombreuses variations des détails morphologiques. Mais on note aussi des variations très fortes de dents rarement décrites comme les incisives supérieures, ou des variations de caractères ayant une grande valeur systématique dans des groupes proches (cuspidés centrales ou périphériques sur les M/2, Fig. 12). Par ailleurs, trois à quatre variants présentent des

caractères probablement ataviques. Malgré la présence de quelques variants extrêmes, l'assemblage de La Bouffie paraît homogène et il est attribué à une seule espèce non dimorphique.

Les fossiles de tous les gisements MP 17 à MP 19 autres que La Bouffie, beaucoup moins nombreux, ne permettent pas de quantifier les caractères morphologiques des *Necrolemur* qui y sont représentés. On peut soupçonner une certaine évolution, une légère augmentation de taille de certaines dents, mais les assemblages ne sont pas assez riches pour pouvoir caractériser des stades. Par contre, le petit assemblage MP 20 de Coyrou montre clairement qu'une augmentation de taille et surtout de crénulation des M/1-2 s'est produite. D'autres caractères ont probablement aussi évolué. On peut maintenant soupçonner que le type de *N. antiquus* pourrait provenir d'une localité de niveau assez élevé, peut-être MP 20. Toutefois, sans des données plus abondantes, une ré-étude du spécimen-type et une comparaison avec *N. major*, il paraît prématuré de traduire ces différences dans la nomenclature. En attendant une prochaine clarification, on peut continuer à désigner l'ensemble des *Necrolemur* proches des niveaux-repères MP 17 à MP 19 *N. aff. antiquus*, pour marquer leur proximité avec *N. antiquus* type.

On a cru pendant longtemps que les microchoeridés s'étaient éteints lors de la détérioration climatique de la Grande Coupure (entre MP 20 et MP 21), mais on sait depuis peu qu'un *Pseudoloris* a survécu jusque dans l'Oligocène, en Espagne (KÖHLER & MOYÀ-SOLÀ, 1999). Cette découverte atténue la brutalité de l'extinction des primates européens à la fin de l'Eocène, et s'inscrit bien dans une vision plus générale de descente vers le sud des conditions climatiques chaudes à l'Eocène Supérieur (e.g. HOOKER, 1992).

REMERCIEMENTS

Ce travail a bénéficié des récoltes effectuées dans les Phosphorites du Quercy par les collègues de Lyon, Montpellier, Paris et Poitiers, en particulier L. de Bonis, J.-Y. Crochet, B. Lange-Badré, S. Legendre, B. Marandat, J. Remy, B. Sigé, J. Sudre et M. Vianey-Liaud. Certaines micrographies électroniques ont été réalisées à Montpellier (Mr Datas), et d'autres à Paris (Mme Chancogne). V. Eisenmann m'a aidé à reprendre des graphes sur ordinateur, et C. Tardieu m'a communiqué une précieuse bibliographie.

Les dessins de la Figure 25 sont de A. Beaux. Toutes les figures ont été reprises sur ordinateur par H. Lavina. Un rapport de A. Rosas a fourni de bonnes suggestions, et X. Perreda a effectué la traduction du résumé en Espagnol.

RÉFÉRENCES

- BIOCHROM'97. 1997. Synthèses et tableaux de corrélations. In: *Actes du Congrès Biochrom'97*. J.-P. AGUILAR, S. LEGENDRE & J. MICHAUX, Eds. pp 769-805. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sciences de la Vie et de la Terre, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier N° 21. Montpellier.
- FILHOL, H. 1874. Les mammifères des gisements de phosphates de chaux (Lémuriens et Pachylémuriens). *Annales des Sciences Géologiques*, **5**: 1-36.
- 1883. Caractères de la dentition inférieure des Lémuriens fossiles appartenant au genre *Necrolemur*. *Bulletin de la Société Philomatique, 7e Série*, **7**: 13-14.
- GINGERICH, P. D. 1974. Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology*, **48**: 895-903.
- 1976. Cranial anatomy and evolution of early Tertiary Plesiadapidae (Mammalia, Primates). *Papers on Paleontology*, **15**: 1-116.
- & RYAN, A. S. 1979. Dental and cranial variation in living Indridae. *Primates*, **20** (1): 141-159.
- & SCHOENINGER, M. J. 1979. Patterns of tooth size variability in the dentition of Primates. *American Journal of Physical Anthropology*, **51**: 457-465.
- & WINKLER, D. A. 1979. Patterns of variation and correlation in the dentition of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Journal of Mammalogy*, **60** (4): 691-704.
- GODINOT, M. 1985. Evolutionary implications of morphological changes in Paleogene Primates. *Special Papers in Palaeontology*, **33**: 39-47.
- 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertébrés de l'Eocène Supérieur, VI. Primates. *Palaeontographica, A*, **205**: 113-127.
- & DAGOSTO, M. 1983. The astragalus of *Necrolemur*. *Journal of Paleontology*, **57** (6): 1321-1324.
- , RUSSELL, D. E. & LOUIS, P. 1992. Oldest known *Nannopithecus* (Primates, Omomyiformes) from the early Eocene of France. *Folia Primatologica*, **58**: 32-40.
- GOULD, S.J. & GARWOOD, R.A. 1969. Levels of integration in mammalian dentitions: an analysis of correlations in *Nesophontes micrus* (Insectivora) and *Oryzomys couesi* (Rodentia). *Evolution*, **23**: 276-300.
- HALL, B. K. 1984. Developmental mechanisms underlying the formation of atavisms. *Biological Reviews*, **59**: 89-124.
- HOOVER, J. J. 1992. British mammalian paleocommunities across the Eocene-Oligocene transition and their environmental implications. In: *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. D. R. PROTHERO & W. A. BERGGREN, Eds. pp 494-515. Princeton University Press, Princeton.
- HÜRZELER, J. 1948. Zur Stammesgeschichte der Necrolemuriden. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, **66**: 1-46.
- KÖHLER, M. & MOYÀ-SOLÀ, S. 1999. A finding of Oligocene primates on the European continent. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **96** (25): 14664-14667.
- KURTEN, B. 1963. Return of a lost structure in the evolution of the felid dentition. *Commentationes Biologicae Societas Scientiarum Fennica*, **26**: 1-12.
- LAUDET, F., DENYS, C. & FERNANDEZ-JALVO, Y. 1996. Predation and transport at the origin of the Oligocene karstic filling of Pech Crabit (Quercy, Southern France): paleoenvironmental consequences. In: *II Reunion de Tafonomia y fosilizacion*. G. MELENDEZ HEVIA, M. F. BLASCO SANCHO & I. PEREZ URRESTI, Eds. pp 147-154. Institucion Fernando el Catolic Publication, Zaragoza.
- LEGENDRE, S., MARANDAT, B., REMY, J. A., SIGE, B., SUDRE, J., VIANEY-LIAUD, M., CROCHET, J.-Y. & GODINOT, M. 1994. Coyrou 1-2, une nouvelle faune de mammifères des phosphorites du Quercy, niveau intermédiaire (MP 20-21) proche de la "Grande Coupure". *Géologie de la France*, **1**: 63-68.
- LOUIS, P. & SUDRE, J. 1975. Nouvelles données sur les primates de l'Eocène supérieur européen. In: *Problèmes actuels de Paléontologie - Evolution des Vertébrés*. pp 805-828. Editions du C.N.R.S. Paris.
- PENGILLY, D. 1984. Developmental versus functional explanations for patterns of variability and correlation in the dentitions of foxes. *Journal of Mammalogy*, **65**: 34-43.
- POLLY, P. D. 1998. Variability in mammalian dentitions: size-related bias in the coefficient of variation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **64**: 83-99.
- REMY, J. A., CROCHET, J.-Y., SIGÉ, B., SUDRE, J., BONIS, L. DE, VIANEY-LIAUD, M., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., LANGEBADRE, B. & COMTE, B. 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy: Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, A*, **10**: 169-188.
- ROTH, C. 1985. Kauzyklus und Usurfacetten von *Microchoerus* WOOD, 1844 (Omomyiformes, Primates). *Mainzer Geowissenschaftliche Mitteilungen*, **14**: 287-306.
- SCHLOSSER, M. 1907. Beitrag zur Osteologie und systematischen Stellung der Gattung *Necrolemur*, sowie zur Stammesgeschichte der Primaten überhaupt. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie*, (Festband):197-225.
- SCHMID, P. 1979. Evidence of microchoerine evolution from Dielsdorf (Zürich Region, Switzerland) - A preliminary report. *Folia Primatologica*, **31**: 302-311.
- 1982. *Die systematische Revision der europäischen Microchoeridae* LYDEKKER, 1887 (Omomyiformes, Primates). 85 pp. Juris Druck + Verlag, Zürich.
- SCHMIDT-KITTLER, N., Ed., 1987. *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene - Mainz, February 18th-21st 1987*. 312 pp. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen, A*, **10**.
- SIMONS, E. L. 1972. *Primate evolution ; an introduction to man's place in nature*. 322 pp. MacMillan. New York.
- & RUSSELL, D.E. 1960. Notes on the cranial anatomy of *Necrolemur*. *Breviora*, **127**: 1-14.

- STEHLIN, H. G. 1916. Die Säugetiere des schweizerischen Eocens. 7 Teil, 2. Hälfte. *Abhandlungen der schweizerische paläontologische Gesellschaft*, **41**: 1299-1552.
- SZALAY, F. S. 1975. Phylogeny, adaptations, and dispersal of the Tarsiiform Primates. In: *Phylogeny of the Primates*. W. P. LUCKETT & F. S. SZALAY, Eds. pp 357-404. Plenum Press. New York.
- & DAGOSTO, M. 1980. Locomotor adaptations as reflected on the humerus of Paleogene Primates. *Folia Primatologica*, **34**: 1-45.
- THALMANN, U. 1994. Die Primaten aus dem eozänen Geiseltal bei Halle/Saale (Deutschland). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **175**: 1-161.
- VIANEY-LIAUD, M. & RINGEADE, M. 1993. La radiation des Theriodomyidae (Rodentia) hypsodontes à l'Eocène supérieur. *Geobios*, **26**: 455-495.

I. inf.				/C					P/3			
BFI	Hi	l	L	BFI	l	L	H	Hi	BFI	L	l	H
418	1,9	1,4	≥3,1	551	1,7	2,8	1,2	1,9	571	2,4	1,6	1,4
419	1,9	1,5	3,3	553	1,5	2,3	1,1	1,5	572	2,4	1,5	
420	1,8	1,4	3,0	554	1,4	2,5	1,1	1,5	573	2,3	1,4	1,4
421	1,7	1,3	2,8	555	1,5	2,3	1,1	1,8	574	2,4	1,6	1,2
422	1,6	1,4	≥3,0	556	1,4	2,4	1,1	1,8	576	2,2	1,5	1,2
423	1,8		3,0	558	1,4	2,6	1,0	1,8	577	2,3	1,7	
424	1,9	1,5		559	1,3	2,3	1,0	1,7	579	2,4	1,7	1,3
426	1,8	1,4		560	1,4	2,6	1,2	1,7	580	2,4	1,7	
428	1,8	1,4		561	1,5	2,5	1,2	1,6	582	2,4	1,7	1,3
429	1,9	1,6		562	1,3	2,4	1,1	1,5	583	2,2	1,5	
430	1,9	1,7	3,2	563	1,2	2,4	1,1	1,5	584	2,0	1,4	
431		1,3	2,9	564	1,6	2,7	1,1	1,7	585	2,3	1,5	1,2
432	1,6	1,4		565	1,4	2,5	1,1	1,6	586	2,3	1,7	1,3
433		1,5		566	1,4	2,6	1,1	1,7	587	2,2	1,5	1,2
434	1,7	1,4		567	1,3	2,2	1,2	1,6	588	2,3	1,7	1,2
435	1,7	1,4		568	1,4	2,5	1,0	1,6	590	2,4	1,6	1,2
436	1,6	1,5		570	1,4	2,5	1,2	1,5	591	2,3	1,6	
437	1,8	1,5							592	2,3	1,6	1,1
438	1,7	1,4							593	2,4	1,6	1,1
484	1,8	1,5	3,4						597	2,2	1,5	1,3
									599	2,4	1,6	1,3
									600	2,4	1,6	1,4

I1/				C/					P2/			P3/			
BFI	l	l	H	BFI	L	l	H	L'	H'	BFI	L	l	BFI	L	l
439	2,5	1,3	1,7	497	2,3	1,4	1,6	1,6	2,2	12	2,0	1,6	12	2,2	2,0
440	2,2	1,3	1,9	498	2,4	1,6	1,5	1,8	2,2	280	2,0	1,5	278	2,2	2,3
441	2,6	1,4	1,6	499	2,5	1,5	1,7	1,6	2,4	376	2,0	1,4	323	2,1	2,3
442	2,2	1,2	1,6	500	2,3	1,6		1,7	2,2	377	2,0	1,5	324	2,0	2,2
443	1,8		1,6	501	2,6	1,5	1,6	1,8	2,5	378	2,0	1,5	325	2,2	2,3
444	2,3	1,3	1,7	502	2,5	1,6	1,8	1,9	2,4	380	2,3	1,6	326	2,4	2,4
445	2,2	1,3	1,8	503	2,7	1,5	1,7	1,8	2,7	381	2,1	1,7	329	2,1	2,2
446	2,1	1,3	1,7	504	2,6	1,6	1,6	1,8	2,2	383	1,9	1,4	330	2,1	2,2
447		1,4	1,9	506	2,6	1,6	1,8	1,8	2,5	384	2,1	1,5	331	2,3	2,3
448	2,0	1,2	1,6	507	2,2	1,4	1,6	1,6	2,2	386	2,2	1,8	335	2,2	2,4
449	2,2	1,3	1,6	508	2,4	1,6	1,6	1,9	2,3	388	2,3	1,6	336	2,3	2,3
450	1,9	1,3	1,6	510	2,6	1,6	1,7	1,9	2,4	389	2,0	1,5	337	2,2	2,2
451	1,9	1,3	1,6	511	2,5	1,4	1,4	1,7	2,2	390	2,0	1,8	339	2,2	2,2
452	2,3	1,3	1,8	513	2,5	1,6		1,7		391	2,0	1,5	340	2,3	2,3
453	2,3	1,6	1,9	514	2,3	1,5	1,5	1,6	2,2	392	2,0	1,6	341	2,2	2,2
456	2,1	1,3	1,6	515	2,6	1,6	1,6	1,9	2,4	393	1,9	1,5	343	2,3	2,2
457	2,5	1,2	1,5	516	2,3	1,7	1,7	1,8	2,4	396	2,0	1,5	344	2,5	2,5
458		1,3	1,8	517	2,4	1,5		1,9	2,3	397	2,0	1,5	345	2,3	2,5
459		1,2	1,6	518	2,5	1,6	1,8	1,7	2,4				346	2,2	2,1
460	1,2	1,7	519	2,3	1,6	1,5	1,7	2,1		399	2,1	1,5	347	2,2	2,2
461		1,5	1,9	520	2,4	1,5	1,4	1,7	2,5	400	2,0	1,5	348	2,3	2,4
462		1,5	1,8	521	2,3	1,6		1,7	2,2	402	2,0	1,7	349	2,4	2,4
463		1,2	1,7	522	2,4	1,5	1,6	1,7	2,2	404	2,0	1,5	350	2,1	2,1
464		1,3	1,7	523	2,3	1,6	1,6	1,7	2,2	405	2,0	1,5	352	2,2	2,1
496	2,0	1,4	1,7	524	2,4	1,5	1,6	1,8	2,2	406	2,0	1,6	353	2,0	2,2
				525	2,5	1,4	1,5	1,7	2,3	407	1,9	1,6	354	2,2	2,2
				526	2,4	1,5		1,8	2,2	408	2,0	1,6	355	2,2	2,2
				527	2,3	1,5	1,6	1,9	2,3	409	2,0	1,5	358	2,2	2,3
				529	2,4	1,4	1,6	1,7	2,3	410	2,0	1,5	359	2,4	2,3
				530	2,3	1,6		1,7	2,1	412	2,0	1,6	360	2,3	2,2
				531	2,5	1,6	1,6	1,9	2,3	414	2,1	1,6	363	2,1	2,1
				533	2,3	1,5	1,5	1,7	2,1	415	1,9	1,5	366	2,3	2,3
				535	2,2	1,4		1,8	1,9	416	1,9	1,4	368	2,2	2,2
				536	2,2	1,3	1,5	1,7	2,1	417	2,0	1,6	370	2,1	2,1
				537	2,2	1,5	1,5	1,6	2,1	469	2,0	1,6	372	2,2	2,3
				538	2,5	1,5	1,6	1,7	2,3	470	1,9	1,5	373	2,4	2,2
				539	2,4	1,5	1,6	1,8	2,3	550	1,9	1,5	375	2,3	2,3
				540	2,3	1,5	1,7	1,8	2,2				466	2,4	2,4
				542	2,5	1,4	1,4	1,8	2,2				467	2,2	2,5
				543	2,2	1,5	1,5	1,7	2,0						
				546	2,5	1,5	1,6	1,7	2,2						
				547	2,3	1,4	1,5	1,7	2,3						
				548	2,5	1,7	1,7	2,0	2,2						

Tableau-annexe 1.- Mesures des dents inférieures isolées I/1 à P/3 du *Necrolemur* de La Bouffie.

Table-appendix 1.- Measurements of the isolated lower teeth I/1 to P/3 of *Necrolemur* from La Bouffie.

Tableau-annexe 3.- Mesures des dents supérieures isolées I/1 à P/3 du *Necrolemur* de La Bouffie.

Table-appendix 3.- Measurements of the isolated upper teeth I/1 to P/3 of *Necrolemur* from La Bouffie.

P/4				M/1			M/2			M/3		
BFI	L	l	H	BFI	L	l	BFI	L	l	BFI	L	l
30	2,3	1,9	1,4		2,5	2,3		2,4	2,2		2,6	1,9
68	2,6	2,0	1,4		3,0	2,4		2,6	2,3		2,8	1,9
71	2,4	1,8	1,5		2,8			2,5	2,3		2,5	1,7
93	2,5	2,0			2,7	2,4						
				66	2,8	2,4		2,5	2,3		2,7	1,9
				67	2,6	2,3		2,5	2,3		2,5	1,8
				69	2,7	2,3		2,4	2,2		2,5	1,7
				70	2,5	2,2		2,4	2,2		2,4	1,8
				72	2,6	2,2		2,4	2,2		2,6	1,8
				96	2,7	2,3		2,4	2,3		2,9	2,0
				65	2,7	2,2		2,6	2,2			
				74	2,7	2,2		2,6	2,1			
				75	2,6	2,2		2,5	2,1			
				85	2,7	2,4		2,5	2,3			
				87	2,6			2,5	2,2			
				92	2,7			2,5	2,0			
				94	2,9	2,4		2,8	2,3			
							29	2,6	2,2		2,5	1,8
							76	2,5	2,3		2,7	1,9
							83	2,4	2,2		2,6	1,9
							89	2,7	2,4		2,8	
603	2,5	1,9		98	2,8	2,2	73	2,6	2,2	31	2,7	2,0
604	2,6	2,0		634	2,8	2,2	80	2,7	2,3	81	2,6	1,7
605		2,1	1,5	635	3,0	2,4	82	2,4	2,2	84		1,8
606	2,4	1,8		636	3,0	2,4	88	2,6	2,3	86	2,6	2,0
607	2,4	1,9	1,3	636	2,8	2,2	693	2,8	2,3	754	2,7	1,8
608	2,5	2,0		642	2,8	2,2	694	2,5	2,2	756	2,5	1,8
611	2,6	2,1	1,4	643	2,7	2,3	695	2,7	2,2	759	2,7	2,0
612	2,4	1,8	1,5	645	2,9	2,4	696	2,7	2,3	760	2,6	1,9
614	2,3	1,8		646	2,7	2,2	698	2,6	2,3	761	2,6	1,8
615	2,3	1,9		647	2,9	2,4	701	2,5	2,2	762	2,5	1,7
616	2,6	1,9	1,4	649	3,1	2,3	703	2,7	2,2	763	2,5	1,8
617	2,4	1,9	1,3	651	3,0	2,4	704	2,8	2,3	764	2,7	1,9
619	2,4	2,0	1,5	657	3,0	2,3	705	2,7	2,3	765	2,8	1,9
621	2,3	1,8		658	2,8	2,4	706	2,6	2,0	767	2,4	1,9
622	2,1	1,7	1,3	660	2,8	2,3	707	2,8	2,2	768	2,8	2,0
623	2,5	1,9	1,5	662	2,7	2,0	708	2,6	2,1	769	2,8	2,0
625	2,6	1,9		663	2,7	2,1	711	2,7	2,3	772	2,8	2,0
627		2,0	1,4	664	2,8	2,2	714	2,7	2,4	774	2,4	1,7
628		2,0	1,5	666	2,6	2,2	715	2,6	2,2	775	2,7	1,7
629	2,3	2,0		670	2,8	2,2	718	2,5	2,1	776	2,6	1,9
				671	2,9	2,3	719	2,7	2,3	777	2,5	1,6
				674	2,9	2,3	720	2,7	2,3	778	2,6	1,9
				678	2,9	2,3	721	2,8	2,4	779	2,7	2,0
				679	2,9	2,2	722	2,8	2,4	780	2,9	2,2
				690	2,8	2,3	723	2,6	2,5	781	2,7	1,9
				681	2,8	2,1	725	2,6	2,2	782	2,8	2,0
				682	3,1	2,5	726	2,9	2,3	783	2,5	1,8
				683	2,7	2,1	727	2,6	2,1	784	2,7	1,7
				684	2,9	2,4	729	2,7	2,4	785	2,7	1,9
				685	2,7	2,2	731	2,5	2,2	786	2,7	1,8
				688	2,8	2,2	734	2,6	2,1	787	2,7	1,8
				692	2,9	2,2	735	2,7	2,2	788	2,5	1,9
							737	2,6	2,2	789	2,6	2,0
							738	2,7	2,1	790	2,7	1,9
							742	2,7	2,2	791	2,5	1,9
							743	2,8	2,4	792	2,8	1,8
							744	2,8	2,4	793	2,6	1,9
							745	2,7	2,4	796	2,6	1,8
							748	2,5	2,2	797	2,7	1,9
							749	2,6	2,3	798	2,5	1,8
							751	2,5	2,1	799	2,4	1,8
							752	2,7	2,3	800	2,4	1,9
							753	2,7	2,3	801	2,6	1,8
										803	2,6	1,9
										804	2,6	2,0
										807	2,7	1,9

Tableau-annexe 2.- Mesures des dents inférieures sur mandibules et des dents isolées P/4 à M/3, du *Necrolemur* de La Bouffie.
 Table-appendix 2.- Measurements of the lower teeth on mandibles and isolated P/4 to M/3 of *Necrolemur* from La Bouffie.

P4/			M1/			M2/			M3/		
BFI	L	l									
64	2,1	2,9		2,7	3,1		2,4	3,3		1,8	2,4
105	2,3	2,7		2,7	3,1						
106	2,1	2,8		2,7	3,2						
			97	2,5	3,1		2,4	3,3		2,1	2,6
			103	2,5			2,3				
						99	2,5	3,3		1,9	2,5
						101	2,5	3,2		1,7	2,4
						104	2,5	3,2		2,0	2,5
						100	2,3	3,2			
						107	2,3	3,3			
11	2,1	2,8	1	2,6	3,2	3	2,5	3,2	182	1,9	2,4
			2	2,5	3,1	4	2,4	3,3	183	1,7	2,3
			5	2,7	3,0	7	2,3	3,1	184	1,7	2,4
			6	2,8	3,1	9	2,5	3,3	185	1,8	2,6
			8	2,6	3,2	10	2,3	3,2	186	1,8	2,6
282	2,1	2,6	110	2,6	3,1	109	2,7	3,5	188	1,9	2,5
283	2,3	2,9	112	2,6	3,2	111	2,4	3,0	189	1,8	2,4
284	2,2	3,0	113	2,6	3,1	116	2,5	3,2	190	1,8	2,3
286	2,4	2,9	117	2,7	3,2	120	2,5	3,2	191	1,8	2,3
287	2,3	2,7	118	2,5	3,1	125	2,4	3,0	192	1,9	2,5
288	2,4	3,0	119	2,6	3,0	127	2,4	3,0	193	1,8	2,5
289	2,2	2,9	122	2,6	3,0	131	2,4	3,0	196	2,0	2,4
290	2,3	2,8	126	2,5	2,9	133	2,4	3,0	197	2,0	2,7
291	2,2	2,7	128	2,7	3,2	136	2,4	3,0	198	1,7	2,5
292	2,3	2,8	130	2,6	3,2	137	2,5	3,2	199	1,8	2,3
295	2,1	2,8	135	2,6	2,9	140	2,4	3,2	200	1,9	2,5
296	2,2	2,8	138	2,7	3,2	143	2,4	3,0	201	1,9	2,6
297	2,2	2,7	139	2,5	3,0	145	2,3	3,1	202	1,9	2,6
298	2,4	2,9	141	2,7	3,4	147	2,4	3,2	203	1,7	2,3
299	2,1	2,8	144	2,8	3,4	149	2,3	3,1	204	1,7	2,3
301	2,3	2,9	146	2,6	2,9	151	2,5	3,0	206	1,9	2,6
303	2,2	2,6	148	2,4	2,9	152	2,4	3,2	207	1,9	2,7
304	2,1	2,6	154	2,7	3,2	153	2,4	3,1	208	1,8	2,4
306	2,2	2,8	155	2,6	3,1	160	2,5	3,2	209	1,9	2,6
307	2,2	2,8	156	2,6	3,0	167	2,5	3,1	211	1,9	2,5
308	2,2	2,6	157	2,7	3,3	168	2,4	3,2	212	1,7	2,3
309	2,2	2,7	158	2,6	3,1	169	2,4	3,0	213	1,6	2,0
310	2,2	2,9	159	2,6	3,1	170	2,4	3,0	214	1,6	2,3
312	2,3	2,8	161	2,7	3,3	171	2,4	3,1	215	1,8	2,3
314	2,1	2,8	162	2,6	3,1	172	2,4	3,2	217	1,9	2,5
316		2,5	166	2,5	2,9	247	2,4	2,9	218	1,8	2,5
317	2,1	2,5	177	2,6	3,1	248	2,5	3,0	220	1,9	2,6
			241	2,7	3,0	252	2,4	2,9	221	1,7	2,4
320	2,1	2,5	243	2,7	2,9	472	2,3	3,1	222	1,6	2,3
321	2,2	2,6	253	2,5	2,8	473	2,5	3,1	223	1,8	2,5
			476	2,8	3,3	475	2,5	3,2	224	1,8	2,6
						477	2,5	3,3	254	1,9	2,5
									257	1,8	2,6
									258	1,8	2,4
									259	1,9	2,5
									260	1,8	2,4
									262	1,8	2,5
									264	2,0	2,6
									265	1,7	2,4
									266	1,9	2,4
									267	1,8	2,2
									478	1,7	2,4
									479	1,9	2,4
									480	1,7	2,5
									482	1,9	2,6

Tableau-annexe 4.- Mesures des dents supérieures sur maxillaires et des dents isolées P4/ à M3/, du *Necrolemur* de La Bouffie.
 Table-appendix 4.- Measurements of the upper teeth on maxillae and isolated P4/ to M3/ of *Necrolemur* from La Bouffie.

