

THÈSE



Pour l'obtention du grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS UFR des sciences fondamentales et appliquées Institut de paléoprimatologie, paléontologie humaine : évolution et paléoenvironnements - IPHEP (Poitiers) (Diplôme National - Arrêté du 25 mai 2016)

> École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac (La Rochelle) Secteur de recherche : Paléontologie, primatologie

> > Présentée par : Ghislain Thiery

Analyse morpho-fonctionnelle de la topographie dentaire 3d chez les primates actuels et fossiles

Directeur(s) de Thèse : Patrick Vignaud, Franck Guy, Vincent Lazzari

Soutenue le 23 novembre 2016 devant le jury

<u>Jury :</u>

Président	Marie Charpentier	Directrice de recherche CNRS, CEFE Montpellier
Rapporteur	Peter S. Ungar	Professor, University of Arkansas, USA
Rapporteur	Gerhard W. Weber	Professor, University of Vienna, Austria
Membre	Patrick Vignaud	Professeur des Universités, Université de Poitiers
Membre	Franck Guy	Chargé de recherche CNRS, Université de Poitiers
Membre	Vincent Lazzari	Maître de conférences, Université de Poitiers
Membre	Gildas Merceron	Chargé de recherche CNRS, Université de Poitiers
Membre	Nayuta Yamashita	Group leader, University of veterinary medecine of Vienna, Austria

Pour citer cette thèse :

Ghislain Thiery. Analyse morpho-fonctionnelle de la topographie dentaire 3d chez les primates actuels et fossiles [En ligne]. Thèse Paléontologie, primatologie. Poitiers : Université de Poitiers, 2016. Disponible sur Internet <http://theses.univ-poitiers.fr>









MINISTÈRE DE L'ÉDUCATION NATIONALE, DE L'ENSEIGNEMENT SUPÉRIEUR ET DE LA RECHERCHE



THÈSE

pour l'obtention du grade de DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS Unité de Formation et de Recherche : Sciences Fondamentales et Appliquées Diplôme National – Arrêté du 07 août 2006

École doctorale n°523 : Gay-Lussac – Sciences pour l'Environnement

Secteur de recherche : Paléontologie, Primatologie présentée par

Ghislain THIERY

ANALYSE MORPHO-FONCTIONNELLE DE LA TOPOGRAPHIE DENTAIRE 3D CHEZ LES PRIMATES ACTUELS ET FOSSILES

Directeurs de thèse : Patrick VIGNAUD, Professeur à l'Université de Poitiers Franck GUY, Chargé de Recherche CNRS Vincent LAZZARI, Maître de Conférences à l'Université de Poitiers

Soutenue le 23 novembre 2016 devant la Commission d'examen

JURY

Pr. Peter UNGAR Pr. Gerhard WEBER	University of Arkansas, Fayetteville Department of Anthropology, Vienna	Rapporteur Rapporteur
Dr. Marie CHARPENTIER	ISEM UMR 5554 CNRS IRD EPHE, Montpellier	Examinatrice
Dr. Nayuta YAMASHITA	Veterinary Medical University, Vienna	Examinatrice
Dr. Gildas MERCERON	iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, Poitiers	Examinateur
Dr. Vincent LAZZARI	iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, Poitiers	Examinateur
Dr. Franck GUY	iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, Poitiers	Examinateur
Pr. Patrick VIGNAUD	iPHEP UMR 7262 CNRS INEE, Poitiers	Examinateur

REMERCIEMENTS

Pour commencer, je remercie solennellement le Ministère de l'Éducation Nationale, de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche pour avoir financé le sujet de ce qui allait devenir ma thèse. Un grand merci également aux organismes qui ont soutenu financièrement mes recherches : le Centre National de Recherche Scientifique (CNRS INEE), l'Université de Poitiers, la Région Poitou-Charentes (Conventions #07/RPC-R-100 & #12/RPC-013), l'International Primatological Society et le Partenariat Hubert Curien (PHC) franco-allemand et son programme de mobilité Procope. Merci enfin à l'école doctorale Gay-Lussac, et tout particulièrement à S. Biais.

Ma gratitude se tourne en premier lieu vers mes directeurs de thèse P. Vignaud, F. Guy et V. Lazzari qui m'ont donné la chance de réaliser un « rêve de gosse » et n'ont eu de cesse de m'aider chaque fois que j'en ai eu besoin, sans trop m'imposer de contraintes – ce qui m'a permis de m'épanouir dans mon sujet de recherche. Je tiens également à remercier les rapporteurs et membres du jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail malgré un emploi du temps chargé. Merci donc à P. Ungar, G. Weber, M. Charpentier, N. Yamashita et G. Merceron.

Je tiens à remercier les instituts qui m'ont confié les spécimens étudiés dans ce mémoire et sans lesquels ma thèse n'aurait pas été possible : le Musée Royal de l'Afrique Centrale de Tervuren (Belgique), le Muséum d'Histoire Naturelle de Paris (France) et le Senckenberg Museum de Francfort (Allemagne). Je remercie chaleureusement les

i

Remerciements

personnels qui m'ont accueilli, tout particulièrement W. Wendelen et E. Gilissen du MRAC, J. Cuisin et A. Verguin du MNHN et K. Krohmann du SMF. Merci également à A. Mazurier de l'IC2MP pour son aide précieuse lors de l'acquisition des scans par microtomographie, ainsi qu'à D. Berthet du Musée des Confluences de Lyon pour avoir pris les photos de MHNL-PK-25 et MHNL-PK-26.

Mille mercis aux membres de l'iPHEP de m'avoir accueilli parmi eux et de m'avoir aidé, d'une façon ou une autre, à mener cette entreprise à son terme. Plus particulièrement, un grand merci à G. Merceron qui m'a laissé travailler sur le matériel fossile de Pikermi et avec qui j'ai longuement échangé à propos du régime alimentaire de Mesopithecus. Merci à S. Ducrocq qui m'a accompagné dans la rédaction de mon premier article. Un grand merci à A. Euriat et J. Surault qui m'ont aidé a segmenter une partie des volumes dentaires. Merci à G. Florent, M. Pourade, G. Reynaud et S. Riffaut pour leur assistance quotidienne. Je remercie également E. Berlioz, M. Brunet, T. Coillot, F. Lapalus, A. Le Maître, S. Mahboubi, F. Martin, D. Neaux, E. Noireault, O. Otero, A. Percher, A. Ramdarshan pour les discussions enrichissantes que nous avons eues sur des sujets plus ou moins proches de ma thèse. Je souhaite également remercier tout particulièrement G. Garcia et X. Valentin pour m'avoir donné l'occasion de fouiller sur des sites paléontologiques exceptionnels. Merci également aux étudiants avec qui j'ai pu travailler sur des sujets en rapport avec la morphologie dentaire : A. Demirdjian, G. Gillet, A. Walker. Merci enfin aux personnes qui m'ont aidé dans la traduction de mes articles : C. Penaud, S. Ramdarshan.

Je souhaite également remercier les personnes avec qui j'ai pu échanger ponctuellement sur la dent et le régime alimentaire des primates, par correspondance ou de vive voix: merci donc à A. Beaudet, I. Calandra, P. Constantino, M. Dammhahn, D.C. Dunbar, P.

ii

Garber, C. Grueter, O. Kullmer, T. Lehman, J.D. Pampush, E. Renvoisé, M. Teaford, A. Souron, J. Winchester, C. Zanolli, ainsi qu'aux relecteurs anonymes de mes articles.

Pour terminer, un grand merci à mes amis et à ma famille qui m'ont encouragé et soutenu pendant ces trois longues années. Émilie, Rachel, je vous aime du plus profond de mon cœur.

SOMMAIRE

Remerciements	i
Sommaire	iv
Introduction générale	1
i Forme et fonction(s) de la dent mammalienne	1
ii Étudier la mornhologie des outils dentaires	5
iii. Problématiques de recherche et organisation du mémoire	7
Chapitre 1 – Etat de l'art de la topographie dentaire	9
Abstract	9
1.1. Introduction.	
1.2. Mesure du relief de la dent	
1.2.1. Définitions.	
1.2.2. Pente et inclinaison	
1.2.3. Indices de relief	
1.2.4. Relation entre la pente et l'indice de relief	
1.3. Mesure du tranchant de la dent	
1.3.1. Définitions.	
1.3.2. Courbure	
1.3.3. Energie	
1.3.4. Angularité	33
1.4 Mesure de la complexité de la dent	
1 4 1 Définitions	
1.4.2 Comptage des patchs d'orientation	
1.5 Mesurer l'énaisseur de l'émail	
1 5 1 Définitions	
1 5 2 Approche volumétrique	40
1 5 3 Approche géométrique	43
1.6. Discussion et conclusions	
Chapitre 2 – Matériels et méthodes	51
2.1. Matériels	51
2.1.1. Sélection des dents	51
2.1.2. Primates actuels	52
2.1.3. Matériel fossile	
2.2. Acquisition, extraction et formatage des surfaces	
2.2.1. Acquisition	59

2.3.2. Extraction des surfaces	61
2.3.3. Décimation des surfaces	61
2.3.5. Sous-échantillonnage du bassin occlusal	63
2.4. Variables topographiques.	63
2.4.1. Calcul du relief	65
2.4.2. Calcul du tranchant	65
2.4.3. Calcul de la complexité	68
2.4.4. Calcul de l'épaisseur de l'émail	68
2.4.5. Calcul des variables par incrément d'orientation	70
2.4.5. Calcul de l'épaisseur par incrément d'élévation	71
2.5. Analyses	73
2.5.3. Corrélation entre les variables	73
2.5.1. Attribution des facteurs	74
2.5.2. Analyses univariées	76
2.5.4. Analyses multivariées	77
Chapitre 3 – Investigating the dental toolkit of primates based on food	
mechanical properties: Feeding action does matter	79
Abstract	79
3.1. Introduction	81
3.2. You are what you (cannot) eat: Reviewing the challenging foods of primates	85
3.3.1. IOUGII 1000S	85

3.3.1. Tough foods	
3.2.2. Hard foods	
3.2.3. Strong foods	
3.3. Action-related categories: using food mechanical properties as factors	to compare
primates	
3.3.1. Feeding actions and food-breaking mechanics	87
3.3.2. Assigning action-related categories	91
3.4. Action-related categories: Practical application	95
3.4.1. Methods	95
3.4.2. Results	97
3.4.3. Discussion	
3.5. Conclusions	102
3.5.1. Coping with scarcity of data	102
3.5.2. Using other food properties	103
3.5.3. Telling challenging foods apart	105
3.5.4 Developing new dental metrics	

Chapitre 4 – Was *Mesopithecus* a leaf eating colobine? Assessment of Cracking, grinding and shearing ability using dental topography......111

Abstract	
4.1. Introduction	
4.2. Materials and Methods	116
4.2.1. Materials	116
4.2.2. Mechanically-pertinent dietary categories	118
4.2.3. Scanning and 3D surfaces extraction	123
4.2.4. Variables measured	124
4.2.5. Data analysis	125

4.3. Results	126
4.3.1. Correlation	
4.3.2. Classical categories	
4.3.3. Cracking potential	
4.3.4. Grinding potential	131
4.3.5. Shearing potential	133
4.4. Discussion	
4.4.1. Input of mechanically-pertinent dietary categories	136
4.4.2. Hard food consumption in Mesopithecus	137
4.4.3. Consequences for the evolution of colobine molars	139
4.5. Conclusions.	141

Chapitre 5 – L'orientation comme indice de réseau : application à l'étude de l'aptitude au cisaillement de *Mesopithecus*......145

Abstract	145
5.1. Introduction	147
5.2. Morphologie dentaire et variation de la topographie par incrément d'orienta	tion. 154
5.3. Distribution des variables par incrément en fonction du champ mécanique	d'action
	165
5.4. (Ré)évaluation du champ d'aptitude au cisaillement de Mesopithecus pente	elicus
5.5. Discussion et conclusions	191

 Abstract	.199 .201 .207 .208 .215 .215 .219 .219 .226 .228 .228 .228 .229 .230
Conclusions	.233
i. Caractérisation du champ mécanique d'aptitude ii. Indices de réseau et détection des outils dentaires iii. Perspectives	.233 .235 .238
Références	.241

nnexes2	274
Annexe i – Nomenclature de la molaire supérieure des primates anthropoïdes2 Annexe ii – Régime alimentaire et propriétés mécaniques des aliments chez les	274
primates actuels de l'échantillon	275

INTRODUCTION GÉNÉRALE

« I suppose it is tempting, if the only tool you have is a hammer, to treat everything as if it were a nail. »

Abraham Maslow

i. Forme et fonction(s) de la dent mammalienne

La dent est un organe dur, minéralisé, implanté dans la cavité buccale et parfois pharyngienne des Gnathostomes. Chez les mammifères, elle est constituée de trois tissus : l'émail, composé en moyenne à 97 % d'hydroxyapatite (Ungar, 2015), qui protège la couronne ; la dentine, moins minéralisée, qui constitue l'essentiel de la couronne ; et le cément qui protège la racine et participe à son ancrage dans l'alvéole. Bien que la dent puisse avoir d'autres fonctions, par exemple sociale (Asher, 1998), de sélection sexuelle (Harvey et al., 1978 ; Plavcan, 2001), de fouissage (Stein, 2000) ou de défense contre les prédateurs (Stankowich, 2011), elle est essentiellement impliquée dans l'acquisition et la consommation des aliments. La dent tue, arrache, coupe, détache, écrase, presse, fracture ou encore fragmente la nourriture. Réciproquement, les propriétés mécaniques des aliments consommés influencent la morphologie dentaire, principalement au travers de l'usure et de la sélection naturelle.

Les contacts répétés entre la nourriture et la dent provoquent une usure de l'émail et de la

Introduction générale

dentine sous-jacente par attrition (i.e., interaction dent-dent) et par abrasion (i.e., interaction nourriture-dent). L'émail s'use davantage lorsque la dent est confrontée à des aliments abrasifs, comme les herbacées ou encore certains fruits riches en particules siliceuses (Rabenold et Pearson, 2011). Les particules de nourriture mastiquées provoquent des micro-usures caractéristiques à la surface de l'émail, qui dépendent des propriétés des aliments mastigués (Merceron et al., 2016). L'analyse des micro-usures dentaires (Walker et al., 1978 ; Teaford, 1986 ; Merceron et al., 2006 ; 2009a ; Ungar et al., 2008 ; Grine et al., 2012) et l'analyse texturale des micro-usures dentaires (Ungar et al., 2003; Scott et al., 2005; 2006; Ungar et al., 2012) permettent de détecter la consommation d'aliments durs ou abrasifs au cours des derniers mois de la vie d'un individu (voir cependant Covert et Kay, 1981; Ungar et al., 1995; Sanson et al., 2007; Lucas et al., 2014). Les aliments consommés peuvent aussi remodeler la topologie du bassin occlusal au fur et à mesure que la dent s'use. Il en résulte différents profils de méso-usure permettant d'inférer la proportion de nourriture abrasive dans l'alimentation d'une population (Fortelius et Solounias, 2000 ; Blondel et al., 2010). La topographie dentaire permet également d'étudier les effets des aliments abrasifs sur la topologie générale de la dent à l'aide d'un ensemble de techniques empruntées aux Systèmes d'Information Géographique (SIG) (Ungar et Williamson, 2000 ; Ungar et M'Kirera, 2003 ; Yamashita et al., 2015).

En plus de modifier la morphologie dentaire durant la vie de l'animal, les propriétés mécaniques des aliments exercent en amont une pression de sélection sur la forme et la topologie de la dent. La relation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire est étudiée depuis l'Antiquité, notamment au sein des mammifères. Chez ces derniers,

l'organe dentaire a connu plusieurs radiations adaptatives d'où résulte une grande diversité de formes et de fonctions (Osborn 1902 ; Rosenberger, 1992 ; Hunter et Jernvall, 1995 ; Wilson et al., 2012).

Selon Lucas (2004), trois fonctions alimentaires impliquant la denture peuvent être distinguées chez les mammifères actuels :

- La dent peut être utilisée comme une arme, par exemple pour la mise à mort des proies (Goodall, 1986)
- La dent peut être utilisée comme un outil d'accès ou de *harvesting* (Rosenberger, 1992). La fonction de la dent est alors de résoudre les problèmes d'accès aux ressources protégées mécaniquement e.g., l'enveloppe dure ou coriace des graines (Lucas et al., 2000 ; Agrawal et Lucas, 2003 ; Martin et al, 2003).
- 3. La dent peut être utilisée comme un outil de comminution ou de processing (Rosenberger, 1992). La dent est alors employée pour fragmenter les aliments capturés par le relief occlusal, généralement pendant la mastication. Cette fragmentation permet de réduire la taille des éléments qui composent le bol alimentaire et d'augmenter la surface d'action des enzymes impliquées dans la digestion des aliments (Ashby, 1999 ; Lucas et al., 2000 ; Lucas, 2004).

La denture des mammifères est divisée en quatre classes : incisives, canines, prémolaires et molaires. La position et la morphologie de chaque classe reflètent en partie leur fonction en tant qu'outil impliqué dans l'alimentation. Ainsi, les dents antérieures i.e.,les incisives et les canines sont essentiellement impliquées dans l'accès aux aliments, ce qui se traduit par une morphologie adaptée au substrat d'où la nourriture est extraite (Rosenberger, 1992). Par exemple, les ouistitis se nourrissent en grande proportion d'exudats, comme la

Introduction générale

sève ou la gomme des arbres. Pour accéder à cette ressource, ils doivent faire une incision plus ou moins profonde dans l'écorce et le bois des arbres. La méthode employée par de nombreuses espèces de ouistitis consiste à utiliser leurs incisives inférieures proclives comme point d'ancrage et à utiliser de puissantes incisives supérieures dont l'émail est renforcé pour creuser un trou dans l'écorce et le bois (Martins & Setz, 2000). A l'inverse, les dents jugales i.e., molaires et prémolaires sont essentiellement impliquées dans les actions de mastication et de comminution. Chez les mammifères, la morphologie des molaires est adaptée à deux niveaux de fonction liées à la mastication (Ungar, 2015) :

- la morphologie générale guide les surfaces dentaires afin de faciliter
 l'occlusion, c'est à dire l'imbrication des cuspides des dents inférieures et supérieures.
- la morphologie fine, assimilable à des outils, réduit et fragmente la nourriture avant ingestion.

La morphologie des molaires des colobes illustre bien la complémentarité entre ces deux niveaux de fonction. D'une part, les molaires des colobes sont bilophodontes, c'est à dire que les deux cuspides mésiales et les deux cuspides distales sont reliées entre elles par un lophe mésial et un lophe distal, respectivement. Bien que ces deux lophes soient utilisés pour fracturer la nourriture chez certaines espèces, il servent essentiellement de guides aux mouvements masticatoires des molaires, qui sont bucco-linguaux chez ces singes (Lucas et Teaford, 1994). D'autre part, les colobes actuels sont folivores, ce qui implique qu'ils doivent mastiquer de grandes quantités de feuilles. Les feuilles sont des aliments coriaces qui nécessitent d'être découpés, cisaillés à l'aide d'outils dentaires tranchants (Lucas et al., 2000). Les molaires des colobes sont caractérisées par des

crêtes longitudinales d'émail tranchant qu'ils utilisent comme outil de cisaillement sur les aliments coriaces tels que les feuilles (Kay, 1977 ; Lucas et Teaford, 1994 ; Koyabu et Endo, 2010).

Au sein de chaque classe, la dent peut aussi être composée de plusieurs outils dentaires (lames, coins, mortiers, pillons etc.) permettant d'effectuer différentes actions (couper, cisailler, fracturer, broyer etc.). Ces « boîtes à outils » dentaires permettent à la dent de faire face à plusieurs challenges, parfois contradictoires (Ungar, 2012). Les molaires des primates constituent un bon exemple de « boîtes à outils » dentaires. Cependant, étudier les relations entre les outils dentaires des molaires et leurs fonctions nécessite de mesurer le signal morpho-fonctionnel correspondant à chaque type d'outil, indépendamment des autres types d'outils.

ii. Étudier la morphologie des outils dentaires

Les adaptations dentaires peuvent être étudiées à partir d'angles et de ratios de mesures linéaires, comme par exemple la hauteur relative de la dent ou hypsodontie, qui correspond au ratio de la hauteur sur la longueur ou sur la largeur de la dent (Simpson, 1953; Van Valen, 1960; Fortelius et al., 2002). Chez les mammifères herbivores, les espèces qui paissent ou consomment des aliments abrasifs ont généralement des couronnes dentaires plus hautes et donc de grands indices d'hypsodontie (Fortelius et al., 2002).

Un autre aspect quantifiable au travers de mesures linéaires est la longueur des crêtes d'émail. A partir de cette variable, Kay (1975 ; 1984) a développé une mesure relative de

Introduction générale

la longueur des crêtes ou quotient de cisaillement (SQ, pour *shearing quotient*). Chez les primates, les espèces folivores et insectivores ont de plus grandes valeurs de SQ que les espèces frugivores ou granivores (Kay, 1975 ; 1984 ; Kay et Covert, 1984 ; Anthony et Kay, 1993 ; Ramdarshan et al., 2011). D'autres descripteurs plus complexes peuvent être utilisés, tels que l'analyse de contour par transformée de Fourrier (Gomes-Rodrigues et al., 2013) ou encore la topographie dentaire (Zuccotti et al., 1998 ; Ungar et Williamson, 2000). Ces méthodes permettent d'extraire un signal morphologique précis mais les algorithmes de calcul qu'elles emploient peuvent nécessiter de travailler sur des surfaces numérisées.

Plusieurs méthodes sont adaptées à l'étude d'un type d'outil dentaire indépendamment des autres types d'outils. Par exemple le SQ permet de concentrer l'analyse sur les outils de cisaillement i.e., les crêtes d'émail appropriées (Kay, 1984 ; Anthony et Kay, 1993). Cependant, le SQ est difficile à mesurer sur des dents usées, car les crêtes sont alors plus difficile à délimiter (Ungar, 2007 ; 2015 ; voir cependant Glowacka et al., 2016). C'est pourquoi des méthodes applicables sur les dents usées, comme la topographie dentaire (Ungar et Williamson, 2000 ; Ungar et M'Kirera, 2003 ; Yamashita et al., 2015), sont plus adaptées à la caractérisation des outils dentaires.

Par ailleurs, l'interprétation des données morphologiques liées aux outils dentaires doit tenir compte des propriétés mécaniques des aliments, qui constituent le principal facteur de sélection de la morphologie dentaire (Rosenberger et Kinzey, 1976 ; Lucas, 1979 ; Lucas et Luke, 1984). Les catégories alimentaires traditionnelles ne rendent pas toujours compte des propriétés mécaniques des aliments ingérés (Rosenberger, 1992 ; Coiner-Collier et al., 2016). En outre, elles sont généralement définies à partir de la fréquence ou

du temps dévolu à la consommation d'un aliment dominant (Kay et Covert, 1984). Définir le régime alimentaire de cette manière occulte une grande partie de l'alimentation des primates, par exemple les ressources saisonnières et les aliments de repli ou *fallback foods* (FBFs). Or ces aliments sont souvent mécaniquement résistants (Kinzey, 1978) et il semble qu'ils jouent un rôle majeur dans l'émergence d'adaptations dentaires (Marshall et Wrangham, 2007; Constantino et al., 2009; Lambert, 2009). Étudier la morphologie de la dent en tant qu'outil chez les primates actuels et fossiles nécessite donc de tenir compte à la fois des ressources alimentaires principales et secondaires.

iii. Problématiques de recherche et organisation du mémoire

Caractériser les outils dentaires pourrait permettre de mieux comprendre le lien entre la forme de la dent et ses multiples fonctions alimentaires. Dans ce contexte, la topographie dentaire permet-elle de caractériser les outils dentaires chez les primates actuels et fossiles ? La question se pose d'autant plus qu'en paléontologie, la dent – parce qu'elle se conserve généralement bien et qu'elle joue un rôle essentiel dans l'alimentation – est le principal indicateur des comportements alimentaires chez les espèces disparues.

Pour apporter des éléments de réponse à cette question, ce mémoire propose de nouvelles approches topographiques et analytiques afin de caractériser la forme et la fonction des outils dentaires portés par les molaires des primates actuels et fossiles. Ces approches sont testées sur un échantillon d'anthropoïdes actuels et fossiles.

La problématique de ce mémoire sera abordée au travers de deux grandes problématiques complémentaires. Premièrement, il s'agira de développer une alternative

Introduction générale

aux catégories alimentaires traditionnelles qui mette l'accent sur les propriétés mécaniques des aliments et soit adaptée à la caractérisation et à l'analyse des outils dentaires. Ce nouveau système de catégorisation est détaillé dans le Chapitre 3 consacré aux champs mécaniques d'aptitude. Le Chapitre 4 appliquera les champs mécaniques d'aptitude. Le Chapitre 4 appliquera les champs mécaniques d'aptitude à l'étude du régime alimentaire d'un primate fossile : *Mesopithecus pentelicus* (Cercopithecidae, Colobinae) du Miocène supérieur de Pikermi, Grèce.

Deuxièmement, ce mémoire proposera de nouveaux outils d'exploration en 3D de la topographie dentaire. Le Chapitre 5 sera consacré aux variables par incrément d'orientation, une méthode inédite de caractérisation des outils de cisaillement. Le Chapitre 6 présentera plusieurs méthodes d'évaluation de la distribution spatiale de l'émail, développées dans le but de caractériser l'aptitude à fracturer les objets durs à l'aide des molaires. Par ailleurs, les variables développées dans les Chapitres 5 et 6 seront utilisées pour caractériser les outils dentaires de *Mesopithecus pentelicus*.

CHAPITRE 1 – ÉTAT DE L'ART DE LA TOPOGRAPHIE DENTAIRE

Abstract

Dental topography analysis is a methodology that treats teeth as topographic surfaces, so computational aspects of tooth shape can be quantitatively assessed. Similarly to shearing quotients, dental topography is adapted to the study of dental tools and how they relate to food mechanical properties. However, shearing quotients are not adapted to the study of worn teeth, in which shearing crest length is difficult to measure. In contrast, dental topographic variables can be used on teeth regardless of dental wear.

This chapter reviews the dental topographic variables used in the literature to measure four aspects of tooth shape: (1) dental relief, (2) sharpness of the tooth and its elements, (3) tooth complexity and (4) enamel thickness. For each one of these aspect, the most important issues and drawbacks of currently used variables are enumerated:

- (1) Variables assessing relief do not make the distinction between steep and jagged occlusal surfaces.
- (2) On one hand, angularity only measures sharpness in the occlusal plan, which might not be adapted for dental tools requiring oblique or horizontal jaw movements. On the other hand, Dirichlet normal energy is an absolute value of sharpness and does not separate sharp structures from depressed ones. While mean curvature is an orientation-free measure of sharpness and does separate sharp structures from

1. Etat de l'art de la topographie dentaire

depressed ones, it is scale-dependent and requires a proper standardization method.

- (3) Occlusal complexity depends on the resolution.
- (4) Average and relative enamel thickness do not assess enamel thickness variation and spatial distribution in a quantitative way.

Furthermore, the variables used in dental topography are assigned to categories of variables used in Geographic Information Systems, namely: (a) shape indexes that make comparison with a reference surface, (b) volume indexes that measure geometric aspects in 3D, (c) network indexes that subsample a portion of the whole surface and (d) crossed indexes that combine several categories of variables. It is proposed that network indexes and crossed indexes, which are currently underused in dental topography, might help to solve the aforementioned issues.

1.1. Introduction

La topographie dentaire (Ungar et Williamson, 2000) est un domaine d'étude de la forme des dents qui a vu le jour à la fin des années 1990 suite au développement de nouveaux outils de caractérisation des surfaces en trois dimensions (3D). Concrètement, il s'agit d'étudier une surface dentaire à l'aide de variables quantitatives correspondant à un ou plusieurs aspects de la forme (relief, courbure, etc.). Le calcul de ces variables nécessite que la surface dentaire ait été :

- 1. numérisée ;
- 2. subdivisée en une mosaïque de sous-éléments (points, triangles...) qui seront la cible d'algorithmes de calcul, ce qui donne à la méthode une dimension statistique ;
- orientée de manière adaptée (e.g., par rapport au plan occlusal), en dehors de quelques variables spécialement conçues pour s'affranchir des contraintes de l'orientation et du positionnement (e.g., l'énergie normale de Dirichlet : Bunn et al., 2011).

La topographie dentaire étudie des structures qui ne sont pas caractérisées par leur position dans l'espace (e.g., à l'aide de points repères) mais bien par des variables quantitatives rendant compte des propriétés géométriques de ces structures. Cela permet de comparer des dents parfois très différentes (e.g., qui ne partageraient pas le même nombre de cuspides, ce qui peut être le cas d'un groupe de primate à l'autre), voire des rangées dentaires (Evans et al., 2007 ; Plyusnin et al ;, 2008 ; Santana et al., 2011). Contrairement aux analyses de contour par transformée de Fourrier, la topographie dentaire ne compare pas des formes dentaires mais bien les propriétés de ces formes

<u>1. Etat de l'art de la topographie dentaire</u>

(Evans, 2013). La topographie dentaire diffère également de la modélisation biomécanique car elle ne mesure que la géométrie des structures et n'intègre pas d'autres types de variables comme les propriétés mécaniques de la dent (Benazzi et al., 2011) ou la distribution du stress (Berthaume et al., 2010). Enfin la topographie dentaire, dont l'objectif est de caractériser la morphologie dentaire sélectionnée à l'échelle de la population voire de l'espèce (Yamashita et al., 2015), se distingue de l'analyse texturale des micro-usures dentaires qui est une méthode d'étude statistique de la topographie mais travaille à une plus petite échelle de temps (Fig. 1.1) et de taille, puisqu'elle se concentre sur les facettes d'usure (Ungar et al., 2003 ; Scott et al., 2005 ; 2006 ; Ungar et al., 2012).

Résolument numérique, la topographie dentaire s'inspire notamment des techniques développées pour les Systèmes d'Information Géographique (SIG). Ce n'est donc pas un hasard si les premiers travaux portant sur la topographie dentaire utilisent des logiciels de SIG (Reed, 1997 ; Hunter et Jernvall, 1998 ; Zuccotti et al., 1998 ; Jernvall et Selanne, 1999 ; Ungar et Williamson, 2000). Ces travaux s'appuient sur des surfaces topographiques en deux dimensions (ou *raster*) pour lesquelles une information d'élévation unique est associée à chaque élément (en général des points de coordonnées (X, Y)). On parle alors de topographie en 2.5D. De telles données sont acquises à l'aide de différentes méthodes, allant du scanner électromagnétique (Zuccotti et al., 1998) au microscope laser confocal (Jernvall et Selänne, 1999) en passant par le scanner piézoélectrique (Winchester et al., 2014).

Cependant, la surface dentaire peut aussi être modélisée en 3D. A cette fin de nombreux logiciels de modélisation et de traitement des surfaces en 3D, la plupart d'origine industrielle, sont aujourd'hui à la disposition des chercheurs. Ces logiciels se couplent à

de nouvelles méthodes d'acquisition, comme la microtomographie RX (Olejniczak et Grine, 2006 ; Tafforeau et al., 2006 ; Lazzari et al., 2008). L'avantage de la topographie dentaire 3D réside dans le fait qu'elle décrit des structures invisibles en seule vue occlusale, par exemple les replis de l'émail, la jonction émail-dentine ou encore l'épaisseur de l'émail (Guy et al., 2013). Elle permet aussi d'obtenir un meilleur signal phylogénétique pour certaines variables topographiques (Winchester, 2016).



Figure 1.1. Comparaison des échelles temporelles de plusieurs méthodes d'étude du régime alimentaire, modifié d'après Davis et Pineda-Munoz (2016).

La transition méthodologique de la 2.5D vers la 3D s'est traduite par l'émergence de nouvelles problématiques. En effet, les premières études sur la topographie dentaire répondaient à un besoin de quantifier la surface occlusale dans les trois dimensions, tout en minimisant le temps d'acquisition des données (Bunn et al., 2011). Avec le temps et l'évolution des techniques d'acquisition, la topographie dentaire a changé d'objectif. Ungar et Williamson (2000) ont par exemple utilisé des variables topographiques parce qu'elles

<u>1. Etat de l'art de la topographie dentaire</u>

étaient applicables sur des dents usées. En effet, la dent mammalienne est une structure dont la durée de vie est limitée. A mesure qu'elle est utilisée, elle s'use par abrasion des aliments consommés et par attrition contre les dents de la rangée opposée. Cela peut entraîner la disparition partielle ou totale de certaines structures (e.g., sommet des cuspides) et d'importantes modifications du schéma occlusal (e.g., diminution du relief mais augmentation de la courbure des crêtes de cisaillement : Glowacka et al., 2016). Parce qu'elles mesurent un aspect de manière quantitative, les variables topographiques peuvent permettre de s'affranchir de cette contrainte. La synthèse de ces objectifs a été formulée par Bunn et al. (2011) pour qui la topographie dentaire a pour objectif d'isoler des variables dentaires :

- qui dépendent de caractères anatomiques objectifs mesurés à l'aide de variables quantitatives ;
- 2. qui soient calculables, mesurables sur des dents quel que soit leur degré d'usure ;
- 3. qui soient sensibles aux préférences alimentaires.

Dans quelle mesure les variables topographiques existantes répondent à ces trois critères, et quelles pistes explorer lorsqu'une amélioration s'avère nécessaire ? Afin d'apporter des éléments de réponse à cette question, le présent chapitre passe en revue les principales variables utilisées en topographie dentaire. Par souci de clarté, ce chapitre est organisé en quatre sous-parties traitant des quatre aspects de la topographie dentaire les plus étudiés : le relief, le tranchant, la complexité et l'épaisseur de l'émail. Les autres aspects de la morphologie dentaire, par exemple la canalisation des fluides à la surface de la dent (Zuccotti et al., 1998), ne seront pas abordés.

D'autres systèmes, issus notamment de la topographie traditionnelle, permettent de

classer les variables topographiques selon d'autres critères que les quatre « aspects » détaillés ici. Par exemple, la classification établie par Delahaye (2005) regroupe les variables topographiques en quatre grands ensembles : les indices de forme, les indices de volume, les indices de réseau et les indices croisés.

- Les indices de forme déterminent le degré de ressemblance d'une structure par rapport à une forme donnée. Par exemple, il peut s'agir de comparer une surface en 3D à sa projection en 2D (Ungar et Williamson, 2000).
- Les indices de volume se calculent à partir de la distribution dans l'espace des points qui composent un volume ou une surface. La pente (Zuccotti et al., 1998; Ungar et Williamson, 2000) est un bon exemple d'indice de volume.
- Les indices de réseau prennent des mesures associées à une structure en particulier. Par exemple, les crêtes de cisaillement constituent un réseau, et les mesures basées sur leur longueur comme le quotient de cisaillement (Kay, 1975 ; Kay et Covert, 1984 ; Anthony et Kay, 1993) ou le ratio de cisaillement (Strait, 1993) sont donc des indices de réseau.
- Enfin, les indices croisés combinent simplement deux ou plusieurs groupes d'indices.

Ce chapitre identifie à quels groupes d'indices les variables décrites appartiennent. L'objectif de cette démarche est d'identifier les catégories d'indices absentes ou sousreprésentées au sein d'un aspect donné.

1.2. Mesure du relief de la dent

1.2.1. Définitions

Le relief d'une structure (e.g., une montagne ou une dent) correspond à l'agencement dans l'espace de ses « versants », c'est à dire de ses facettes ou éléments compris entre une ligne de crête et une vallée, et qui sont généralement caractérisés par une altitude, une variation de l'altitude et éventuellement par une exposition.

Le relief – et par extension le relief dentaire – peut donc être décrit en termes de hauteur (on parlera alors de structures hautes ou basses), mais aussi en termes de variation de hauteur (relief accidenté ou plat) ou encore d'exposition (en topographie dentaire, on parlera plutôt d'orientation, par exemple buccale ou linguale). L'altitude des structures *per se* n'est généralement pas utilisée telle quelle en topographie dentaire. En effet, la grande majorité des études portant sur le relief s'intéressent en fait à la variation de la hauteur (Ungar et Williamson, 2000 ; Ungar et M'Kirera, 2003 ; Ungar, 2004 ; Merceron et al., 2006 ; Boyer, 2008 ; Bunn et Ungar, 2009). Quant à l'exposition, elle sera abordée dans la partie 1.4 de ce chapitre dédiée à la complexité.

1.2.2. Pente et inclinaison

La variation de la hauteur peut être caractérisée de plusieurs façons, la plus commune en topographie étant le calcul de la pente. La pente peut être définie comme la tangente de l'angle θ entre une surface et le plan horizontal (Fig. 1.2). Mathématiquement, cela correspond au rapport de la variation de hauteur entre deux points (dénivelé) sur la distance horizontale séparant ces deux points.

1. Etat de l'art de la topographie dentaire

$$Pente = \tan(\theta) = \frac{\delta z}{\delta x}$$

On notera que calculer la pente équivaut à calculer la dérivée de la hauteur en fonction de x. La pente peut aussi s'exprimer en degrés (Ungar et M'Kirera, 2003 ; Klukkert et al., 2012).



Figure 1.2. Schéma détaillant la mesure de la pente θ (en jaune) et de l'inclinaison β (en bleu) d'une surface par rapport du plan horizontal (en pointillés). Δx , Déplacement horizontal ; Δz , Variation de l'élévation.

En topographie dentaire, la pente est généralement exprimée entre 0 et 90°. Cependant, la pente des triangles qui ne sont pas tournés vers la surface occlusale, par exemple parce que l'émail forme des replis, ne dépasse pas 90°. Pour compenser cette perte d'information, Guy et al. (2013) ont proposé de mesurer l'inclinaison β (Fig. 1.2) définie comme l'angle externe entre la surface et le plan horizontal, tel que β soit égal à :

- l'angle θ + 90° pour les triangles tournés vers la surface occlusale
- l'angle 90 θ° pour les triangles tournés contre la surface occlusale

L'inclinaison présente donc des valeurs comprises entre 180° (pour les triangles parallèles

<u>1. Etat de l'art de la topographie dentaire</u>

à la surface occlusale et orientés face à cette dernière) et 0° (pour les triangles parallèles à la surface occlusale mais orientés dos à cette dernière). Pour les triangles tournés vers la surface occlusale, la pente θ et l'inclinaison β sont des angles supplémentaires, c'est à dire que leur somme est égale à 180°.

En termes de classification, la pente et l'inclinaison décrivent la surface dans son ensemble, sans caractériser de réseau. Elles ne comparent pas non plus les scores obtenus à une forme de référence. Ce sont donc des indices de volume *sensu* Delahaye (2005).

Chez les primates, la pente moyenne des molaires semble porter un signal environnemental en lien avec l'alimentation. De manière générale, la valeur de la pente moyenne des molaires est plus élevée chez les primates folivores que chez les primates frugivores (Ungar et M'Kirera, 2003 ; Bunn et Ungar, 2009). Cela vient vraisemblablement du fait que les aliments coriaces tels que les feuilles sont mieux fracturés par des outils dentaires adaptés au cisaillement, comme de hautes crêtes (cf. Chapitre 5). Par ailleurs, Yamashita et al. (2015) ont démontré que le taux de consommation d'un aliment très dur, le fruit du kili (*Tamarindus indica*), expliquait les différences de pente observées entre les populations de makis cattas (*Lemur catta*) pour un même stade d'usure. La pente est donc également soumise une pression de sélection de la part des aliments durs.

1.2.3. Indices de relief

Développé initialement par Ungar et Williamson (2000), l'indice de relief (RFI) a pour objectif de fournir une approximation directe du relief dentaire, plus précise que la seule mesure de l'aire ou de la pente moyenne. Cet indice se calcule en divisant l'aire de la

surface dentaire en trois dimensions (S_{3D}) par l'aire de la projection de cette surface en deux dimensions (S_{2D}) :

$$RFI = \frac{S_{3D}}{S_{2D}}$$

Cet indice de relief est utilisé pour étudier le régime alimentaire des primates actuels (Ulhaas et al. 2004 ; Ungar et Bunn 2008 ; Bunn et Ungar, 2009) et fossiles (Ungar, 2004 ; Merceron et al., 2006). Par ailleurs un calcul alternatif du RFI a été proposé par Boyer (2008), lui même utilisé pour étudier le régime alimentaire des primates actuels (Bunn et al., 2011 ; Ledogar et al., 2013 ; Pampush et al., 2013 ; Winchester et al., 2014) et fossiles (Boyer et al., 2010 ; Prufrock et al., 2016). Cet indice alternatif permet de linéariser les données, ce qui facilite les comparaisons entre taxons de morphologies éloignées :

$$RFI_{Boyer} = \ln\left(\frac{\sqrt{S_{3D}}}{\sqrt{S_{2D}}}\right)$$

Le RFI compare une variable surfacique, l'aire 3D, avec une variable de référence, l'aire 2D. En ce sens, le RFI est un indice croisé combinant des indices de forme et de volume *sensu* Delahaye (2005).

Tout comme la pente, le RFI permet de distinguer les primates folivores et insectivores des frugivores (M'Kirera et Ungar, 2003 ; Ulhaas et al. 2004 ; Boyer, 2008 ; Bunn et Ungar 2009 : Bunn et al., 2011 ; Klukkert et al., 2012), ainsi que les primates dont l'alimentation est riche en éléments durs comme les graines (Boyer, 2008 ; Ledogar et al., 2013 ; Winchester et al., 2014). Les indices de relief peuvent se calculer sur des dents usées et la variabilité inter-observateur est négligeable. Le RFI remplit donc les objectifs définis en introduction.

En plus d'un signal environnemental, le RFI semble porter un signal phylogénétique lié à

1. Etat de l'art de la topographie dentaire

l'élévation de la couronne (Ulhaas et al. 2004). Initialement, ce signal phylogénétique importait peu car l'indice de relief a été développé pour étudier les effets de l'usure au sein d'une même espèce (Ungar et Williamson, 2000). Le contexte a depuis évolué et plusieurs auteurs ont conseillé de restreindre le calcul de l'indice de relief au bassin occlusal, défini comme la partie située au dessus du plan parallèle au plan horizontal et passant par point le plus bas du bassin occlusal (Ulhaas et al., 2004 ; Guy et al., 2013 ; 2015 ; Allen, 2015). Cet indice, baptisé « relief occlusal », permet de ne pas tenir compte de la hauteur de la dent qui est influencée par d'autres facteurs (phylogénie, hypsodontie, etc.). Plus précisément, les différences dues à la variation de hauteur de la couronne sont atténuées et les différences de relief entre les cuspides sont accentuées.

Malgré sa capacité à séparer les primates en fonction de leur alimentation, le RFI est difficile à interpréter en raison de la multiplicité des sources de variation de la surface en 3D. En effet, plus le RFI est grand, et plus la surface 3D de la dent est grande par rapport à sa projection occlusale. Or, cette augmentation de la surface en 3D peut s'expliquer par plusieurs phénomènes, en particulier :

- une augmentation de la hauteur des structures (relief élevé)
- une multiplication des structures à la surface de la dent (relief accidenté)

En l'état, le RFI ne permet pas de distinguer des objets dont l'augmentation de la surface en 3D serait due à l'un ou l'autre de ces phénomènes. Pourtant, des morphologies fondamentalement différentes peuvent résulter de ces deux phénomènes. Par exemple, la surface 3D d'un cylindre dont le sommet serait convexe est la même que celle d'un cylindre dont le sommet serait concave. Les deux volumes ont donc le même indice de

relief (Fig. 1.3). Ils n'ont cependant ni la même hauteur, ni la même forme. Le cylindre convexe rappelle les cuspides hautes et acérées des primates insectivores, tandis que le cylindre concave est caractérisé par une grande longueur de crête et rappelle davantage les molaires des primates folivores. Cela pourrait expliquer pourquoi le RFI ne distingue généralement pas les primates insectivores et folivores (e.g., Boyer, 2008).



Figure 1.3. Distribution et valeur globale du RFI *sensu* Ungar et Williamson (2000) (A, B) et du RFI *sensu* Boyer (2008) (C, D) à la surface de deux cylindres : un cylindre au sommet concave (A, C) et un cylindre au sommet convexe (B, D). Quelle que soit la méthode de calcul choisie, les deux cylindres présentent des valeurs de RFI très proches.

Alternativement, Guy et al. (2013) définissent le relief comme « une combinaison de l'élévation, de l'inclinaison et de l'aire » de la surface dentaire. L'équation de leur indice de relief est la suivante :

$$RFI_{Guy} = \frac{aire * z_{\beta > 135^{\circ}}}{z_{\beta < 135^{\circ}}}$$

où $z_{\beta>135^{\circ}}$ correspond à l'élévation des polygones dont l'inclinaison est supérieure à 135° et

<u>1. Etat de l'art de la topographie dentaire</u>

 $z_{\beta<135^{\circ}}$ à l'élévation des polygones dont l'inclinaison est inférieure à 135°. Eut égard à la définition du relief proposée, trois variables interviennent dans le calcul du relief *sensu* Guy et al. (2013) : l'élévation (hauteur), l'inclinaison (variation de hauteur) et la surface (variation de hauteur et d'orientation). Cet indice évalue essentiellement le rapport entre l'élévation des triangles de faible θ et celle des triangles de grande θ . Bien qu'il soit nécessaire de tester dans quelle mesure cet indice varie en fonction du régime alimentaire, le RFI *sensu* Guy et al. présente une forte corrélation inverse avec le RFI *sensu* Ungar et Williamson (Guy et al., 2013).

1.2.4. Relation entre la pente et l'indice de relief

Il existe plusieurs façons de calculer la pente d'un triangle dans un espace euclidien. Soit un triangle \widehat{ABC} tel que le vecteur \overrightarrow{AB} est noté \overrightarrow{U} et le vecteur \overrightarrow{AC} est noté \overrightarrow{V} . L'angle θ entre la tangente à la surface et le plan horizontal (XY) est égal à l'angle entre la résultante des vecteurs \overrightarrow{U} et \overrightarrow{V} et sa projection horizontale (Fig. 1.4). La longueur de la résultante des vecteurs \overrightarrow{U} et \overrightarrow{V} et celle de sa projection horizontale ont pour équations :

$$\|\vec{U} \wedge \vec{V}\| = \sqrt{(\vec{U} \wedge \vec{V})^2}$$
 et $\|\vec{U} \wedge \vec{V}\| = \sqrt{(\vec{U} \wedge \vec{V})^2}$

Or, ces deux vecteurs forment un triangle rectangle (Fig. 1.4). On a donc :

$$\cos\left(\theta\right) = \frac{\sqrt{\left(\vec{U} \wedge \vec{V}\right)^2}}{\sqrt{\left(\vec{U} \wedge \vec{V}\right)^2}}$$

D'autre part, la surface du triangle \widehat{ABC} est égale à la moitié de la norme du produit

vectoriel des vecteur \vec{U} et \vec{V} . On peut donc écrire :

$$RFI = \frac{Aire\,3D}{Aire\,2D} = \frac{0.5 \times \sqrt{(\vec{U} \wedge \vec{V})^2}}{0.5 \times \sqrt{(\vec{U} \wedge \vec{V})^2}} = \frac{\sqrt{(\vec{U} \wedge \vec{V})^2}}{\sqrt{(\vec{U} \wedge \vec{V})^2}}$$

L'équation du RFI est l'inverse de l'équation de $\cos(\theta)$. Par conséquent, on obtient la relation suivante :

 $RFI = \frac{1}{\sqrt{2}}$

Figure 1.4. Schéma détaillant la relation entre la pente θ , le vecteur résultant des vecteurs AB et AC (vec 1), et la projection de ce vecteur sur le plan horizontal (vec 2).

Cette relation peut se vérifier expérimentalement. La Figure 1.5 montre la variation du RFI en fonction de la pente θ , de l'élévation et de $\frac{1}{\cos(\theta)}$ pour les 55 000 triangles qui

composent la surface numérisée d'une dent de gorille. Lorsque le RFI est exprimé en

1. Etat de l'art de la topographie dentaire

fonction de la pente θ , les points s'alignent sur une courbe qui croit de manière exponentielle à mesure que θ se rapproche de 90° (Fig. 1.5A). Au contraire, le nuage de points est très dispersé pour l'élévation (Fig. 1.5B). Le calcul du RFI ne semble pas dépendre de l'élévation, ce qui est cohérent avec la démonstration précédente. Par contre,

le RFI et $\frac{1}{\cos(\theta)}$ s'alignent sur une droite avec une corrélation linéaire proche de 1 (Fig. 1.5C). Graphiquement, les points s'alignent le long de l'axe y=x excepté pour les valeurs les plus hautes dont la distribution est discontinue le long de l'axe des abscisses. Cela est vraisemblablement dû au fait que lorsque θ est très faible, les valeurs de cos(θ) tendent vers 1 et ne diffèrent qu'à partir d'un nombre de décimales supérieur à celui pris en charge par l'algorithme de calcul utilisé.

Le RFI et la pente sont donc fortement corrélés à l'échelle d'un triangle. A l'échelle de la dent, les différences de calcul entre le RFI et la pente moyenne peuvent donner des résultats différents. Il convient cependant de s'en assurer expérimentalement afin de vérifier si ces deux variables ne mesurent pas le même signal morphologique. En outre, bien qu'utile pour caractériser l'aspect « variation de la hauteur » du relief, le RFI ne tient compte ni de l'aspect « amplitude de variation de la hauteur », ni de l'aspect « élévation » du relief, au même titre que la pente. Caractériser le relief ne saurait se limiter au calcul du RFI ou de la pente : d'autres indices sont nécessaires pour distinguer une haute cuspide acérée, comme celle d'un insectivore, d'un relief bas mais très accidenté comme les cuspides crénulées de certains primates granivores (Rosenberger, 1992).



Figure 1.5. Relation entre le RFI, la pente et l'élévation pour les 55 000 triangles d'une surface dentaire. Le RFI est dépendant de la pente θ (A) et de l'inverse du cosinus de la pente (C). En revanche, il ne semble pas dépendre de l'élévation (B).
1.3. Mesure du tranchant de la dent

1.3.1. Définitions

Le tranchant (*sharpness* en anglais) est une notion clé en morphologie dentaire. Une structure est dite tranchante lorsque la surface de contact avec l'objet est optimisée de manière à concentrer l'énergie appliquée à la surface de l'aliment. Plus la surface de contact au sommet d'une crête est réduite, plus la force appliquée à stress constant est grande et plus la structure est tranchante. Il faut noter que les termes anglais *sharp* (pour tranchant) et *blunt* (pour mousse) s'appliquent indistinctement aux cuspides et aux crêtes. Ainsi, une crête tranchante serait *sharp*, mais c'est aussi le cas d'une cuspide pointue.

S'il peut sembler aisé de distinguer ce qui est tranchant de ce qui ne l'est pas, la tache se complique lorsqu'il s'agit de comparer deux objets tranchants. Une quantification précise de ce paramètre s'avère alors nécessaire. Le « tranchant » d'une cuspide peut être estimé à partir du rayon de courbure ρ du sommet de la cuspide (Fig. 1.6, Lucas 1982, Evans 2003). Plus le rayon de courbure est grand, plus la dent est mousse. Réciproquement, plus ce rayon est petit et plus la dent est tranchante ou pointue. Une méthode équivalente revient à mesurer la circonférence d'un cercle de rayon r inscrit dans la pointe de la cuspide (Freeman et Lemen 2009).

En théorie, le même raisonnement peut être étendu à une crête (Frazzetta 1988, Popowics et Fortelius 1997). Cependant, le choix sur la crête d'un point où mesurer le rayon de courbure est très subjectif. Il est donc plus commun de mesurer le tranchant d'une lame à partir de l'angle de coupe de la lame (Fig. 1.6; Osborn et Lumden, 1978 ; Evans et Sanson, 2003).



Figure 1.6. Schéma détaillant la mesure du tranchant à partir du rayon de courbure ρ (en rouge) et de l'angle de coupe. Modifié d'après Evans (2003).

Lorsqu'il s'agit d'étendre cette méthode à la dent toute entière, il peut être délicat de choisir quelles valeurs de tranchant retenir parmi les différentes cuspides. Par ailleurs, la mesure du rayon de courbure n'est possible que si le sommet de la dent est encore présent, et donc si l'usure est minimale. Pour toutes ces raisons, ce sont d'autres paramètres, comme l'angularité, la courbure ou l'énergie de surface, qui permettent généralement d'estimer le tranchant d'une dent en topographie dentaire.

1.3.2. Courbure

La courbure est une propriété associée en toute logique aux courbes et aux surfaces. Sur

une courbe, la courbure k entre deux points p0 et p1 séparés par une distance L se mesure en calculant la variation de l'angle a entre les tangentes aux points p0 et p1 (Fig. 1.7). Pour les surfaces, on distingue entre autres la courbure normale, les courbures principales et la courbure moyenne.



Figure 1.7. Schéma détaillant la mesure de la courbure k d'un segment de longueur L. La courbure correspond à l'angle formé par les tangentes aux extrémités de ce segment. Modifié d'après Rugis et Klette (2006).

La courbure normale peut se définir comme la courbure de l'intersection entre la surface et l'un des plans normaux. Un plan normal est délimité par la normale à la surface en un point et l'une des tangentes en ce point. Il y a une infinité de plans normaux, et donc une infinité de courbures normales.

Les courbures principales, notées k1 et k2, correspondent aux courbures normales minimale et maximale. Par extension, la courbure moyenne a pour équation :

$$k_{moyenne} = \frac{(k\,1+k\,2)}{2}$$

La courbure est un paramètre couramment mesurable à l'aide des logiciels de manipulation en 3D (Avizo, Amira). En termes de classification, la courbure moyenne est un paramètre de volume *sensu* Delahaye (2005) puisqu'elle ne compare pas la surface à une surface théorique et qu'elle ne caractérise pas à un réseau au sein de la dent.

A quoi correspond la courbure moyenne ? D'un point de vue morphologique, une structure tranchante est caractérisée par de grandes valeurs de courbure moyenne, tandis qu'une surface globalement plane est caractérisée par des valeurs proches de 0. A l'inverse, les surfaces concaves sont caractérisées par des valeurs négatives. La courbure moyenne est donc une variable adaptée à la mesure statistique du tranchant. Toutefois, la courbure n'est utilisée pour mesurer l'adaptation en termes de régime alimentaire que dans une poignée de publications (Guy et al., 2013). Cette absence vient peut-être du fait que la courbure est dépendante de la taille et porte donc un signal indépendant de sa fonction. Afin d'être utilisée comme variable d'étude du régime alimentaire, il est nécessaire de la standardiser.

Rugis et Klette (2006) ont proposé un indice de courbure indépendant de l'échelle de taille, baptisé indice de courbure R. Son calcul est basé sur le ratio de courbure κ_3 :

$$\kappa_{3} = \frac{\min(|\kappa_{1}|, |\kappa_{2}|)}{\max(|\kappa_{1}|, |\kappa_{2}|)}$$

En fonction du signe de κ_1 et κ_2 , on peut calculer l'indice de courbure R en un point p tel que :

$$R(p) = \begin{cases} (\kappa_3, 0) si \kappa_1 et \kappa_2 sont \ positifs \\ (-\kappa_3, 0) si \kappa_1 et \kappa_2 sont \ négatifs \\ (0, \kappa 3) si \ les \ signes \ de \ \kappa_1 et \ \kappa_2 sont \ différents, et \ que |\kappa_2| \ge |\kappa_1| \\ (0, -\kappa 3) si \ les \ signes \ de \ \kappa_1 \land \kappa_2 sont \ différents, et \ que |\kappa_1| > |\kappa_2| \end{cases}$$

Guy et al. (2013) ont également proposé une mesure alternative de la courbure standardisée, appelé indice maximal de convexité (IMC). Basé sur la courbure moyenne, cet indice consiste en la somme des produits entre l'aire de chaque polygone et sa valeur de courbure φ , divisée par l'aire de la surface totale :

$$\mathsf{IMC} = \frac{\sum (aire_{\Delta} \times \varphi_{\Delta})}{aire_{surface}}$$

Il ne s'agit cependant pas d'une standardisation à proprement parler, car l'aire porte aussi un signal lié au régime alimentaire (cf. partie 1.2.3) et ne doit pas être utilisée telle quelle. Pour le moment, il n'y a donc pas de méthode de standardisation de la courbure satisfaisante.

1.3.3. Energie

Afin d'estimer la courbure globale d'une dent, Bunn et al. (2011) ont développé un protocole s'inspirant d'une estimation de la courbure appelée énergie normale de Dirichlet (DNE). Dans le cas d'une surface continue, (i.e., si la surface de chaque triangle qui compose la surface tend vers 0), calculer la DNE équivaut à mesurer la somme des carrés des courbures principales de la surface. Cela signifie que la DNE permet d'estimer combien la surface d'un objet est déformée (que la déformation soit une crête ou une vallée).

L'énergie normale de Dirichlet correspond à l'extension de la carte normale dans des

directions orthogonales (Fig. 1.8). Concrètement, soient \vec{u} et \vec{v} deux vecteurs orthonormaux au sein d'une surface, et n(p) la normale au point p de la surface. Localement, la carte normale s'étend de telle sorte que :

$$e(p) = \|\overrightarrow{nu}\|^2 + \|\overrightarrow{nv}\|^2$$

où $n\vec{u}$ et $n\vec{v}$ correspondent aux vecteurs reliant les normales aux extrémités des vecteurs \vec{u} et \vec{v} . La fonction e(p) appliquée à la surface de la dent est appelée densité d'énergie. Afin d'estimer la densité d'énergie à l'échelle d'une dent, il suffit ensuite de cumuler les densités d'énergie locales sur toute la surface de la dent à l'aide d'une intégrale :

où dvol(p) correspond à l'aire de la surface dentaire.

Dans le cas où les directions de \vec{u} et \vec{v} ne sont pas orthonormales, l'énergie de densité a pour valeur :

$$e(p) = tr(G^{-1}H)$$

où
$$G = \begin{pmatrix} \langle u, u \rangle \langle u, v \rangle \\ \langle u, v \rangle \langle v, v \rangle \end{pmatrix}$$
 $H = \begin{pmatrix} \langle n_u, n_u \rangle \langle n_u, n_v \rangle \\ \langle n_u, n_v \rangle \langle n_v, n_v \rangle \end{pmatrix}$ correspond au produit

scalaire de deux vecteurs, G⁻¹ à la matrice inverse de G et tr() à la trace de la matrice obtenue. Dans le cas où la surface n'est pas continue (ce qui est le cas pour les surfaces utilisées en topographie dentaire), on considère que la normale en un point de la surface équivaut à la moyenne des normales des triangles qui lui sont adjacents. L'équation précédente est ensuite appliquée à chaque triangle. Pour finir, l'énergie totale est calculée en additionnant les densités d'énergie multipliées par la surface de chaque triangle :

$$\mathsf{E} = \sum e(\varDelta) \times aire(\varDelta)$$

où Δ comprend l'ensemble des triangles de la surface dentaire.



Figure 1.8. Schéma représentant la déformation de la carte normale d'un triangle (en bleu). Les vecteurs U, V, nU et nV servent à calculer l'énergie normale de Dirichlet. Les flèches rouges représentent les normales aux points du triangle. Modifié d'après Bunn et al. (2011).

L'énergie de Dirichlet est au centre d'une série de publications récentes sur la topographie dentaire des primates actuels et fossiles (Bunn et al., 2011 ; Godfrey et al., 2012 ; Ledogar et al., 2013 ; Winchester et al., 2014 ; Allen et al., 2015 ; Prufrock et al., 2016 ; Winchester, 2016). L'un des avantages majeurs de cette variable réside dans son indépendance vis à vis de la position de la surface, de son orientation ainsi que de l'échelle. De plus, le pouvoir prédictif de ce paramètre reste bon même lorsque des spécimens usés sont inclus dans l'échantillon (Bunn et al., 2011). La DNE répond donc aux critères attendus d'une variable topographique. Puisque la DNE ne compare pas le résultat obtenu à une forme de référence et qu'elle ne mesure pas un paramètre en lien avec un réseau, il s'agit d'un indice de volume *sensu* Delahaye (2005).

En termes adaptatifs, les molaires dont la DNE présente des valeurs élevées sont caractéristiques des primates folivores et insectivores, tandis que les molaires des primates granivores sont caractérisées par une basse énergie (Bunn et al., 2011 ; Ledogar et al., 2013 ; Winchester et al., 2014). Cette méthode reste cependant peu utilisée sur les hominoïdes.

1.3.4. Angularité

La pente a précédemment été définie comme la variation de hauteur sur une distance horizontale (cf. partie 1.2.2). Calculer la pente équivaut à calculer la dérivée de la hauteur en fonction du déplacement horizontal. L'angularité correspond à la variation de la pente entre deux points, soit à la dérivée seconde de la hauteur en fonction du déplacement horizontal.

Angularité =
$$\frac{\delta(pente)}{\delta x}$$

Tout comme la courbure, l'angularité peut s'exprimer sous la forme d'une variation d'angle en fonction d'une distance. L'angularité est donc une « approximation » de la courbure par rapport au plan occlusal. Cependant, le calcul de l'angularité nécessite de travailler sur des dents orientées, contrairement à la courbure qui ne dépend pas de l'orientation du plan occlusal. Notons enfin que tout comme la pente, l'angularité est un indice de volume *sensu* Delahaye (2005).

En termes d'adaptations dentaires, les primates folivores ont de plus grandes valeurs d'angularité (Ungar et M'Kirera, 2003 ; Dennis et al., 2004 ; Klukkert et al., 2012 ; voir cependant Bunn et Ungar, 2009). Malgré les effets significatifs de l'usure sur la pente (Ungar et Williamson, 2000 ; Yamashita et al., 2015), l'angularité est significativement plus grande chez les espèces folivores pour un stade d'usure donné (Ungar et M'Kirera, 2003). Chez les cercopithecidés en revanche, il n'y a pas de différence significative d'angularité entre les colobinés folivores et les cercopithecinés frugivores (Bunn et Ungar, 2009). Tout comme la pente, l'angularité permet de distinguer des populations de la même espèce consommant des aliments de propriétés mécaniques différentes (Yamashita et al., 2015).

L'angularité peut être mesurée quel que soit le degré d'usure (Ungar et M'Kirera, 2003 ; Dennis et al., 2004). En revanche, si la pente ne dépend pas de l'échelle, ce n'est pas le cas de l'angularité puisqu'il s'agit de la variation de pente pondérée par la variation de taille dans le plan horizontal. L'angularité souffre donc de la même absence de standardisation que la courbure.

Un autre défaut de l'angularité vient du fait qu'elle mesure le tranchant de la dent uniquement par rapport au plan occlusal. Or, les mouvements masticatoires impliquant des structures tranchantes ne sont pas toujours orientés perpendiculairement au plan occlusal, c'est à dire orthalement : par exemple, les mouvements de cisaillement sont essentiellement obliques ou horizontaux (Simpson, 1933 ; Kay et Hiimae, 1974). En pratique, les méthodes permettant de mesurer le tranchant quelle que soit l'orientation des mouvements masticatoires étudiés semblent donc préférables pour étudier les outils dentaires des primates.

1.4. Mesure de la complexité de la dent

1.4.1. Définitions

Tout comme le relief terrestre, la dent peut être caractérisée par un relief simple ou par une multitude de tubercules principaux et accessoires. Chez les mammifères, les dents les plus simples servent essentiellement à capturer ou récolter les aliments (ex : canines et incisives de la plupart des mammifères). A mesure que la dent devient plus complexe (i.e., développe de nouvelles cuspides, de nouveau bassins etc.), la capture des aliments est facilitée et la mastication devient possible (Simpson, 1933 ; Kay et Hiimae, 1974 ; Kay, 1975).

La complexité de la dent peut être assimilée à la densité d'éléments (crêtes, cuspides, cinguli etc.) présents à sa surface. Dans un premier temps, la complexité peut être estimée qualitativement en décrivant le nombre et la nature des structures. Des scores de complexité peuvent alors être calculés. Par exemple, Jernvall et al. (1996) ont développé une échelle décrivant les patrons de complexité des ongulés. Chaque patron est identifié par un score indiquant le nombre de cuspides, de lophes, leur position sur l'axe buccolingual ainsi que sur l'axe antéro-postérieur. Cependant, les échelles et les scores perdent la dimension quantitative attendue en topographie dentaire. De plus, les structures usées ou absentes ne sont pas prises en compte par les échelles descriptives, ce qui n'est pas compatible avec les objectifs de la topographie dentaire.

1.4.2. Comptage des patchs d'orientation

Evans et al. (2007) définissent quatre indices de complexité : le comptage des patchs d'orientation (OPC), la diversité des patchs d'orientation (OPD), le comptage des patchs

topographiques (TPC) et la diversité des patchs topographiques (TPD). Ces méthodes ont en commun l'identification de sous-ensembles de polygones, ou « patchs », partageant une même orientation ou une même « topographie » (qui correspond ici à la hauteur). Les catégories de hauteur sont définies par l'expérimentateur, les rangées dentaires étant ramenées à la même taille. Pour les catégories d'orientation, le vecteur normal de chaque triangle est projeté sur le plan horizontal i.e., le plan occlusal. La direction dans laquelle pointe ce vecteur projeté, comprise entre 0 et 360° dans le sens des aiguille d'une montre à partir de l'axe mésio-distal, indique l'orientation du triangle dans le plan occlusal (Fig. 1.9). Dans le cas de l'OPC, le spectre des orientations possibles est classiquement divisé en 8 incréments de 45°. Les patchs formés par plus de trois triangles adjacents et appartenant au même incrément d'orientation sont alors dénombrés. En théorie, une structure simple comme un cône correspond à un OPC minimal de 8. En fonction de la structure dentaire et de la résolution choisies, les surfaces complexes peuvent dépasser les 100 patchs (Coillot et al., 2013 ; Guy et al., 2015 ; cf. Chapitre 4) voire les 250 patchs (Evans et al., 2007 ; Evans et Janis, 2014).

De ces quatre indices de complexité, seul le comptage des patchs d'orientation est couramment utilisé. Les espèces de rongeurs et de carnivores qui consomment le plus de matière végétale sont caractérisés par un OPC significativement plus grand que celui des espèces carnivores et insectivores (Evans et al., 2007 ; Coillot et al., 2013). Chez les chiroptères, les espèces frugivores ont également des dents plus complexes que les espèces insectivores ou omnivores (Santana et al., 2011). En revanche, les primates folivores et frugivores ont des valeurs d'OPC moins élevées que les primates granivores (Ledogar et al., 2013 ; mais voir Chapitre 4). D'autre part, les genres de primates dont les

molaires sont crénulées, comme *Pongo* ou *Pan*, présentent de hautes valeurs d'OPC (Skinner et al., 2010).



Figure 1.9. Schéma détaillant la mesure de l'orientation d'un triangle. 1, chaque triangle est caractérisé par un vecteur normal. 2, ce vecteur est projeté sur le plan horizontal. 3, l'orientation est définie comme l'angle entre le vecteur normal projeté et l'axe mésio-distal, dans le sens des aiguilles d'une montre.

L'OPC est généralement calculé en 2.5D, mais il peut aussi être calculé en 3D (Guy et al., 2013 ; Evans et Janis, 2014 ; Winchester, 2016). L'OPC 3D permet de mieux distinguer les morphologies dentaires d'espèces différentes que lorsqu'il est calculé en 2.5D (Winchester, 2016).

D'autre part, afin de minimiser les effets de l'orientation manuelle de la surface dentaire dans le plan occlusal, Evans et Jernvall (2009) ont proposé une méthode alternative, le comptage des patchs d'orientation réorientés (OPCR). Le principe est le même que pour l'OPC classique. Toutefois, l'OPCR est mesuré pour 8 orientations différentes, toutes

décalées de 45/8 = 5,625°. L'OPCR est alors obtenu en faisant la moyenne de ces huit orientations. De cette façon, la création de nouveaux patchs causée par une orientation arbitraire est contre-balancée, compensée par les autres valeurs. Les résultats obtenus par Evans et Jernvall (2009) ne sont pas significativement différents de ceux obtenus avec l'OPC sans réorientation. Toutefois, cette méthode est préférée par plusieurs auteurs (Evans, 2013 ; Evans et Janis, 2014 ; Winchester et al., 2014 ; Pampush et al., 2016a ; 2016b).

L'OPC avec ou sans rotation, en 3D ou en 2.5D, ne compare pas la variable à une valeur théorique et ne mesure pas seulement la variation d'une caractéristique géométrique dans l'espace. Le signal qu'il traduit dépend du signal des triangles adjacents et permet de définir un ensemble de triangles : c'est donc un paramètre de réseau *sensu* Delahaye (2005).

Le principal défaut de l'OPC est sa dépendance à la résolution. En effet, des variables comme l'indice de relief, la pente ou la DNE ne varient pas énormément entre des dents segmentées et maillées à différents niveaux de résolution i.e., caractérisées par un nombre différent de triangles de dimensions également différentes. En revanche, le score d'OPC diminue significativement lorsque le nombre de triangles diminue (Lazzari et Guy, 2014 ; Evans et Janis, 2014). Cela signifie qu'il est impossible de comparer des scores d'OPC entre des dents de résolutions différentes.

1.5. Mesurer l'épaisseur de l'émail

1.5.1. Définitions

L'organe dentaire des primates se compose typiquement de trois tissus minéralisés. La dentine est le principal constituant de la dent. C'est le principal précurseur de la morphologie occlusale de la dent (Butler, 1956 ; Schwartz et al., 1998). Le cément, ou cementum, est un tissu fin qui recouvre la racine et permet d'ancrer la dent à son alvéole via le ligament périodontal (Lucas, 2004). Enfin, l'émail est un tissu hyper-minéralisé qui recouvre la couronne dentaire (Fig. 1.10).



Figure 1.10. Coupe transversale d'une dent montrant les différents éléments impliqués dans le calcul volumétrique de l'épaisseur de l'émail. En orange, le jonction-émail dentine (JED) ; En rouge, la surface de dentine incluse dans la capsule d'émail. SEE, surface externe de l'émail.

Il est généralement admis qu'un émail épais protège la dent à la fois de la fracture et de l'usure par abrasion des aliments (Kay, 1981 ; Martin, 1985 ; Maas, 1991 ; Teaford et al., 1996 ; Maas et Dumont, 1999). Aspect essentiel de la morphologie dentaire, l'épaisseur de l'émail est influencée par plusieurs traits d'histoire de vie, comme la taille, la durée de vie ou les comportements alimentaires (Guy et al., 2015).

Afin d'appréhender l'épaisseur de l'émail, deux approches sont envisageables : une approche dite « volumétrique » et une approche dite « géométrique ». L'approche « volumétrique » consiste à mesurer un volume d'émail et de le comparer au volume total de la dent. Cette approche permet notamment de mettre en évidence des phénomènes adaptatifs liés à une augmentation (ou à une réduction) de la quantité d'émail en tant que tissu (Rabenold et Pearson, 2011).

La deuxième approche – ou approche « géométrique » – consiste à mesurer la distance entre la surface externe de l'émail (SEE) et la jonction émail-dentine (JED) sous-jacente. Cette approche est géométrique dans le sens où elle permet aussi de mesurer les différences morphologiques entre la surface externe de l'émail et la jonction émail-dentine (Guy et al., 2015). De plus, elle permet de caractériser la distribution de l'épaisseur de l'émail à la surface de la dent (Kono et al., 2002 ; Kono, 2004 ; Olejniczak et al., 2008a ; 2008b ; Fig. 1.11).

1.5.2. Approche volumétrique

Bien que la mesure de l'épaisseur de l'émail ne soit pas une problématique récente (Lees et Barber, 1968 ; Molnar et Gantt, 1977 ; Kay, 1981), elle a longtemps été limitée par l'absence de technique d'étude non invasive adaptée. Historiquement, la quantité d'émail

au sein d'une dent a d'abord été estimée à partir de coupes, généralement transversales dans l'axe des deux cuspides mésiales (Martin, 1983 ; Schwartz et al., 1998 ; Ulhaas et al., 1999). A partir de ces coupes, les proportions de chaque tissu peuvent être évaluées (Fig. 1.10).

S'il est possible de mesurer l'épaisseur de l'émail en plusieurs points (Olejniczak et Grine, 2006), une mesure de l'épaisseur de l'émail globale peut être souhaitable. Formulée par Martin (1985), l'épaisseur moyenne de l'émail ou *average enamel thickness* en 2D (AET_{2D}) est égale au quotient de l'aire de l'émail sur la longueur de la jonction émail-dentine (JED) :

$$AET_{2D} = \frac{Aire_{\acute{e}mail}}{Longueur_{JED}}$$

On obtient alors l'épaisseur moyenne de la capsule d'émail à l'endroit où a été effectuée la coupe. Il est possible de standardiser l'AET_{2D} en la divisant par l'aire de la dentine comprise dans la capsule d'émail en 2D (Fig. 1.10). On obtient alors une épaisseur relative de l'émail ou *relative enamel thickness* en 2D (RET_{2D}) (Martin, 1985) :

$$RET_{2D} = \frac{AET_{2D}}{Aire_{dentine}}$$

Ces indices ont été utilisés à de nombreuses reprises pour comparer l'épaisseur de l'émail entre différentes espèces de primates (Dumont, 1995 ; Shellis et al., 1998 ; Schwartz, 2000 ; Bennazzi et al., 2011). Cette approche est quantitative et peut s'appliquer à n'importe quelle dent, quel que soit son degré d'usure – à condition toutefois de comparer des dents de même stade d'usure, au risque de devoir reconstruire l'émail usé (Chaimanee et al., 2015). Cependant, la quantification de l'épaisseur à partir d'une coupe est particulièrement sensible aux biais expérimentaux (position et orientation des coupes, variation locale de l'épaisseur, etc.). Afin de résoudre ce problème, Kimura et al. (1977)

ont proposé une approximation de l'épaisseur 3D en intégrant plusieurs coupes successives, provoquant la destruction du matériel analysé pour des résultats peu précis (Kono, 2004).

C'est avec le développement de techniques d'études non invasives, comme la microtomographie RX, et l'émergence de la topographie dentaire qu'une quantification de l'épaisseur moyenne de l'émail en 3D a pu être envisagée (Kono et al., 2002 ; Kono, 2004 ; Tafforeau et al., 2006). Kono (2004) définit l'épaisseur moyenne de l'émail en 3D (AET_{3D}) comme le quotient du volume de la capsule d'émail divisé par l'aire de la JED :

$$AET_{3D} = \frac{Volume_{email}}{Aire_{JED}}$$

De façon similaire à l'indice développé par Martin (1985), il est possible de standardiser l'épaisseur moyenne de l'émail en la divisant par la racine cubique du volume de dentine inclus dans la capsule d'émail (Kono, 2004). On obtient alors une épaisseur relative de l'émail 3D (RET_{3D}) :

$$RET_{3D} = \frac{AET_{3D}}{\sqrt[3]{Volume_{dentine}}}$$

Les évaluations de l'épaisseur de l'émail en 3D sont des variables topographiques puisqu'elles évaluent l'épaisseur de manière statistique. Elles sont aussi indépendantes du degré d'usure de la dent. L'épaisseur moyenne et l'épaisseur relative sont des indices de volume, puisqu'ils mesurent un paramètre d'ordre géométrique mais ne comparent pas les valeurs obtenues à des valeurs de référence. Ce sont aussi des indices de réseau puisqu'ils mesurent l'épaisseur d'un sous-ensemble, la capsule d'émail. Ce sont donc des indices croisés *sensu* Delahaye (2005).

L'épaisseur de l'émail est à l'origine d'une abondante littérature. Un émail épais prolonge

la durée de vie de la dent en limitant les effets d'une nourriture abrasive (Macho et Spears, 1999 ; Rabenold et Pearson, 2011 ; Ungar & Sponheimer, 2011). L'émail épais pourrait également augmenter la résistance à la fracture lorsque la dent est confrontée à des objets durs (Kay 1981 ; Dumont, 1995 ; Shellis et al., 1998 ; Vogel et al., 2008 ; Constantino et al., 2011 ; McGraw et al., 2012 ; Smith et al., 2015 ; voir cependant Pampush et al., 2013). En outre, la résistance de la dent est aussi influencée par d'autres paramètres, comme le schéma occlusal ou la position des cuspides sur la couronne (Constantino et al., 2016).

1.5.3. Approche géométrique

Dès le début de l'émergence de la topographie dentaire, quelques études ont proposé d'étudier l'épaisseur de l'émail de façon géométrique (Kono et al., 2002). Les études géométriques ont en commun la numérisation distincte de la surface externe de l'émail et de la jonction émail-dentine. La distance entre les deux surfaces peut alors être évaluée, par exemple en calculant la distance euclidienne minimale entre les points qui composent la surface de l'émail et les triangles qui composent la dentine (Guy et al., 2013). Tout comme les variables 3D calculant l'épaisseur moyenne et relative d'un point de vue volumétrique, la distance émail-dentine est un indice de volume. En revanche, elle s'applique à toute la surface de la dentine (ou de l'émail). Il ne s'agit donc pas d'un indice de réseau à proprement parler.

Les cartes morphométriques issues du calcul de l'épaisseur de l'émail géométrique permettent de visualiser la distribution de l'épaisseur de l'émail à la surface de la dent (Fig. 1.11). La plupart des études portant sur l'épaisseur géométrique de l'émail décrivent d'ailleurs la distribution spatiale de l'émail sur des cartes d'épaisseur de l'émail (Kono et

al., 2002 ; Olejniczak et al., 2008a ; 2008b ; Beaudet et al., 2016). Elles montrent notamment que l'émail épais est distribué préférentiellement sur les cuspides dites « fonctionnelles » des molaires chez les grands signes, c'est à dire les cuspides linguales pour les molaires supérieures et les cuspides buccales pour les molaires inférieures (Macho et Berner, 1993 ; Schwartz, 2000 ; Smith et al., 2006).



Figure 1.11. Carte morphométrique de l'épaisseur de l'émail d'une seconde molaire supérieure de gorille, calculée selon une approche géométrique.

Si les cartes d'épaisseurs sont un outil d'évaluation répandu, elle décrivent qualitativement la distribution de l'émail épais sans proposer d'analyse statistique des résultats. En parallèle, quelques études ont évalué l'épaisseur géométrique de l'émail de manière statistique. Guy et al. (2015) ont par exemple comparé l'information d'épaisseur liée à chaque triangle de la surface dentaire avec d'autres paramètres, tels que la courbure moyenne ou l'inclinaison chez plusieurs espèces de primates. Ils ont ainsi démontré que l'épaisseur de l'émail pouvait faire varier la courbure. Un émail épais temporiserait les effets de la nourriture et du stress lié aux propriétés mécaniques des aliments sur la morphologie de la JED sous-jacente.

1.6. Discussion et conclusions

La topographie dentaire permet l'analyse statistique des différents aspects de la morphologie dentaire, tels que le relief, le tranchant, la complexité ou encore l'épaisseur de l'émail. C'est une méthode objective d'analyse des adaptations dentaires, pouvant être appliquée à différents stades d'usure de la dent et permettant de comparer des dents très différentes. Pour toutes ces raisons, les variables topographiques sont de plus en plus utilisées dans les travaux de morphologie dentaire (Ungar et Williamson, 2000 ; M'Kirera et Ungar, 2003 ; Ungar et M'Kirera, 2003 ; Dennis et al., 2004 ; Ulhaas et al., 2004 ; Ungar, 2004 ; Merceron et al., 2006 ; Evans et al., 2007 ; Ungar, 2007 ; Boyer, 2008 ; Plyusnin et al., 2008 ; Ungar et Bunn, 2008 ; Bunn et Ungar, 2009 ; Evans et Jernvall, 2009 ; Santana et al., 2011 ; Bunn et al., 2011 ; Godfrey et al., 2012 ; Klukkert et al., 2012 ; Guy et al., 2013 ; Ledogar et al., 2014 ; Boyer et al., 2014 ; Evans et Janis 2014 ; Lazzari et Guy, 2014 ; Winchester et al., 2014 ; Boyer et al., 2015 ; Glowacka et al., 2016 ; Pampush et al., 2016 ; Prufrock et al., 2016 ; Winchester, 2016 ; Thiery et al., accepté).

Malgré tout, les variables topographiques existantes présentent quelques inconvénients majeurs. Tout d'abord, les variables étudiant le relief ne permettent pas de distinguer un relief haut d'un relief accidenté (Fig. 1.3). Cela se traduit notamment par une confusion systématique des insectivores et des folivores (e.g., Boyer, 2008 ; Bunn et al., 2011). De nouvelles variables décrivant séparément ces deux aspects sont donc nécessaires. Les variables mesurant le tranchant ont pour principal problème la standardisation. En effet, la courbure moyenne ou l'angularité dépendent de la taille des triangles et donc, de

45

la taille de la dent. Ce problème a été résolu depuis l'introduction de l'énergie normale de

Dirichlet, qui est une variable indépendante de la taille (Bunn et al., 2011). Cependant, l'énergie normale n'est pas polarisée : elle décrit indifféremment les structures convexes et concaves qui sont caractérisées par une même extension de la carte normale (Fig. 1.8). A ce jour, une évaluation de la courbure tenant compte de la convexité des structures tout en proposant une standardisation en fonction de la taille de la dent n'a pas encore été proposée. Une étude dont les résultats préliminaires sont présentés dans le Chapitre 5 est néanmoins en cours de rédaction (Thiery, Guy et Lazzari, en préparation).

La complexité, évaluée à partir du comptage des patchs d'orientation, est une variable qui est indépendante de la taille mais qui est extrêmement sensible au niveau de résolution (Evans et Janis, 2014). De plus, son aptitude à distinguer les régimes alimentaires dans certains groupes reste controversée (voir par exemple Ledogar et al., 2013). Par ailleurs, le potentiel de l'orientation en tant qu'indice de réseau (Guy et al., 2013) demeure à ce jour peu exploré.

Enfin l'épaisseur géométrique de l'émail est essentiellement décrite qualitativement au travers de cartes d'épaisseur, mais une méthodologie permettant de mesurer la distribution de l'émail à la surface de la dent de manière statistique serait particulièrement utile pour comprendre comment l'émail épais se répartit à la surface de la dent.

Un autre biais potentiel des variables topographiques existantes vient du fait qu'elles ont été construites afin de distinguer les mammifères en fonction des catégories alimentaires auxquelles ils appartiennent. Or, ces catégories botaniques (folivores, frugivores...) ou zoologiques (carnivores, insectivores...) ne rendent pas compte de la diversité des propriétés mécaniques des aliments auxquelles sont confrontés les primates, alors que ce sont précisément ces propriétés mécaniques qui semblent sélectionner la morphologie

dentaire (Coiner-Collier et al., 2016). Par exemple le chimpanzé *Pan troglodytes* et l'orang-outan *Pongo pygmaeus* sont tous les deux décrits comme des omnivores (Rowe, 1996 ; Conklin-Brittain et al., 2001), mais leur régime alimentaire présente des différences extrêmes en termes d'aliments durs ou coriaces (Vogel et al., 2009).

De plus, attribuer un unique régime alimentaire à une espèce revient à négliger tous les autres régimes de cette espèce. Ces derniers peuvent pourtant exercer une pression de sélection importante sur la morphologie dentaire. Par exemple, la plupart des aliments de repli ou *fallback foods* sont durs et/ou coriaces, nécessitant des adaptations dentaires pour être consommés (Marshall et Wrangham, 2007; Constantino et al., 2009; Lambert, 2009). Pour répondre au troisième objectif des variables topographiques, défini par Bunn et al. (2011) i.e., « développer des variables qui soient plus sensibles aux différences entre les régimes alimentaires », il est donc nécessaire de développer de nouvelles variables adaptées à la détection des propriétés mécaniques des aliments en complément du régime alimentaire.

Afin d'améliorer les variables existantes ou d'en développer de nouvelles, je propose d'orienter les recherches vers les catégories d'indices selon Delahaye (2005) peu ou pas explorées pour chacun des aspects. La Table 1.1 récapitule les variables utilisées en topographie dentaire et leurs propriétés, notamment les types d'indices auxquelles elles appartiennent. Ainsi, les variables quantifiant le relief sont essentiellement des indices de volume, ou des indices croisés combinant forme et volume. Or, il est possible d'utiliser le relief en tant qu'indice de réseau, comme le démontre le comptage des patchs topographiques développé par Evans et al. (2007).

Aspect	Variable	Type d'indice	Indépendant de	Références
mesuré		(Delahaye 2005)	l'orientation	
Relief	Pente	Volume	non	Zuccotti et al., 1998
	Inclinaison	Volume	non	Guy et al., 2013
	Indice de relief	Volume x forme	non	Ungar et Williamson, 2000
		Volume x forme	non	Boyer, 2008
		Volume x forme	non	Guy et al., 2013
Tranchant	Angularité	Volume	non	Zuccotti et al., 1998
	Courbure moyenne	Volume	oui	Guy et al., 2013
	Indice moyen de convexité	Volume	oui	Guy et al., 2013
	Énergie normale de Dirichlet	Volume	oui	Bunn et al., 2011
	Incréments de courbure	Réseau	oui	Guy et al., 2013
Complexité	Comptage des patchs occlusaux	Réseau	non	Evans et al., 2007
	Comptage après rotation	Réseau	non	Evans et Jernvall, 2009
Épaisseur	Épaisseur moyenne 3D	Volume x réseau	oui	Kono, 2004
de l'émail	Épaisseur relative 3D	Volume x réseau	oui	Kono, 2004
	Distance émail-dentine	Volume	oui	Kono et al., 2002 ; Guy et al., 2013

Table 1.1. Détail des principaux aspects de la topographie dentaire, des variables permettant de les étudier et de leurs propriétés.

Toutes les variables présentées dans ce tableau sont des indices topographiques : elles permettent donc toutes d'appréhender la géométrie de la dent de manière quantitative et ce quel que soit son degré d'usure. Les indices de volume sont les plus représentés.

De la même manière, le tranchant est caractérisé par une majorité d'indices de volume. Or, Guy et al. (2013) ont montré qu'il était possible de s'en servir comme d'un indice de réseau. De plus, il est possible de coupler le tranchant à d'autres types d'indices (réseau, forme...). La complexité n'est évaluée qu'à partir d'indices de réseau. Elle peut cependant être combinée à d'autres indices, comme l'ont démontré Guy et al. (2013) en quantifiant la surface par patch d'orientation. Enfin, l'épaisseur de l'émail est essentiellement évaluée au travers d'indices de volume, ou d'indices de volume utilisant l'émail comme réseau. La combiner à d'autres types d'indices (forme ou encore d'autres formes de réseaux que l'émail...) pourrait ouvrir de nouvelles perspectives dans l'étude du lien entre l'épaisseur de l'émail et les propriétés mécaniques des aliments consommés.

CHAPITRE 2 – MATÉRIELS ET MÉTHODES

2.1. Matériels

2.1.1. Sélection des dents

L'analyse de la topographie dentaire peut porter sur la rangée dentaire dans son ensemble (Evans et al., 2007 ; Plyusnin et al., 2008 ; Santana et al., 2011), sur les molaires inférieures (Ungar et Williamson, 2000 ; Bunn et Ungar, 2009 ; Bunn et al., 2011) ou encore sur les molaires supérieures (Guy et al, 2013 ; 2015 ; Allen et al., 2015). Ce mémoire s'intéresse aux outils dentaires des molaires, en particulier parce qu'elles peuvent porter plusieurs types d'outils répondant à des contraintes mécaniques antagonistes (cf. Introduction).

Selon Allen (2015), le signal morphologique lié au régime alimentaire est significativement plus fort sur les molaires inférieures que sur les molaires supérieures chez les anthropoïdes. Cette différence vient d'une plus grande variabilité morphologique des molaires supérieures au sein des catégories alimentaires. Plusieurs explications morphofonctionnelles ont été avancées, notamment une pression de sélection moindre sur la capacité à cisailler des molaires supérieures ou une plus grande sensibilité aux aliments secondaires (Allen et al., 2015). Or, l'objectif de ce mémoire est d'explorer la topographie dentaire des primates actuels en vue de détecter les outils dentaires sur les molaires de spécimens fossiles. Les molaires supérieures présentant des différences moindres entre les catégories alimentaires, les résultats obtenus sont plus conservateurs que ceux

2. Matériels et méthodes

attendus pour un échantillon de molaires inférieures. Cela permet d'évaluer la fiabilité des méthodes proposées avec plus de recul. C'est pourquoi l'échantillon rassemblé se compose uniquement de molaires supérieures.

Les dents sélectionnées présentent un stade d'usure minimal, correspondant aux grades A à B de Delson (1973) ou présentant un score d'usure sensu Scott (1979) inférieur à 20 i.e., dont la dentine exposée représente moins de 25 % de la surface pour chaque cuspide. Pour cette raison, toutes les dents choisies sont des secondes molaires. En effet, la première molaire émerge plus tôt et s'use donc plus longtemps, tandis que la troisième molaire n'émerge qu'à l'âge adulte. Le choix de travailler sur un échantillon de dents peu usées vient d'une volonté de quantifier l'épaisseur de l'émail (cf. Chapitres 3, 4 et 6) et de comparer la topographie de la surface de l'émail à celle de la jonction émail-dentine (cf. Chapitre 4). D'autre part, si les dents peu ou pas usées portent vraisemblablement un signal morpho-fonctionnel, de nombreux travaux indiguent que la morphologie de la dent en tant qu'outil varie au cours du processus naturel d'usure (Ungar et Williamson, 2000 ; M'Kirera et Ungar, 2003; Venkataraman et al., 2014; Glowacka et al., 2016). Ce phénomène, appelé thegosis, a pour conséquence qu'une dent peu ou pas usée est bien souvent moins fonctionnelle qu'une dent moyennement usée (Venkataraman et al., 2014). Travailler sur des dents peu ou pas usées permet de négliger l'effet de la thegosis sur la morphologie dentaire, et donc de ne mesurer que le signal phylogénétique et le signal adaptatif issu de la sélection naturelle.

2.1.2. Primates actuels

L'échantillon de primates actuels utilisé dans ce mémoire se compose de 70 molaires supérieures appartenant à 32 espèces de primates anthropoïdes actuels (Table 2.1).

Table 2.1. Description de l'échantillon de primates actuels.

Genre	Espèce	Sous-espèce	Sous-ordre	Numéro	Collection	Dents
Cercocebus	galeritus	agilis	Cercopithecoidea	14486	RMCA	M2G
Cercocebus	sp	ssp	Cercopithecoidea	Cb2	iPHEP	M2G
Cercocebus	torquatus	atys	Cercopithecoidea	81-07-M-44	RMCA	M2G
Cercopithecus	campbelli	-	Cercopithecoidea	36280	RMCA	M2D
Cercopithecus	campbelli	-	Cercopithecoidea	80-028-M-24	RMCA	M2D
Cercopithecus	cephus	ssp	Cercopithecoidea	17507	RMCA	M2D
Cercopithecus	diana ?	-	Cercopithecoidea	Cc1	iPHEP	M2G
Cercopithecus	diana ?	-	Cercopithecoidea	Cc2	iPHEP	M2D
Cercopithecus	nictitans	ssp	Cercopithecoidea	15650	RMCA	M2D
Cercopithecus	denti (pogonias)	grayi	Cercopithecoidea	15595	RMCA	M2D
Cercopithecus	denti (pogonias)	ssp	Cercopithecoidea	18273	RMCA	M2D
Colobus	angolensis	ssp	Cercopithecoidea	10308	RMCA	M2D
Colobus	angolensis	ssp	Cercopithecoidea	10548	RMCA	M2D
Colobus	angolensis	ssp	Cercopithecoidea	10602	RMCA	M2G
Colobus	guereza	occidentalis	Cercopithecoidea	1216	RMCA	M2G
Colobus	polykomos	-	Cercopithecoidea	38158	RMCA	M2G
Colobus	polykomos	-	Cercopithecoidea	81-07-M174	RMCA	M2D
Erythrocebus	patas	-	Cercopithecoidea	8629	RMCA	M2G
Lophocebus	albigena	ssp	Cercopithecoidea	83-006-M-276	RMCA	M2G
Lophocebus	albigena	ssp	Cercopithecoidea	90-042-M-301	RMCA	M2D
Lophocebus	albigena	ssp	Cercopithecoidea	90-042-M-301	RMCA	M2G
Lophocebus	albigena	ssp	Cercopithecoidea	Cb4	iPHEP	M2D
Lophocebus	aterrimus	ssp	Cercopithecoidea	14113	RMCA	M2D
Papio	anubis ?	ssp	Cercopithecoidea	Pp4	iPHEP	M2G
Papio	cynocephalus	ssp	Cercopithecoidea	Рр3	iPHEP	M2G
Piliocolobus	badius	badius	Cercopithecoidea	83-042-M77	RMCA	M2D
Piliocolobus	badius	langi	Cercopithecoidea	91-060-M57	RMCA	M2D

Table 2.1. Description de l'échantillon de primates actuels (suite).

Genre	Espèce	Sous-espèce	Sous-ordre	Numéro	Collection	Dents
Procolobus	verus	-	Cercopithecoidea	86-002-M-34	RMCA	M2D
Procolobus	verus	-	Cercopithecoidea	86-002-M-48	RMCA	M2G
Procolobus	verus	-	Cercopithecoidea	86-002-M-50	RMCA	M2G
Semnopithecus	entellus	-	Cercopithecoidea	1964-1615	MNHN	M2D
Semnopithecus	entelus	-	Cercopithecoidea	1570	SMF	M2G
Gorilla	gorilla	ssp	Hominoidea	G01	iPHEP	M2G
Gorilla	gorilla	ssp	Hominoidea	G02	iPHEP	M2G
Gorilla	gorilla	ssp	Hominoidea	G03	iPHEP	M2D
Gorilla	gorilla	ssp	Hominoidea	G04	iPHEP	M2G
Gorilla	gorilla	graueri	Hominoidea	27755	RMCA	M2G
Gorilla	gorilla	gorilla	Hominoidea	75-056-M-15	RMCA	M2D
Hylobates	sp	ssp	Hominoidea	Hy1	iPHEP	M2G
Hylobates	sp	ssp	Hominoidea	Hy2	iPHEP	M2D
Pan	paniscus	-	Hominoidea	28712	RMCA	M2D
Pan	paniscus	-	Hominoidea	29029	RMCA	M2G
Pan	paniscus	-	Hominoidea	29032	RMCA	M2G
Pan	paniscus	-	Hominoidea	29041	RMCA	M2D
Pan	paniscus	-	Hominoidea	29053	RMCA	M2D
Pan	paniscus	-	Hominoidea	29062	RMCA	M2D
Pan	paniscus	-	Hominoidea	29065	RMCA	M2G
Pan	troglodytes	schweinfurthii	Hominoidea	1942	RMCA	M2D
Pan	troglodytes	schweinfurthii	Hominoidea	2917	RMCA	M2D
Pan	troglodytes	ssp	Hominoidea	23508	RMCA	M2D
Pan	troglodytes	ssp	Hominoidea	23511	RMCA	M2D
Pan	troglodytes	schweinfurthii	Hominoidea	26967	RMCA	M2G
Pan	troglodytes	troglodytes	Hominoidea	73-018-M-5	RMCA	M2G
Pan	troglodytes	ssp	Hominoidea	Pa2	iPHEP	M2D
Pan	troglodytes	ssp	Hominoidea	Pa3	iPHEP	M2D

Table 2.1. Description de rechandilion de primates actueis (suite	2.1. Description de l'échantillon de primates act	uels (suite
---	---	-------------

Genre	Espèce	Sous-espèce	Sous-ordre	Numéro	Collection	Dents
Pongo	pygmaeus	ssp	Hominoidea	1117	SMF	M2D
Pongo	pygmaeus	ssp	Hominoidea	1577	SMF	M2G
Alouatta	belzebul ?	ssp	Platyrrhini	Alou1	iPHEP	M2D
Ateles	sp	-	Platyrrhini	1986-305	MNHN	M2D
Ateles	sp	-	Platyrrhini	Lx1	iPHEP	M2D
Ateles	sp	-	Platyrrhini	Lx2	iPHEP	M2G
Callicebus	cupreus	-	Platyrrhini	1920-92	MNHN	M2D
Callicebus	cupreus	-	Platyrrhini	1920-92	MNHN	M2G
Callithrix	jacchus	-	Platyrrhini	1964-232	MNHN	M2D
Callithrix	jacchus	-	Platyrrhini	1964-232	MNHN	M2G
Cebus	capucinus	-	Platyrrhini	2533	SMF	M2G
Lagothrix	lagotricha	-	Platyrrhini	1934-1019	MNHN	M2D
Pithecia	pithecia	ssp	Platyrrhini	3328	SMF	M2D
Pithecia	pithecia	ssp	Platyrrhini	95432	SMF	M2D
Sapajus (Cebus)	apella	ssp	Platyrrhini	959	SMF	M2G

2. Matériels et méthodes

Ces spécimens viennent des collections ostéologiques suivantes : collections de l'iPHEP, Université de Poitiers, France ; Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) de Paris, France ; Musée Royal de l'Afrique Centrale (RMCA), Tervuren, Belgique ; Senckenberg Museum of Frankfurt (SMF), Francfort, Allemagne. La plupart ont été collectés dans leur milieu naturel.

Parmi les spécimens qui composent l'échantillon, 13 appartiennent au micro-ordre des Platyrrhini Hilaire, 1812 ; 25 appartiennent à la super-famille des Hominoidea Gray, 1825 ; 32 appartiennent à la super-famille des Cercopithecoidea Gray, 1821. Ces derniers forment un sous-échantillon spécifiquement utilisé pour les comparaison avec le matériel fossile décrit ci-dessous. Plus généralement, le choix des anthropoïdes est motivé par la proximité morphologique entre les secondes molaires supérieures au sein de ce sousordre et par la proximité phylogénétique avec le matériel fossile étudié.

2.1.3. Matériel fossile

Les spécimens fossiles sont originaires de la localité de Pikermi, en Grèce. Bien qu'aucune datation radiométrique ou magnétostratigraphique n'ait fait l'objet d'une publication, la comparaison de la faune découverte à Pikermi avec d'autres sites d'Europe suggère un âge du Miocène supérieur, vers la fin du Turolien moyen (Koufos, 2006).

Le matériel consiste en une seconde molaire supérieure conservée au Musée des Confluences (Lyon, France) et quatre moulages dentaires de molaires supérieures dont les spécimens originaux sont conservés à l'Université d'Athènes. La morphologie de ces molaires, bilophodontes et présentant deux fovéas (une distale et une mésiale) étendues buccalement, est typique des Colobinae (Fig. 2.1). Le seul primate mis au jour à Pikermi est un colobe, *Mesopithecus pentelicus* Wagner 1839, dont c'est d'ailleurs la localité type

(Koufos, 2006 ; 2009a). D'autre part, les ratios largeur/longueur des dents étudiées correspondent aux ratios reportés pour *M. pentelicus* (Table 2.2). Il semble donc raisonnable d'attribuer ce matériel fossile à cette espèce.



Figure 2.1. Ensemble des spécimens de *Mesopithecus pentelicus* étudiés dans ce mémoire. A, Photographie du maxillaire partiel de MHNL-PK-25. B-G, Reconstructions en 3D des secondes molaires supérieures. Les surfaces D à G ont été reconstruites à partir de moulages. Les dents gauches ont été alignées par symétrie sur les dents droites. B, MHNL-PK-25 (émail) ; C, MHNL-PK-25 (jonction émail-dentine) ; D, LGPUA-2 (gauche) ; E, LGPUA-2 (droite) ; F, LGPUA-4 ; G, LGPUA-sans numéro. Barres d'échelle, 1 mm.

Table 2.2. Description et mesures linéaires du matériel fossile utilisé dans ce mémoire. Tous les spécimens décrit dans ce mémoire ont

Spécimens	Provenance	Classe	Stade Mesures l		lesures linéair	inéaires	
			d'usure (1)	BL (mm)	MD (mm)	BL / MD	
MHNL-PK-25	Lyon, France	M ² D	В	7.2831	7.4721	0.9747	
LGPUA-2	Athens, Greece	M² G	С	7.5179	7.2226	1.0409	
LGPUA-2	Athens, Greece	M² D	С	7.4816	7.1699	1.0435	
LGPUA-4	Athens, Greece	M² G	С	6.9271	7.1081	0.9745	
LGPUA (no number)	Athens, Greece	M² G	С	7.2763	7.4738	0.9736	
M. pentelicus	Delson, 1973	M ²	-	7.60±0.1080	7.46±0.0920	1.01±0.0140	
		M ₂	-	6.48±0.0830	7.48±0.0850	0.86±1.0060	
M. pentelicus (♂)	Zapfe, 1991	M ²	-	7.74±0.0897	7.77±0.0800	-	
		M_2	-	6.74±0.0981	7.67±0.1241	-	
M. pentelicus (º)		M ²	-	7.65±0.0664	7.49±0.0505	-	
		M_2	-	6.62±0.0566	7.52±0.0727	-	
M. pentelicus	Rook, 1997	M_2	-	7.05	9.67±0.2550	0.73±0.0169	

été mis au jour à Pikermi (Grèce) et sont attribués à l'espèce Mesopithecus pentelicus.

(1) Les stades d'usure suivent la classification de Delson (1973) qui s'étend de A (pas d'usure) à F (contact entre les quatre puits de dentine). BL, Largeur bucco-linguale antérieure ; MD, Longueur mésiodistale ; M², seconde molaire supérieure ; M2, seconde molaire inférieure. G et D fait référence à la chiralité gauche et droite, respectivement. Comme pour tous les colobes actuels, la morphologie de *Mesopithecus pentelicus* peut être interprétée comme une adaptation à la folivorie (Kay et Hylander, 1978 ; Kay, 1977). Cependant, l'étude en 2D des micro-usures dentaires (Merceron et al., 2009a) et l'analyse texturale des mirco-usures dentaires (Merceron et al., 2009b) semblent indiquer une consommation régulière d'aliments durs. Il s'agit donc d'un modèle intéressant pour tester le pouvoir prédictif des méthodes développées dans ce mémoire (cf. Chapitres 3 et 4). D'autre part, la mastication des colobes est guidée par les lophes qu'ils portent sur leurs molaires (Happel, 1988 ; Lucas et Teaford, 1994). Cette particularité est exploitée dans le Chapitre 5 où ce guidage de la mastication chez les colobes permet de tester le lien entre les mouvements masticatoires et l'orientation des structures dentaires.

2.2. Acquisition, extraction et formatage des surfaces

2.2.1. Acquisition

Historiquement, la topographie dentaire s'est développée avec l'émergence des techniques de numérisation des surfaces (Reflex microscope : Reed, 1997 ; Scanner électromagnétique 3D : Zuccotti et al., 1998 ; Microscopie confocale laser : Jernvall et Selanne 1999 ; Scanner surfacique laser : Ungar et Williamson, 2000 ; Ungar, 2004 ; Scanner piézo-électrique : Winchester et al., 2014). Dans ce mémoire, la méthode d'acquisition choisie est la microtomographie à rayons X. Cette méthode a déjà été utilisée pour étudier la topographie dentaire d'espèces actuelles et fossiles (Olejniczak et Grine, 2006 ; Tafforeau et al., 2006 ; Boyer, 2008 ; Lazzari et al., 2008 ; Guy et al., 2013).

2. Matériels et méthodes

Plusieurs raisons justifient ce choix :

- Acquisition 3D. En premier lieu, cette méthode permet d'acquérir des surfaces en 3D (par opposition aux surfaces 2.5D qui ajoutent une unique information d'élévation à un fichier raster ; cf. Chapitre 1). Cela permet de tenir compte des surfaces cachées par les replis de la dent, en particulier au niveau de la dentine, mais aussi de calculer des paramètres en 3D comme la courbure moyenne ou l'inclinaison (Guy et al., 2013 ; 2015). D'autre part, la topographie dentaire en 3D présente de meilleurs résultats que la 2.5D, notamment lorsqu'il s'agit de distinguer des espèces à partir de la morphologie dentaire (Winchester, 2016).
- 2. Résolution. La microtomographie RX permet également d'obtenir des surfaces avec un niveau de résolution adapté au calcul de variables topographiques i.e., micrométrique. D'autre part, certaines structures dentaires, comme les crénulations de l'émail, peuvent disparaître ou être lissées si la résolution n'est pas suffisante (Lazzari et Guy, 2014).
- 3. Accès aux structures internes. Plusieurs paramètres mesurés figurant dans ce mémoire (épaisseur de l'émail, paramètres de surface de la dentine) et dans des travaux publiés en parallèle sur le même échantillon (Guy et al., 2013 ; Lazzari et Guy, 2014 ; Guy et al., 2015) portent sur des structures internes, en particulier à la jonction émail-dentine. La microtomographie RX permet d'accéder à ces structures de manière non invasive.

Les dents ont été scannées au Centre de Microtomographie de l'Université de Poitiers à l'aide d'un microtomographe HR EasyTom. Les scans ont été réalisés avec une résolution comprise entre 10 et 30 µm avec un voltage de 70-100 kV et une intensité comprise entre 100 et 280 mA, en fonction de la taille des dents.

2.3.2. Extraction des surfaces

Le protocole d'extraction et de formatage des surfaces est identique à celui développé par Guy et al. (2013 ; 2015). Ce protocole est brièvement rappelé ici. A partir du volume 3D des surfaces scannées, la capsule d'émail a été segmentée semi-automatiquement à l'aide du logiciel Avizo, puis exportée sous forme d'une surface polygonale. Elle constitue alors un réseau dense de plusieurs millions de triangles dont le maillage est irrégulier.

La surface externe de l'émail (SEE) et la jonction émail-dentine (JED) ont été extraites à l'aide du logiciel Geomagic Studio. Ces deux surfaces peuvent porter des artefacts, par exemple une texture en « marches d'escalier » ou hérissée de pics. Toujours avec Geomagic Studio, les surfaces ont donc été corrigées par suppression des arêtes non cohérentes, des autointersections et des arêtes fortement plissées. Elles ont également été légèrement lissées et les fractures ainsi que les trous ont été corrigés.

2.3.3. Décimation des surfaces

A ce stade, les surfaces polygonales obtenues sont encore composées d'un grand nombre de triangles (généralement plus de 500 000). La manipulation de surfaces aussi complexes s'avère peu confortable et peut ralentir le fonctionnement des logiciels d'imagerie. Le nombre et la taille des triangles doit également être homogénéisé, en particulier pour pouvoir calculer les variables qui dépendent de la taille des triangles comme la courbure ou le comptage des patchs d'orientation (Chapitre 1). Il est donc nécessaire de décimer les surfaces i.e., de diminuer le nombre de triangles qui les composent. Cependant, la décimation d'une surface entraîne une perte d'information visible (Fig. 2.2). Il s'agit de trouver un équilibre entre la conservation du signal morphologique étudié, le confort de manipulation et le rendement temporel des analyses.
Par convention, plusieurs auteurs (Bunn et al. 2012, Ledogar et al. 2013, Winchester et al. 2014 ; Boyer et al., 2015 ; Winchester, 2016) manipulent des surfaces de 10 000 triangles. Cependant, les surfaces en 10 000 triangles occasionnent une perte visible d'information, notamment au niveau des crénulations (Fig. 2.2B). Les travaux de Guy et al. (2013 ; 2015) sont basés sur des surfaces d'environ 50 000 triangles. Ce seuil permet de conserver une résolution satisfaisante, puisque les structures comme les crénulations ne sont pas lissées (Fig. 2.2C) (Lazzari et Guy, 2014).

D'autre part, il est important d'homogénéiser le maillage des surfaces, toujours pour ne pas influencer les analyses qui dépendent de la taille des triangles. Pour cela, les surfaces ont été remaillées, c'est à dire que le maillage de la surface a été recalculé à l'aide d'un algorithme afin de conserver le nombre de triangles et la morphologie des structures dentaires tout en obtenant des triangles de dimensions presque identiques.

Les surfaces ont également été orientées dans un espace orthonormé défini par trois axes X, Y et Z (Fig. 2.3B). L'axe X est défini par un axe partant du sommet du paracone et rejoignant le sommet du protocone. Il est sélectionné à partir de la dentine, car même si les dents de l'échantillon sont peu usées, le sommet de l'EES est plus difficile à localiser que celui de l'EDJ à cause de la courbure des cuspides, d'une éventuelle légère usure apicale, etc. L'axe Y est orienté disto-mésialement. Pour terminer, le point le plus bas d'une boîte englobant la dent est positionné à une altitude de 0, ce qui permet de normaliser le calcul de l'élévation.

D'autre part, toutes les dents ont été réorientées comme des molaires supérieures droites, par symétrie par rapport au plan (XY). En effet, plusieurs variables utilisées dans ce

mémoire (e.g., variables par incrément d'orientation, cf. Chapitre 5) nécessitent de travailler sur des dents de même chiralité pour pouvoir comparer les résultats du côté lingual, buccal, etc.

2.3.5. Sous-échantillonnage du bassin occlusal

La topographie dentaire se calcule généralement sur toute la surface de la dent. Toutefois, plusieurs auteurs ont proposé de sous-échantillonner la dent afin de n'étudier que le bassin occlusal. Cela permet de s'affranchir du signal morphologique imputable à la hauteur de la couronne, en particulier pour le calcul du relief (Ulhaas et al., 2004 ; Bunn et Ungar, 2009 ; Guy et al., 2015). Dans ce mémoire, toutes les variables ont été calculées sur des surfaces sous-échantillonnées de cette manière. Plus précisément, les analyses ne concernent que les triangles dont le centroïde est situé au dessus du point le plus bas du bassin occlusal.

2.4. Variables topographiques

En dehors du volume de l'émail et de la dentine, les variables topographiques utilisées dans ce mémoire ont été calculées à l'aide du logiciel R 3.2.3 (R Core Team, 2015). Les surfaces ont été chargées et directement utilisées pour extraire les données à l'aide du package Rvcg. Une combinaison de variables classiques issues de la littérature et de paramètres originaux a été utilisée. Au total, ce sont 19 variables dentaires (dont 12 variables originales) qui ont été mesurées. Le contexte théorique derrière chaque variable classique est détaillé dans l'état de l'art (Chapitre 1). Quant aux variables originales, elles sont introduites dans les Chapitres 5 et 6.



Figure 2.2. Effet de la décimation sur la morphologie des volumes dentaires, ici sur la SEE d'une seconde molaire supérieure d'orang-outan (*Pongo pygmaeus*). A, volume brut à ~780 000 triangles ; B, décimation à ~55 000 triangles ; C, décimation à ~10 000 triangles.



Figure 2.3. Protocole d'orientation des volumes dentaires. A, le plan occlusal est défini à l'aide du « Best Fit » du bassin occlusal de la JED ; B, Orientation de la dentine au sein du plan occlusal. L'axe X est défini par un axe partant du paracone et passant par le protocone, l'axe Y est perpendiculaire aux axes X et Z et s'oriente vers la direction mésiale.

2.4.1. Calcul du relief

Le relief a été mesuré à partir de deux variables : l'indice de relief (RFI) *sensu* Boyer (2008) et l'inclinaison *sensu* Guy et al. (2013) (cf. Chapitre 1). Le RFI est calculé à partir de l'aire de la dent en 3D (S_{3D}) et de l'aire de la projection occlusale de la dent en 2D (S_{2D}) selon la formule suivante :

$$RFI_{Boyer} = \ln\left(\frac{\sqrt{S_{3D}}}{\sqrt{S_{2D}}}\right)$$

L'inclinaison correspond à l'angle externe entre la surface et le plan horizontal. Elle varie généralement entre 90° pour les triangles orientés à la verticale et 180° pour les triangles orientés à l'horizontale. Les triangles tournés à l'opposé de la vue occlusale, c'est à dire dont la normale est tournée vers le bas, ont des valeurs inférieures à 90°. Dans ce mémoire, c'est l'inclinaison moyenne – c'est à dire la moyenne des inclinaisons de tous les triangles – qui a été calculée.

2.4.2. Calcul du tranchant

Le tranchant est évalué à partir de la DNE (Bunn et al., 2011). Dans un premier temps, l'énergie normale au point p d'un triangle (e(p)) est calculée pour chaque triangle selon la formule suivante, détaillée dans le Chapitre 1 :

où \vec{u} correspond à un vecteur partant du point p et rejoignant un deuxième point du triangle, \vec{v} correspond à un vecteur partant du point p et rejoignant le troisième point du triangle, \vec{nu} et \vec{nv} correspondent aux vecteurs reliant les normales aux extrémités des vecteurs \vec{u} et \vec{v} , G et H les matrices définies par :

$$G = \begin{pmatrix} \langle u, u \rangle \langle u, v \rangle \\ \langle u, v \rangle \langle v, v \rangle \end{pmatrix} \qquad H = \begin{pmatrix} \langle n_u, n_u \rangle \langle n_u, n_v \rangle \\ \langle n_u, n_v \rangle \langle n_v, n_v \rangle \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad \langle \Box, \Box \rangle \quad \text{correspondant}$$

au produit scalaire de deux vecteurs, G⁻¹ à la matrice inverse de G et tr() à la trace de la matrice obtenue. Puis l'énergie est intégrée sur la surface de la dent, c'est à dire que l'énergie e(p) de chaque triangle est multipliée par l'aire de ce triangle, après quoi les valeurs obtenues pour chaque triangle sont additionnées :

DNE =
$$\sum e(p) \times Aire_{Triangle}$$

L'ensemble des calculs ont été réalisés dans R à l'aide d'une routine originale. En effet, s'il existe des logiciels adaptés au calcul de la DNE (e.g., Morphotester, Winchester (2016) ; le package molaR, Pampush et al., 2016), ces derniers ne prennent pas en charge les surfaces de plus de 10k triangles.



Figure 2.4. Expression de la courbure moyenne de demi-sphères de taille croissante en fonction de l'aire 3D.

Le tranchant de la dent est également évalué à partir d'une version standardisée de la courbure moyenne (Thiery, Guy et Lazzari, en préparation). En effet, la courbure moyenne dépend en partie de la taille des triangles (Chapitre 1).



Figure 2.5. Cartes topographiques de la courbure moyenne avant (A, B) et après standardisation (C, D). A, C, seconde molaire supérieure d'un ouistiti commun (*Callithrix jacchus*) ; B, D, seconde molaire supérieure d'un gorille des plaines (*Gorilla gorilla*). Après standardisation, les crêtes et les fissures sont correctement identifiées chez les deux espèces. Barres d'échelle, 1 mm.

La méthode de standardisation utilisée a été développée à partir d'une série de demisphères dont la surface est comprise entre 10 mm² et 500 mm². Lorsque la courbure de ces demi-sphères de taille croissante est exprimée en fonction de leur rayon (Fig 2.4), on obtient une courbe d'équation :

$$f(x) = 2,4481* 1/\sqrt{x}$$

Pour chaque triangle, la courbure moyenne a donc été divisée par 2,4481 fois l'inverse de la racine carrée de la surface de la dent. Cette méthode de standardisation est présentée dans le Chapitre 5. Elle permet de distinguer les crêtes des fissures avec précision en

utilisant la même échelle numérique et ce, quelle que soit la taille des dents ou la masse des espèces utilisées (Fig. 2.5).

2.4.3. Calcul de la complexité

La complexité est évaluée à partir du comptage des patchs d'orientation (OPC) (Evans et al., 2007), dont le calcul est réalisé en 3D (Guy et al., 2013). Pour cela, l'orientation de chaque triangle dans le plan occlusal est déterminée en projetant la normale au triangle sur ce plan (cf. Chapitre 1). Les 360° d'orientation dans le plan occlusal sont subdivisés en 8 incréments d'orientation de 45° et croissant dans le sens des aiguilles d'une montre, 0° correspondant à une orientation mésiale (Fig. 2.6). Puis chaque triangle est assigné à un incrément d'orientation. A partir de l'incrément d'orientation, sont définis des « patchs » d'orientation qui consistent en un regroupement de triangles adjacents appartenant au même incrément. Les patchs sont définis à partir de 3 triangles adjacents (Guy et al., 2013). L'OPC 3D est alors calculé en en additionnant le nombre total de patchs ainsi définis.

2.4.4. Calcul de l'épaisseur de l'émail

L'épaisseur de l'émail est mesurée à l'aide de deux méthodes. La première, dite « volumétrique », est basée sur la mesure du volume et de la surface en 3D de la SEE et de la JED. Ces mesures ont été prises à l'aide des outils d'analyse appropriés dans Geomagic Studio. L'épaisseur moyenne (AET) volumétrique est alors définie par la formule suivante :

$$AET_{Volumétrique} = \frac{Volume_{capsule d'émail}}{Aire_{JED}}$$



Figure 2.6. Schéma du calcul de l'orientation. 1, chaque triangle est caractérisé par un vecteur normal. 2, ce vecteur est projeté sur la plan occlusal. 3, l'orientation de cette projection est alors définie par l'angle entre le vecteur normale et l'axe mésio-distal. L'angle croît de 0° (orientation mésiale) à 360° exclu dans le sens des aiguilles d'une montre. 4, les 360° de variation de l'orientation sont subdivisés en 8 incréments de 45°, définissant une orientation mésio-buccale (MB), bucco-mésiale (BM), bucco-distale (BD), disto-buccale (DB), disto-linguale (DL), linguo-distale (LD), linguo-mésiale (LM) et mésio-linguale (ML).

La deuxième méthode dite « géométrique » est basée sur le calcul de la plus courte distance euclidienne entre le centroïde d'un triangle donné de la SEE et le centroïde du triangle le plus proche de l'EDJ (Guy et al., 2013). L'AET géométrique est assimilée à la moyenne de cette distance parmi les triangles qui composent la surface :

$$AET_{G\acute{e}om\acute{e}trique} = \frac{\sum distances_{[SEE - EDJ]}}{N_{Triangles}}$$

A partir de ces deux valeurs de l'épaisseur moyenne, une valeur standardisée ou épaisseur relative a été calculée en divisant l'AET (géométrique ou volumétrique) par la racine cubique du volume de dentine inclus dans la capsule d'émail et situé au dessus du point le plus bas du bassin occlusal :

$$RET = \frac{AET}{\sqrt[3]{Volume_{dentine}}}$$

2.4.5. Calcul des variables par incrément d'orientation

Les variables par incrément d'orientation sont des variables croisées qui utilisent l'orientation en tant qu'indice de réseau *sensu* Delahaye (2005). L'objectif est d'enregistrer la variation morphologique des structures dentaires caractérisées par une orientation dominante, comme les crêtes ou les facettes d'usure. Dans ce mémoire, elle sont de cinq types.

- La courbure par incrément (CPI) se calcule en combinant la courbure moyenne standardisée (cf. ci-dessus) avec l'orientation. Concrètement, l'orientation est utilisée comme facteur pour distinguer un sous-échantillon de triangles, ce qui permet de calculer le maximum, la moyenne, la variance etc. de la courbure moyenne standardisée au sein d'un incrément donné. Cette variable est utilisée dans le Chapitre 5.
- 2. L'énergie par incrément (EPI) se calcule en combinant la courbure moyenne standardisée avec l'orientation. Le calcul de la DNE faisant intervenir une intégration, l'EPI se calcule différemment de la CPI. L'énergie normale de chaque triangle est multipliée par sa surface, puis la valeur obtenue est additionnée pour chaque triangle appartenant à un incrément d'orientation donné. Cette variable est

utilisée dans le Chapitre 5.

- 3. La courbure par incrément (CPI) se calcule en combinant l'inclinaison avec l'orientation. Elle se calcule de la même façon que la CPI, c'est à dire avec l'orientation en tant que facteur permettant de définir un sous-échantillon assigné à un incrément donné. Cette variable est utilisée dans le Chapitre 5.
- 4. Le relief par incrément (RPI) se calcule en combinant un indice de relief avec l'orientation. L'indice de relief utilisé dans le Chapitre 5, qui introduit le RPI, est le RFI sensu Boyer (2008). Il est calculé normalement, à ceci près que les aires 3D et 2D utilisées sont celles des triangles de même incrément d'orientation.
- 5. L'épaisseur moyenne de l'émail par incrément (AETPI) se calcule en combinant l'épaisseur moyenne géométrique de l'émail avec l'orientation. Concrètement, l'AETPI se calcule de la même façon que la CPI, c'est à dire avec l'orientation en tant que facteur permettant de définir un sous-échantillon assigné à un incrément donné. A partir de cette variable, une version standardisée par la taille peut être obtenue. Il s'agit de l'épaisseur relative de l'émail par incrément d'orientation (RETPI), calculée en divisant l'AETPI d'un incrément donné par la racine cubique du volume de dentine compris dans la capsule d'émail, ce volume étant pris dans son intégralité au dessus du point le plus bas du bassin occlusal. L'AETPI et la RETPI sont utilisées dans le Chapitre 6.

2.4.5. Calcul de l'épaisseur par incrément d'élévation

L'épaisseur de l'émail par incrément d'élévation est utilisée dans le chapitre 6 pour séparer les cuspides des vallées et des fossae (Fig. 2.7). Il s'agit d'un indice croisé *sensu* Delahaye (2005) utilisant l'élévation comme indice de réseau pour séparer le sommet des

cuspides (haute élévation) des vallées (basse élévation). Soient Z l'élévation d'un triangle de la surface polygonale de l'émail, Z_0 l'élévation du point le plus bas du bassin occlusal de l'émail et Z_{max} l'élévation maximale de la dent. Le pourcentage d'élévation maximale du triangle considéré correspond à :

$$\mathscr{W}_{Elevation} = \frac{(Z - Z_0)}{(Z_{max} - Z_0)}$$

Ce pourcentage d'élévation est utilisée comme indice de réseau permettant de distinguer :

- Des triangles de haut relief qui correspondent aux triangles de l'émail pour lesquels le % d'élévation > 0,5 (Fig. 2.7, en jaune)
- Des triangles de bas relief qui correspondent aux triangles de l'émail pour lesquels le % d'élévation < 0,5 (Fig. 2.7, en bleu)

L'épaisseur moyenne de haut relief (HR-AET) correspond à la moyenne de l'épaisseur géométrique de l'émail pour tous les triangles de haut relief. De la même façon, l'épaisseur moyenne de bas relief (BR-AET) correspond à la moyenne de l'épaisseur géométrique de l'émail pour tous les triangles de bas relief. Tous comme l'épaisseur par incrément, une version standardisée de ces deux variables peut être obtenue. Il s'agit de l'épaisseur relative de l'émail de haut relief (HR-RET) et de bas relief (BR-RET), calculées en divisant respectivement l'HR-AET et la BR-RET par la racine cubique du volume de dentine compris dans la capsule d'émail, ce volume étant pris dans son intégralité au dessus du point le plus bas du bassin occlusal.



Figure 2.7. Carte topographique représentant les incréments d'élévation d'une dent d'entelle (*Semnopithecus entellus*). En jaune, incrément de haut relief (>50 % de l'élévation) ; En bleu, incrément de bas relief (<50 % de l'élévation). Ces incréments sont sensés distinguer les cuspides des vallées.

2.5. Analyses

2.5.3. Corrélation entre les variables

Étant donné la diversité de l'échantillon, qui se compose de platyrrhiniens et de catarrhiniens, la corrélation entre les variables a été évaluée au travers d'analyses phylogénétiques des moindres carrés généralisée (PGLS). En effet, cette méthode prend en compte la distance phylogénétique lors du calcul de la corrélation linéaire entre les

variables. Les PGLS ont été réalisées à l'aide du package caper (Comparative Analysis of Phylogenetics and Evolution in R) (Orme et al., 2013).

Pour faire une PGLS, il faut disposer d'un arbre phylogénétique dont on connaît la longueur des branches. Suivant la proposition de Winchester et al. (2014), les arbres utilisés ont été obtenus à partir du site web du 10kTrees Project (Arnold et al., 2010) à l'adresse suivante: <u>http://10ktrees.nunn-lab.org</u>. Ces arbres sont construits à partir de séquences d'ADN mitochondrial et nucléaire. Seul l'arbre de consensus strict a été retenu.

2.5.1. Attribution des facteurs

L'objectif principal de ce mémoire est d'apporter de nouvelles méthodes de caractérisation des adaptations alimentaires chez les primates. C'est pourquoi les analyses réalisées utilisent le régime alimentaire comme facteur. Le régime alimentaire de chaque espèce a été défini en adoptant une approche associative (Andrews & Aiello, 1984). Sont définis comme appartenant à une catégorie (e.g., folivore) les espèces dont le temps passé à consommer un type d'aliment tombant dans cette catégories (e.g., feuilles) dépasse les 50 % du temps accordé au nourrissage, et ce pendant un minimum de deux mois (Boyer, 2008). Lorsque plusieurs ressources représentent alternativement plus de 50 % du temps de nourrissage, ou bien lorsque plusieurs études sont contradictoires, l'espèce a été classée parmi les omnivores.

Cependant, le régime alimentaire pose plusieurs problèmes, détaillés dans le Chapitre 3. En particulier, attribuer une unique catégorie alimentaire à une espèce exclue tous les aliments qui ne représentent jamais plus de la moitié du temps de nourrissage, mais pouvant néanmoins exercer une pression de sélection sur la dent (e.g., aliments de repli, Marshal et Wrangham, 2007). De plus, la grande diversité de propriétés mécaniques

rencontrées au sein de certaines catégories traditionnelles (e.g., frugivores) n'est pas compatible avec l'étude de la morphologie dentaire, qui semble davantage influencée par les propriétés mécaniques des aliments consommés (Rosenberger et Kinzey, 1976 ; Lucas, 1979 ; Lucas et Luke, 1984 ; Kinzey et Norconk, 1990 ; Yamashita, 1996 ; Lucas, 2004 ; Marshall et Wrangham, 2007 ; Vogel et al ;, 2009 ; Yamashita et al., 2009 ; Coiner-Collier et al., 2016).

Voilà pourquoi des facteurs liés aux propriétés mécaniques des aliments ont été développés. Le raisonnement derrière le développement de ces facteurs est décrit en détail dans le Chapitre 3. En quelques mots, le principe est d'étudier l'ensemble des propriétés mécaniques des aliments consommés soit en grande quantité, soit en tant qu'aliments de repli, au travers d'une action donnée. Ce champ mécanique d'aptitude (*mechanical scope of action*) permet alors de classer les espèces au sein des catégories suivantes :

- 1. Le champ d'aptitude au cracking est défini par 3 niveaux :
 - Aliments tendres (soft and brittl)
 - Aliments durs (hard and brittle)
 - Aliments durs et coriaces (hard and tough)
- 2. Le champ d'aptitude à l'écrasement est défini par 4 niveaux :
 - Aliments tendres et cassants (soft and brittle)
 - Aliments tendres et coriaces (soft and tough)
 - Aliments durs et cassants (hard and brittle)
 - Aliments durs et coriaces (hard and tough)
- 3. Champ d'aptitude au cisaillement, défini dans les Chapitres 3 et 4 par 3 niveaux :

- Aliments tendres et cassants (soft and brittle)
- Aliments tendres et coriaces (soft and tough)
- Aliments durs (hard and brittle/tough)

D'autre part, dans le chapitre 5 le champ d'aptitude au cisaillement est défini par 3 catégories différentes de celles utilisées dans les chapitres précédents. Ces catégories servent à analyser la capacité à cisailler des aliments de différents niveaux de coriacité :

- Aliments cassants (*brittle*)
- Aliments coriaces (tough)
- Aliments très coriaces, matérialisés ici par les herbacées terrestres (THVs pour Terrestrial Herbaceous Vegetation)

2.5.2. Analyses univariées

Toutes les analyses ont été réalisées avec un seuil d'erreur situé à 95 %. Dans un premier temps, la distribution au sein des catégories pour les quatre facteurs a été évaluée à l'aide du test de normalité de Shapiro-Wilk sur chaque variable. De la même manière, l'indépendance des données a été évaluée à l'aide d'un test de Durbin-Watson et l'homoscédasticité, à l'aide d'un test de Breusch-Pagan.

Pour les variables normalement distribuées, indépendantes et dont la variance est homogène (cf. Chapitres 3 et 4), une comparaison des catégories a pu être effectuée à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) à un facteur (ici, le régime alimentaire et les champs d'aptitude au cracking, à l'écrasement et au cisaillement). Pour chaque ANOVA ainsi réalisée, des comparaisons post-hoc entre les catégories ont été menées à l'aide du test de Tukey HSD (Honestly Significantly Different) avec correction de Bonferroni.

Lorsque l'un des pré-requis d'utilisation de l'ANOVA n'était pas respecté (i.e., en cas de

distribution non normale, d'autocorrélation ou d'hétérogénéité de la variance, cf. Chapitres 5 et 6) les catégories ont été comparées à l'aide du test non-paramétrique de Kruskal-Wallis, puis les comparaisons post-hoc ont été menées au travers d'une série de tests de Kruskal appariés avec correction de Bonferroni.

2.5.4. Analyses multivariées

Parce qu'elles ne mesurent pas toutes le même aspect de la morphologie dentaire, les variables choisies ne distinguent pas les catégories au sein d'un facteur de la même manière. En outre, une variable peut présenter des résultats en contradiction avec ceux d'une autre variable. C'est pourquoi les données sont interprétées à l'aide d'une analyse multivariée dans les Chapitres 3, 4, 5 et 6.

Plusieurs analyses discriminantes linéaires (LDAs) ont été réalisées dans R avec le package MASS. La LDA renforce les différences entre les catégories et permet de classer une observation au sein d'une catégorie à partir des distances calculées. Le pourcentage de classification correcte des données post-hoc permet alors d'estimer la valeur prédictive de l'analyse (Schwartz, 2000). Dans chaque chapitre, les LDAs ont été réalisées sur un ensemble de combinaisons de variables non corrélées d'après la PGLS. Les combinaisons de variables présentant les taux de classification correcte les plus hauts ont été utilisées pour évaluer à quelles catégories appartiennent les dents de *Mesopithecus pentelicus*.

CHAPITRE 3 – INVESTIGATING THE DENTAL TOOLKIT OF PRIMATES BASED ON FOOD MECHANICAL PROPERTIES: FEEDING ACTION DOES MATTER

GHISLAIN THIERY ¹, FRANCK GUY ¹ AND VINCENT LAZZARI ¹

¹ iPHEP: Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine: Evolution et Paléoenvironnements, UMR CNRS 7262, TSA 51106, 6 rue Michel Brunet, 86073 POITIERS, France

Abstract

Whilst conveying an indisputable morphological and behavioral signal, traditional dietary categories such as frugivorous or folivorous tend to group a wide range of food mechanical properties together. Because food/tooth interactions are mostly mechanical, it seems relevant to investigate the dental morphology of primates based on mechanical categories. However, existing mechanical categories classify food by its properties but cannot be used as factors to classify primate dietary habits. This comes from the fact that one primate species might be adapted to a wide range of food mechanical properties.

To tackle this issue, what follows is an original framework based on action-related categories. The proposal here is to classify extant primates based on the range of food

mechanical properties they can process through one given action. The resulting categories can be used as factors to investigate the dental tools available to primates. Furthermore, cracking, grinding and shearing categories assigned depending on the hardness and the toughness of food are shown to be supported by morphological data (3D relative enamel thickness) and topographic data (relief index, occlusal complexity and Dirichlet normal energy).

Inferring food mechanical properties from dental morphology is especially relevant for the study of extinct primates, which are mainly documented by dental remains. Hence, we use action-related categories to investigate the molar morphology of an extinct colobine monkey *Mesopithecus pentelicus* from the Miocene of Pikermi, Greece. Action-related categories show contrasting results compared with classical categories and give us new insights into the dietary adaptations of this extinct primate.

Finally, we provide some possible directions for future research aiming to test actionrelated categories. In particular, we suggest to acquire more data on mechanically challenging fallback foods and advocate the use of other food mechanical properties such as abrasiveness. The development of new action-related dental metrics is also crucial for primate dental studies.

3.1. Introduction

Investigating the diet of extant and fossil primates is fundamental to understand their present diversity, in terms of both behavior and morphology (Van Valen, 1971; Rosenberger, 1992; 2013). It is also of primary interest for conservation purposes, as anthropogenic habitat change may disrupt the feeding ability of vulnerable species (Marsh, 2003; Sauther & Cuozzo, 2009; Cuozzo & Sauther, 2012; Godfrey et al., 2012; Yamashita et al., 2015). However, direct observation of dietary behavior is not always possible and is out of the question for extinct species. Alternative methods have therefore been developed, such as dental microwear analysis (Merceron et al., 2009a; 2009b; Scott et al., 2012), isotopic ratios (Sponheimer et al., 2016; Crowley, 2012), body mass estimation (Kirk & Simons, 2001; Ramdarshan et al., 2010) or comparative dental morphology (Kirk & Simons, 2001; Strait, 2001; Boyer, 2008). The latter will be the focus of this work.

Basically, mammalian teeth are adapted to food fragmentation through dental occlusion i.e., cusp interlocking. From a form-function point of view, dental morphology results from the selection of "dental tools" best suited to deal with food items while maintaining efficient cusp interlocking (Butler, 1952; Koenigswald et al., 2012). It is thus possible to assume that there is a significant link between dental morphology i.e., dental tools and food mechanical properties (FMPs).

The concept of "dental tool" underlies the vast majority of the studies that attempt to understand tooth morphology (Ungar, 2012; 2015). This finds echoes in the choice of terms describing the tooth (e.g.,blades, pestle, mortar) and how it works (e.g.,grinding, puncturing, shearing). According to the Oxford dictionary, a tool can be defined as "a device or implement (...) used to carry out a particular function". This function depends on

its usage and the target for which it is designed. Dental tools should be no exception and can be defined as dental elements adapted to deal mechanically with a range of foods through a specific range of actions.

A tooth can be a whole dental tool by itself or be composed of several dental tools. For instance, the wear facets of molars described by Butler can be equated to different dental tools (Butler, 1952). Crushing or "Phase II" areas would constitute a tool for crushing or grinding, while shearing or "Phase I" areas would constitute a tool for shearing. Each dental tool represents a possible morphological adaptation to one or more challenges, mostly related to FMPs and thus displays critical traits helping to overcome these challenges. One example of this would be the longer shearing crests that help to process tough items (Kay, 1975).

In theory, a primate has a better ability to deal with protected foods when its dental tools are adapted to break through mechanical protections or to comminute them. Two types of mechanically challenging items are usually distinguished in the foods of primates (Lucas, 2004):

- (i) Displacement-limited or tough food. Toughness is the resistance to crack propagation and an item with low toughness is brittle.
- (ii) Stress-limited or hard food. Food hardness is the resistance to initial loading and an item with low hardness is soft.

Food strength is also a widespread food metric (Peters, 1993; Wieczkowski, 2009). Strong foods are difficult to crush purely through biting force. Nonetheless, there is a significant relationship between some dental tools and FMPs, as attested by a large body of theoretical (Bock & von Wahlert, 1965; Kay, 1975; Anthony & Kay, 1993; Lucas, 2004) and empirical studies (Evans et al., 2007; Boyer, 2008; Vogel et al., 2008; 2009; Bunn & Ungar,

2009; Bunn et al. 2011; Godfrey et al., 2012; Ledogar et al., 2013; Yamashita et al., 2015). Still, an operational framework allowing the inference of key evolutionary FMPs from dental metrics is somewhat lacking. While mechanical categories do exist, they tend to apply to food and cannot be used as factors to classify primates (Fig. 3.1). Classically, dental adaptations in primates are either described in qualitative terms or interpreted through dietary categories such as frugivorous, folivorous, etc. These "classical categories" are ascribed following an associative approach (Andrews & Aiello, 1984). For instance, a primate may be categorized as folivorous when leaves represent more than 50% of its diet at least two months per year (Boyer, 2008).

This partitioning is fundamental when it comes to the interpretation of physiology, morphology or behavior. Yet, dietary categories group together food items that have too wide a range of mechanical properties (Kay, 1975; Rosenberger, 1992; this study). Besides, the diet of primates can vary dramatically between localities (Butynski, 1990; Chiarello, 1999; Sauther & Cuozzo, 2009; Cuozzo & Sauther, 2012), between seasons (MacKinnon & MacKinnon, 1980; Chapman, 1987; Brugière et al., 2002), from year to year (Struhsaker, 1975; Chapman & Chapman, 1990; Harrison et al., 2010) and even between sexes (Cords, 1986; Doran-Sheehy et al., 2009; Bowler & Bodmer, 2011). By only taking into account the dominant food, the associative approach overlooks major mechanical aspects of dietary behaviors related to tooth shape.

This review paper presents an original framework that takes into account this mechanical diversity while overcoming the difficulties of using FMPs as factors. Our key proposal is to take into account the differences of food-breaking mechanics according to feeding actions. We predict that it will help in the assessment of dental adaptation to a range of FMPs. This could be especially relevant for the study of extinct primates, which are mainly

documented by dental remains. Finally, we propose directions for future research aiming to test this prediction.

]	HARD AND BRITTLE	Hard and tough
]	e.g. root of <i>Anacardium</i> <i>Occidentale</i> eaten by Sapajus libidinosus (Chalk 2011)	e.g. bark of <i>Dimorphandra</i> <i>mollis</i> eaten by <i>Sapajus</i> <i>libidinosus</i> (Chalk 2011)
]	e.g. mature seeds of Pradosia caracasana eaten by <i>Chiropotes satanas</i> (Norconk and Veres 2011)	e.g. seeds of <i>Hymenea</i> <i>courbaril</i> eaten by <i>Chiropotes satanas</i> (Norconk and Veres 2011)
	SOFT AND BRITTLE	Soft and tough
	E.G. LEAVES OF <i>IPOMEA SP.</i>	Hymenaea se as well as wasps
	(Elgart-Berry 2004)	eaten by <i>Sapajus libidinosus</i> (Chalk 2011)
	e.g. ripe fruit of <i>Drypetes</i>	
Ì	VARIABILIS EATEN BY ATELES	E.G. BARK OF <i>IPOMEA SP.</i> EATEN BY
	PANISCUS AND CHIROPOTES	GORILLA GORILLA (ELGARI-BERRY 2004)
		2007)

TOUGHNESS

Figure 3.1. Mechanically pertinent classification of primate foods based on hardness and toughness has already been suggested by several authors (Lucas & Luke, 1984; Freeman, 1988; Yamashita, 1996). These categories apply to foods but cannot be used as factors to compare primates.

3.2. You are what you (cannot) eat: Reviewing the challenging foods of primates

3.3.1. Tough foods

Strictly speaking, toughness is more a structural property than a mechanical property (Berthaume, 2016). The most common measure of toughness is the fracture toughness i.e., the work necessary to drive a new crack into the material, measured in J.m-2 (Lucas, 2004).

Leaves, or more specifically leaf blades, can be described as tough, pliant food (Lucas, 2004; Williams et al., 2005). This is not always the case and some species may have brittle leaves (Fig. 3.1). While tropical leaves have been assumed to be tougher than temperate leaves, leaf toughness is more likely related to other parameters such as exposure to sunlight (Onoda et al., 2011). Mature leaves are also significantly thicker and tougher than young leaves (Lowman & Box, 1983). Most petals and sepals are soft, with a toughness comparable to leaves (Yamashita, 2008).

Fruits are generally brittle, but unripe fruit flesh tends to be tougher than ripe fruit flesh (Kajuna et al., 1997; Soltani et al., 2010). This is not always the case, as with the exocarp of *Tamarindus indica*, the fracture toughness of which increases with maturity (Yamashita, 2002). Leaving plants aside, insect cuticle is generally tough. It ranges from 200 to 2000 J.m⁻² in fracture toughness (Vincent & Wegst, 2004). Vertebrate skin is also a very tough tissue (Strait & Vincent, 1998).

Some of the toughest foods eaten by primates are found in terrestrial herbaceous vegetation. While they have many features, depending on the considered plant or organ, they are often composed of a high amount of fiber. This usually increases their toughness

(Lucas et al., 2000). The pith of *Marantochloa leucantha* is the toughest item (4223 J.m⁻²) in the diet of the chimpanzee *Pan troglodytes* (Dominy et al., 2008). Bark is brittle to moderately tough, although some trees have very tough bark e.g., *Ficus natalensis* bark consumed by *Gorilla* (Elgart-Berry, 2004). Bamboo can also be very tough, with values of fracture toughness exceeding 10000 J.m⁻² (Yamashita et al., 2009).

3.2.2. Hard foods

Hardness may be measured as the puncturing-resistance of a layer measured in kg.mm-2 (Norconk & Veres, 2011). The Young or elastic modulus measured in GPa, corresponds to the rigidity of materials and can also be used as an estimation of food hardness (Lucas, 2004; Constantino et al., 2009).

Ripe fruit flesh or mesocarp can be described as soft (Lucas & Luke, 1984; Yamashita, 1996). It is often easy to process, as the tongue or the digestive muscles are sufficient to break down the cells (Lucas, 2004). Unripe fruit flesh is generally more resistant to puncturing and crushing (Kinzey & Norconk, 1993) and cultivated species show an inverse correlation between maturity and flesh hardness (Kajuna et al., 1997; Soltani et al., 2010). Seeds are generally hard, especially mature seeds (Ledogar et al., 2013).

Similarly, a primary distinction can be made between hard insects and soft, ductile ones (Lucas & Luke, 1984). Soft-bodied insects, like moths, are generally tough and ductile. This is also true for worm-like, pliant larvae (Popowics & Fortelius, 1997; Strait & Vincent, 1998), though one fracture is generally sufficient to get access to the nutrients they hold (Prinz et al., 2003). Hard-bodied insects, such as beetles, have a brittle cuticle, though spatial configuration of the cuticle makes it relatively resistant to crack propagation and somewhat tougher than that of other insects (Lucas & Luke, 1984; Lucas & Teaford, 1994;

Strait & Vincent, 1998). That being said, the hardness of insect cuticle can vary within the space of a few minutes, as with the cuticle of *Rhodnius* larvae that hardens when it is stimulated (Reynolds, 1975).

3.2.3. Strong foods

Food strength is another important FMP, for which measure is crushing-resistance measured in kg (Peters, 1993). Strong foods such as the unripe fruit of the fried egg tree *Oncoba spinosa* (Wieczkowski, 2009) are difficult to crush purely through biting force. That being said, some authors argue that the flat plates used in the crushing-resistance tests do not mimic tooth topology and recommend using puncture-resistance i.e., hardness instead (Happel, 1988; Yamashita, 1996). We propose to consider strength as a structural property that approximates resistance to orthal crushing loads independently of tooth shape.

Many fruit can be described as strong. This often comes from the physical properties of fruit exocarp, which vary from the soft, thin skin of berries to the tough, strong pixidium of *Lecythis idatimon* (Norconk & Veres, 2011). Because seeds need to be cracked open before being digested, seed shells may also be strong (Peters, 1993). Bones are strong, hard and brittle (Lucas & Luke, 1984; Freeman, 1988; Valkenburgh, 1988; Strait & Vincent, 1998). This means that primates consuming a large number of vertebrates, such as tarsiers, do process strong foods as well.

3.3. Action-related categories: using food mechanical properties as factors to compare primates

3.3.1. Feeding actions and food-breaking mechanics

Distinguishing between challenging foods can only help in their classification (Fig. 3.1).

Currently, FMPs cannot be used as factors to classify and compare different species of primates. This is mostly due to the fact that primates may consume many different foods, characterized by a wide range of FMPs. As a consequence, one species often belongs to several categories at the same time. Given how diverse FMPs can be, classifying primates requires a change of perspective.

When confronted with different challenges, primates often use different dental tools with sufficient actions. For instance, *Chiropotes* does not open hard and tough fruits with its molars, but instead scrapes the pericarp away with strong incisors and canines (Norconk & Verres, 2011). We suggest that the differences in food breaking mechanics depending on the feeding action can help to split up a wide range of FMPs into operational factors.

In a comprehensive study on platyrrhines' dietary and locomotor adaptations, Rosenberger distinguished two kinds of feeding actions: *harvesting* the food items and *processing* them (Rosenberger, 1992). *Harvesting* refers to the initial access to the food, e.g.,breaking the casing of seeds, scraping fruit flesh etc., whilst *processing* refers to food comminution. *Harvesting* involves mostly but not exclusively external physical features and the mechanics of the food item as a whole. Conversely, *processing* involves the intrinsic mechanical properties of the food (Agrawal et al., 2000). Harvesting can be assimilated to ingestion while processing corresponds to mastication (Lucas, 2004; Berthaume, 2016).

Still, this primary distinction is not enough to describe the mechanical diversity of dietary behaviors reported in primates. Fig. 3.2 provides an overview of the dominant food breaking mechanics for five feeding actions. Despite shearing, grinding, etc... being simplifications of the food breaking mechanics (Lucas, 2004), they do describe specific patterns of tooth/food interactions. These patterns can be used to identify how challenging foods break down, what kind of dental tools are needed to harvest/process them and what

metrics can quantify the ability to perform an action.

Cracking corresponds to the action of exerting an orthal compressive load with post-canine teeth to make the item yield. Unless the item has been previously notched (cf. puncturing), the crack is free to propagate in any direction, at least for homogeneous materials (Lucas, 2004; Berthaume, 2016). Crushing, husking, shucking or prying open foods with molars or premolars corresponds to this feeding action. It can be considered a harvesting action, since it gives access to items protected by a strong layer (Okecha & Newton-Fisher, 2006; Daegling et al., 2011; McGraw et al., 2012).



Figure 3.2. Mechanics of five feeding actions observed in primates. Color arrows on the drawings correspond to the geometry of the loads applied on the food. Red arrows, tensile loads; blue arrows, compressive loads; brown arrows, bending load geometry; yellow arrows, shear load geometry. Adapted from Berthaume, 2016.

- Puncturing is similar to cracking in that it requires the teeth to exert an orthal compressive load. However, the crack propagates along the displacement of the cusp(s), which corresponds to a mode I fracture (Fig. 3.2). For example, primates may puncture fruits or seeds in order to open them by insertion of canines or incisors, such as seen in pithecine monkeys (Norconk & Verres, 2011). Puncturing gives access to protected food and thus corresponds to a harvesting action. It entails feeding behaviors such as making notches with canines or piercing the hard cuticle of insects to access the hemolymph (Kay, 1984; Evans & Sanson, 1998; Strait & Vincent, 1998; Prinz et al., 2003).
- Cleaving corresponds to the action of inserting a dental structure into the food in order to tear one piece of food away. It entails harvesting behaviors such as scraping, tearing flesh away from bones, peeling fruit skin from flesh or fruit flesh from seeds (Ungar, 1994; Agrawal & Lucas, 2003; Yamashita, 2003), but also processing behaviors such as cutting or slicing (Evans & Sanson, 2003). It can be done either with incisors, canines (especially lower canines e.g.,toothcomb) or molars and premolars (e.g.,scraping the flesh of an olive from its pit). Note that gouging as performed by marmosets or some lemurs in order to access tree exudates entails both cleaving and puncturing behaviors (Vinyard et al., 2003; 2009).
- Shearing describes food comminution between enamel crests by a shearing motion.
 It corresponds to Phase I of mastication (Kay, 1975). Shearing concerns thin food items such as leaves, membranes, cuticle or muscle fibers.
- Finally, grinding describes food comminution by compression between the grinding/crushing facets of the cusps. It corresponds to Phase II of mastication

(Kay, 1975). Grinding is a complex motion but it mainly involves mode II fracture. Most food particles are ground during mastication.

These five feeding actions encompass most of the actions described in the literature and performed by primates to access challenging food. Yet, the fact that they correspond to one dominant loading geometry and/or one dominant fracture mode means that they generally target one specific FMP.

3.3.2. Assigning action-related categories

Action-related categorization should focus on a single action at a time and be based on the range of mechanical properties targeted by this action alone. Concretely, this means:

- A feeding action must be selected depending on the dental tools/function being investigated.
- The food resources that are processed by this action and that which exert a strong selective pressure must be determined for every species. This includes dominant foods but also obligate seasonal resources such as staple fallback foods (Marshall & Wrangham, 2007).
- 3. The most challenging foods among those retained must be determined so as to define a range of FMPs, which can be done from detailed quantified data on FMPs when they are available in the literature. This range can be used to score the ability to perform an action. The more studies supporting this scoring, the more reliable it is.

As a thorough illustration, we provide the theoretical classification of eight extant anthropoid primates based on actions performed with their molars i.e., the cracking, grinding and shearing potentials (Table 3.1). Because data on food strength are scarce for

some of these, we focus here on hardness and toughness instead.

Species		Cracking potential			Grinding potential				Shearing potential		
		SB	HB	H&T	SB	ST	HB	H&T	SB	ST	H T
Ateles sp.	Fru	•			•				•		
Piliocolobus badius	Fol	•			•					•	
Cercocebus torquatus	Se			•				•			•
Lophocebus albigena	Se		•				•				•
<i>Papio</i> sp.	Om			•				•			•
Hylobates sp.	Fru	•				•				•	
Gorilla gorilla	Fol	•				•				•	
Pan paniscus	Om	•					•				•
Pan troglodytes	Om	•					•				•

Table 3.1. Classification of Eight Extant Primate Species Using Action-Related Categories.

Fol, folivorous; Fru, frugivorous; HB, hard and brittle; H&T, hard and tough; H|T and/or tough; Om, omnivorous; SB, soft and brittle; Se, seed eater; ST, soft and tough.

Folivores

Gorillas (*Gorilla gorilla*) and red colobuses (*Piliocolobus badius*) both include more than 50% of leaves in their diet during most of the year (Rowe, 1996). There are few data regarding the FMPs of *Piliocolobus*, but the genus feeds on leaf-like items, such as lichen or buds (Kibaja, 2014). Red colobuses are not reported to consume other kinds of challenging foods. Thus we class them as "soft, brittle food crackers and grinders" and "soft, tough food shearers" (Table 3.1).

In contrast, gorillas fall back on bark, pith and terrestrial, herbaceous vegetation, which are very tough foods (Tutin et al., 1997; Yamagiwa & Basabose, 2009). In addition, they consume a large portion of unripe fruits, which are tough to grind (Tutin et al., 1997; Elgart-Berry 2004). Again, there is no report of gorillas falling back heavily on hard foods such as seeds. They are therefore classed as "soft, brittle food crackers" but "soft, tough food grinders/shearers" (Table 3.1).

Frugivores

Spider monkeys (*Ateles* sp.) and gibbons (*Hylobates* sp.) are both frugivorous. However *Ateles* only consumes soft and relatively brittle resources, preferring to spit out or swallow whole the hard seeds of the fleshy fruit it consumes (Kinzey & Norconk, 1990; Dew, 2005; Wallace, 2005). During the dry season, *A. chamek* has been reported to fall back on leaves, but individuals tend to rest more and suffer from bad body condition (Wallace, 2005). This suggests that leaves are not readily digested and represent a filler fallback food – which would be unlikely to drive dental adaptations. Hence, *Ateles* is considered to "crack, grind and shear soft and brittle foods" (Table 3.1).

While *Hylobates* mainly eats soft fruit, both ripe and unripe, the mesocarp of some fruits in its diet can be rather tough, reaching more than 1500 J.m-2 (Vogel et al., 2009). In addition, gibbons consume a staple portion of leaf-like material during fruit shortage periods (Vogel et al., 2009; Kim et al., 2011). This includes flowers, lianas and mostly new leaves. Thus, *Hylobates* can be described as a "soft, brittle food cracker" but a "soft, tough food shearer/grinder" (Table 3.1).

Seed-eaters

Mangabeys (*Cercocebus* and *Lophocebus*) are dedicated seed predators (Brugières et al., 2002; Wieczkowski, 2009; McGraw et al., 2014). The red-capped mangabey *Cercocebus torquatus* grinds hard and brittle seeds (Pampush et al, 2011). In addition, it is known to crack the hard and tough seed shells of *Sacoglottis gabonensis* (Daegling et al., 2011; McGraw et al., 2012; 2014). It was described as a "hard, tough item cracker/grinder" (Table 3.1). The shearing potential of red-capped mangabey is constrained by its heavy consumption of hard items. For this reason, it has been classed in the "hard and/or tough food shearer" category.

The grey-cheeked mangabey *Lophocebus albigena* also grinds a significant amount of hard and brittle items, mostly seeds but also some bark (Brugière et al., 2002; Lambert et al., 2004). In contrast to *C. torquatus*, it has not been reported to crack hard and tough foods. Instead, the grey-cheeked mangabey falls back on leaves and flowers (Brugière et al., 2002; Poulsen et al., 2001). These tough items are not ground, but sheared. *L. albigena* has been classed as a "hard, brittle food cracker/grinder" and a "hard and/or tough food shearer" (Table 3.1).

Omnivores

Chimpanzees (*Pan troglodytes*), bonobos (*Pan paniscus*) and baboons (*Papio* sp.) are omnivorous (Rowe, 1996). Although baboons consume a wide diversity of food items, they are known to be highly selective (Whitten et al., 1991). That being said, *Papio anubis* does consume very fibrous material, with up to 60% fiber contents (Johnson et al., 2012). This means it has to grind and shear a significant amount of tough foods (Table 3.1). In addition, it has been spotted cracking the hard and brittle seeds of *Ricinodendron heudelotii* and *Raphia farinifera* with its molars, the latter being a staple food (Okecha &

Newton-Fisher, 2006).

Chimpanzees on the other hand mainly consume soft fruit (Ungar, 2008; Vogel et al., 2008). While they do crack hard food with stone tools (Bril et al., 2012), they do not seem to use their molars. They still grind hard, brittle foods such as seeds (Suzuki, 1969). They also fall back on a wide range of soft, tough foods (Suzuki, 1969; Chancellor et al., 2012). Thus, chimpanzees are classed as "soft, brittle food crackers", "hard, brittle food grinders" and "hard and/or tough food shearers" (Table 3.1). Finally, bonobos have a similar range of FMPs. While they do not seem to crack or grind seeds (Conklin-Brittain et al., 1998; Beaune et al., 2013), there is one occurrence of attested seed consumption involving *Guibourtia demeusei* (Georgiev et al., 2011). This suggests that the relative absence of seeds in reports might be a case of Liem's paradox (Liem, 1980). In any case, bonobos are classed as "hard and brittle food grinders" and "hard and/or tough food shearers" (Table 3.1).

Once categories are assigned, it is possible to use them as factors, differing in this way with previously published mechanical dietary categories (Fig. 3.1). The following section demonstrates how mechanically pertinent factors can be useful in dental morphology.

3.4. Action-related categories: Practical application

3.4.1. Methods

In order to test our working hypothesis i.e., action-related categories can be used as factors to assess dental adaptation to a range of FMPs, four frequently used dental topometrics were computed from a sample of extant primates for which action-related categories had been determined (Table 3.1). Data were acquired from 3D surfaces of upper second molars by computed microtomography. A detailed overview of the protocol is

available in previous studies (Guy et al., 2013; 2015). All specimens were acquired from osteological collections from the Royal Museum of Central Africa (Tervuren, Belgium), the Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) and teaching collections of the iPHEP (Poitiers, France). Since no living animals were involved or killed during the following experiment, it adhered to the American Society of Primatologists principles for the ethical treatment of primates.

The following topometrics were used. The 3D relative enamel thickness (RET) is calculated as the ratio of the enamel cap volume over the surface area of the enameldentine junction, divided by the cube root of coronal dentine volume (Kono, 2004; Olejniczak et al., 2008a). It is expected to be influenced by food hardness (Martin et al., 2003; Daegling et al., 2011; McGraw et al., 2012) but also food abrasiveness (Rabenold & Pearson, 2011) or food toughness (Olejniczak et al., 2008b; Ungar and Hlusko, 2016). Following Boyer (Boyer, 2008), the relief index (RFI) was calculated as the natural log of the ratio between the square roots of (a) the enamel crown surface area and (b) the surface area of the crown's projection into an occlusal plane. Hard food consumers are expected to show low RFI values (Boyer, 2008; Bunn et al., 2011; Winchester et al., 2014). The occlusal complexity was calculated as occlusal patch count (OPC) (Evans, et al., 2007). While folivorous mammals are expected to have higher OPC scores (Evans et al., 2007), this might not be the case in primates (Ledogar et al., 2013; Thiery, pers. obs.). Still complexity, which equates to the number of dental tools, might influence other variables and therefore has to be assessed, Finally the curvature is calculated as the Dirichlet normal energy (DNE) (Bunn et al., 2011). Tough food consumers are expected to show higher DNE values (Bunn et al., 2011; Winchester et al., 2014). This is especially true for tough food shearers and tough food grinders, since shearing crests are highly curved

structures while grinding facets are lowly curved structures (Guy et al., 2013). Afterwards, we performed linear discriminant analyses (LDAs) using these four variables with dietary, grinding and shearing categories as factors (Fig. 3.3; Table 3.2).

In addition, we computed the same variables from a sample of extinct primates from the Miocene locality of Pikermi, Greece. These specimens come from the Musée d'Histoire Naturelle de Lyon (France) and the University of Athens (Greece). They were attributed to a European colobine monkey, *Mesopithecus pentelicus* Wagner, 1839 (Thiery et al., in preparation). While this extinct species has a colobine-like dental morphology, it appears from the results of 2D dental microwear analysis (Merceron et al., 2009a) and dental microwear texture analysis (Merceron et al., 2009b) that *Mesopithecus* was not as folivorous as extant colobines. Instead it can be depicted as an opportunistic feeder that often consumed challenging foods such as seeds or nuts. To test whether adaptations to such challenging foods can be detected from its dental morphology, we predicted the diet as well as cracking, grinding and shearing abilities of *M. pentelicus* from the LDAs (Table 3.3).

3.4.2. Results

The discriminant analysis separated all classical dietary categories, with a total rate of successful a posteriori classification of 89.47% (Fig. 3.3; Table 3.2). Overall, action-related categories show a comparable rate of successful classification, ranging from 81.57% to 92.10% (Table 3.2). More specifically, all classification rates are higher than 70% except for "hard and tough food crackers/grinders". This might come from the limited sample size of hard and tough food crackers/grinders used in this analysis.
3. Feeding action does matter

Table 3.2. Percentages of Correct Classification of the Individuals from the LDA Scores with Dietary, Cracking, Grinding and Shearing Categories.

Percentage of correct classification								
Dietary categories (total: 89.47)								
Folivore	Frugivore	Omnivore	Seed-eater					
88.88	100	84.21	100					
Cracking categories (total: 92.10)								
HB	H&T	SB						
100	66.66	93.54						
Grinding categories (total: 81.57)								
НВ	H&T	SB	ST					
90.47	33.33	80.00	77.77					
Shearing categories (total: 86.84)								
нјт	SB	ST						
91.66	100	72.72						

HB, hard and brittle; H&T, hard and tough; H|T, hard and/or tough; SB, soft and brittle; ST, soft and tough.

Mesopithecus pentelicus is consistently classed with frugivore taxa (Table 3.3; Fig. 3.3A) and with soft and brittle food crackers (Table 3.3; Fig. 3.3B). In contrast, grinding and shearing scores are more mitigated. *M. pentelicus* shows an intermediate morphology between hard, brittle food grinders like *Pan* or *Lophocebus* and soft, tough food grinders like *Hylobates* and *Gorilla* (Table 3.3; Fig. 3.3C). While *M. pentelicus* is classed with soft, brittle food shearers in most iterations (49.68%), it leans significantly toward soft, tough food shearers (36,64%) (Table 3.3; Fig. 3.3D).

Table 3.3. Prediction Rates of the LDA for a Fossil Colobine Monkey, *Mesopithecus pentelicus* (%)

Dietary categories							
Folivore	Frugivore	Omnivore	Seed-eater				
0.0057	0.9357	0.0462	0.0123				
Cracking categories							
HB	HT	SB					
0.0068	0.0019	0.9911					
Grinding categories							
HB	HT	SB	ST				
0.3862	0.0157	0.1407	0.4571				
Shearing categories							
HT	SB	ST					
0.1367	0.4968	0.3664					

HB, hard and brittle; H&T, hard and tough; H|T, hard and/or tough; SB, soft and brittle; ST, soft and tough.

3.4.3. Discussion

All action-related categories are supported by a significant rate of successful predictions (Table 3.3). In addition, the rate of successful predictions of action-related categories is comparable to that of traditional dietary categories. This clearly demonstrates that FMPs can be used as factors when combined with a given feeding action. While this is true for dietary categories as well, it is worth noting that all four of the categorization systems carry different information (Fig. 3.3). In other words, differences in the range of FMPs result in significantly different morphologies, which can be detected by action-related categories.



Figure 3.3. Linear discriminant analysis with (A) dietary, (B) cracking, (C) grinding and (D) shearing categories as factors. All computed variables (RET, RFI, OPC and DNE) were used to calculate the discriminants. *Mesopithecus pentelicus* (red squares) is grouped with frugivores and soft, brittle food crackers but shows an intermediate grinding / shearing morphology, which might come from the seasonal consumption of challenging foods.

This can give us valuable insight into the dental adaptations of extinct primates. Indeed, traditional dietary categories might overlook important challenging resources that are only consumed seasonally but have the potential to drive dental adaptation. In the case of *Mesopithecus pentelicus*, the multivariate analysis classifies it as a frugivore with a high prediction rate of 93.57% (Table 3.3) which is consistent with suggestions that it was more frugivorous than extant colobine monkeys (Merceron et al., 2009a; 2009b). In addition action-related categories provide more details about the range of FMPs it could potentially deal with. Thus *M. pentelicus* is classed as a soft, brittle food cracker which means its molars were not adapted to crack open hard foods such as seeds. Instead it shows a more intermediate grinding and shearing ability, which means its morphology was adapted to comminute challenging food items at least seasonally. While further investigation is required in order to interpret this intermediate molar morphology, this is consistent with reports of hard food consumption in extinct colobines (Beaudet et al., 2016) and more specifically in *Mesopithecus* (Merceron et al., 2009a; 2009b).

One possible bias might come from non considered selective pressures apart from food toughness and hardness. For instance, 3D relative enamel thickness was expected to be influenced by food hardness, as thick enamel can prevent tooth failure. However, enamel thickness is also influenced by food abrasiveness which was not taken into account (Rabenold and Pearson, 2011), A thinner enamel can also lead to faster dental wear and better shearing potential as it creates sharp enamel ridges around dentine pits (Rosenberger, 1992). As a result, the thin enamel of *Ateles*, *Piliocolobus* or *Gorilla* might have been selected by different mechanical contexts. To conclude, dental morphology and particularly action-related categories can infer the ability to perform an action, but alone they cannot inform on the diet of an extinct species. They should instead be combined with

3. Feeding action does matter

other dietary signals such as dental microwear analysis or stable isotopes.

3.5. Conclusions

3.5.1. Coping with scarcity of data

At the moment, the most puzzling issue regarding the interpretation of dental morphology from FMPs comes from the lack of actual data for many primates. The point of using the form-function approach in dental morphology is to identify adaptive morphologies i.e., morphologies that enhance fitness and that historically arose through natural selection (Rose & Lauder, 1996). Until more data on FMPs of those species are available, we suggest to focus on the most important food items in the diet, either because they represent a significant part of the diet or because they are an important seasonal resource. Since it has been suggested that fallback foods – especially staple fallback foods – play a major role in tooth adaptation (Marshall & Wrangham, 2007; Constantino et al., 2009; Lambert, 2009), we predict that the use of a mechanically challenging resource as a staple fallback resource makes a good criterion for categorization. It is important to investigate the FMPs of fallback foods in order to test this hypothesis. The role of preferred foods should not be underestimated either, especially the challenging ones, such as the seeds preyed on by Indri indri or Propithecus verreauxi (Jungers et al., 2002). It is preferable not to take into account filler fallback foods, as other items can replace them and they lack the potential to drive adaptations. For instance, Ateles does occasionally eat some seeds or unripe fruit (Cant, 1990), but usually discards such resources (Kinzey & Norconk, 1990).

As shown by the case of bonobos (Fig. 3.3), another concern raises from the discrepancies between dental adaptations and actual dietary habits e.g., Liem's paradox

(Liem, 1980). If possible, we recommend not using species known for such discrepancies in comparative analyses. Similarly, primates that live in a disrupted, anthropized milieu such as the Atlantic forest in southeastern Brazil (Chiarello, 1999) may consume items for which they are not adapted. This should be taken into account, since falling back on resources that are too challenging raises the risk of tooth failure (Sauther & Cuozzo, 2009; Cuozzo & Sauther, 2012; Yamashita et al., 2015). Whenever possible, comparative specimens used to investigate the dental morphology of extinct species should come from populations living in a non-anthropized habitat.

3.5.2. Using other food properties

While hardness and toughness are major FMPs, investigating other mechanical properties relevant to specific feeding actions might be profitable. For instance, combining food hardness with food strength could provide new insights in the study of cracking ability, since food strength measures resistance to crushing force independantly of tooth shape (Happel, 1988; Peters, 1993; Yamashita, 1996). That being said, it is important to take into account the properties, methods and units already used in the literature, as standardization is a prerequisite for comparison (Berthaume, 2016).

As suggested by several authors (Lucas et al., 2008; Rabenold & Pearson, 2011; Pampush et al., 2013) abrasiveness might represent a major FMP for the interpretation of dental morphology. Abrasive items may harbor small, hard objects like grit or phytoliths, which accelerate tooth wear (Rabenold & Pearson, 2011; Venkataraman et al., 2014). While such objects might be softer than mammals' enamel (Sanson et al., 2007; Lucas et al., 2013), recent studies argue that they still could break the bonds holding enamel together (Rabenold & Pearson, 2014; Xia et al., 2015).



Figure 3.4. Telling apart the challenging food items from the non-challenging ones. Histograms show the frequency distribution of physical values across the consumed species of several primates. (A) fracture toughness (Elgart-Berry,

2004; Wieczkowski, 2009; Chalk, 2011); (B) crushing resistance or strength (Kinzey & Norconk, 1990; Lambert et al., 2004; Norconk & Veres, 2011); (C) puncture-resistance or hardness (Kinzey & Norconk, 1990; Lambert et al., 2004; Norconk & Veres, 2011). A drop in the amount of consumed species characterizes the most challenging items, represented by the blue gradient area.

Abrasive food appears to affect the rate of dental wear (Galbany et al., 2011) and wear patterns (Yamashita et al., 2015; Merceron et al., 2016), but also the enamel thickness (Rabenold & Pearson, 2011) and consequently outer enamel surface curvature (Guy et al., 2015). In spite of this importance, the abrasive properties of food are largely underinvestigated. As the ongoing debate over the role of phytoliths in dental wear tends to show, this might come from the fact that abrasiveness is a difficult property to measure.

3.5.3. Telling challenging foods apart

The framework laid out here is based on the assumption that the ability to access mechanically challenging foods with the adapted dental tools provides an evolutionary advantage. Conversely, the obligatory and regular consumption of challenging foods has the potential to drive dental adaptation. However, characterizing challenging foods requires some kind of threshold to separate them from non-challenging foods. Some authors devised qualitative categories to classify hard foods (Bowler & Bodmer, 2009; Pampush et al., 2013), but an objective, possibly quantitative threshold between challenging and non-challenging items has yet to be identified.

In order to define such a mechanical threshold, data were compiled from several studies of

3. Feeding action does matter

primate food toughness (Fig. 3.4A), crushing resistance (Fig. 4B) and puncture resistance (Fig. 3.4C). For each variable, the histogram shows the distribution of low to high values among the food items of some African and South American primates. There is a great frequency of lower-value food items, such as soft items like ripe *Ficus* flesh. Conversely, the frequency of greater-value food items drops to very low levels. This is consistent with the suggestion that fallback foods play a major role in dental evolution. Indeed, mechanically challenging items may be consumed when preferred, less challenging resources are exhausted, thus driving dental adaptations (Marshall & Wrangham, 2007; Constantino et al., 2009; Marshall et al., 2009; Sauther & Cuozzo, 2009; Wright et al., 2009; Lambert, 2009). In order to characterize mechanically challenging items, we propose to investigate the range of values where this drop in frequency occurs (Fig. 3.4).

3.5.4 Developing new dental metrics

Adaptation in order to perform different actions on conflicting ranges of FMPs may result in morphological trade-offs. For example, *Lophocebus* presents a singular molar morphology for a durophagous primate, with a high occlusal relief instead of a shallow basin. Because this can blur the adaptive signal, it is important to make the distinction between the different tools with which the tooth is "equipped". By splitting the teeth into dental tools performing one feeding action on a given range of FMPs, the contexts relevant to each mechanical challenge can be separated. In the case of *Lophocebus*, tough items would be processed with sharp, transverse crests (Butler, 2007) while hard, brittle items require thicker enamel and wedge-like bilophs (Happel, 1988; Lucas & Teaford, 1994). As Ungar stated: "different dental toolkits are most appropriate for efficient processing (of) different types of food" (Ungar, 2012).

Table 3.4. Thesaurus of the Feeding Actions, Dental Tools and Suitable Dental Metrics for Different Ranges of FMPs.

Food properties	Feeding	Example of dental tools	Suitable dental
	action		metrics
SOFT BRITTLE	Cracking	-	RET ^{1, 2} , RFI ³
	Grinding	Low-cusped molars of Ateles	RFI ³ , DNE ⁴
	Puncturing	-	-
	Cleaving	Flat, broad incisors of Ateles	Labial and mesio-
			distal curvature ^{5, 6}
	Shearing	Low-cusped molars of Ateles	Angularity ⁷ , RFI ³ ,
			DNE ⁴ , shearing
			quotient ⁸
SOFT TOUGH	Cracking	-	RET ^{1, 2} , RFI ³
	Grinding	Large, thin-enameled molars with	RFI ³ , DNE ⁴ , OPC ⁹
		high, peripheral, crested cusps of	
		folivores such as Gorilla	
	Puncturing	Pointed cusps of insectivores	Angularity ⁷ , RFI ³ ,
			DNE ⁴
	Cleaving	Strong, broad incisors of Pongo	Labial and mesio-
			distal curvature ^{5, 6}
		Sharp, bladed molars of flesh eaters	Angularity ⁷ , RFI ³ ,
		such as <i>Tarsius</i>	DNE ⁴ , shearing
			quotient ⁸
	Shearing	Large, thin-enameled molars with	Angularity ⁷ , RFI ³ ,
		high, peripheral, crested cusps of	DNE ⁴ , shearing
		folivores such as Gorilla	quotient ⁸
		Crested molars of soft insect eaters	Angularity, RFI, DNE,
			shearing quotient

HARD BRITTLE	Cracking	Wedge-like lophs of colobines	RET ^{1, 2} , RFI ³
		Strong, crenulated molars of Pongo	RET ^{1,2} , OPC ⁹
	Grinding	Wedge-like lophs of colobines	RET ^{1,2} , RFI ³
		Low-relief, crenulated, highly	RET ^{1,2} , RFI ³ , OPC ⁹
		decussated molars of Chiropotes	
	Puncturing	Strong canines of Chiropotes	-
	Cleaving	Strong, proclive incisors	Labial and mesio-
	Shearing	-	distal curvature ^{5, 6} Angularity ⁷ , RFI ³ ,
			DNE ⁴ , shearing
			quotient ⁸
HARD TOUGH	Cracking	Strong lophs of mangabeys	RET ^{1, 2} , RFI ³
	Grinding	Strong lophs of mangabeys	RET ^{1,2} , RFI ³ , OPC
	Puncturing	Strong, large canines of Chiropotes	-
	Cleaving	Strong, proclive incisors of	Labial and mesio-
		Chiropotes	distal curvature ^{5, 6}
	Shearing	-	Angularity ⁷ , RFI ³ ,
			DNE ⁴ , shearing
			quotient ⁸

Martin et al., 2003; (2) Olejniczak et al., 2008a; (3) Boyer, 2008; (4) Bunn et al., 2011;
Deane et al., 2005; (6) Deane, 2009; (7) Ungar & Williamson, 2000; (8) Anthony & Kay, 1993; (9) Evans et al., 2007.

Complying with a dental tool conception of tooth morphology requires metrics that focus on the tools rather than on the whole tooth. In fact, this is already the case for a number of metrics, such as shearing ratios that focus on the shearing crests (Kay, 1975; Anthony & Kay, 1993; Ledogar et al., 2013; Boyer et al., 2015). Dental tools and their appropriate dental metrics are summarized in Table 3.4. In addition to those, finding new dental metrics or developing the existing ones so that they would better match one kind of tool and/or feeding action will improve the understanding of such morphological trade-offs.

CHAPITRE 4 – WAS *MESOPITHECUS* A LEAF EATING COLOBINE? ASSESSMENT OF CRACKING, GRINDING AND SHEARING ABILITY USING DENTAL TOPOGRAPHY

Ghislain Thiery¹*, Geoffrey Gillet¹, Vincent Lazzari¹, Gildas Merceron¹ & Franck Guy¹ ¹ iPHEP: Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine: Evolution et

Paléoenvironnements, UMR CNRS INEE 7262, TSA 51106, 6 rue Michel Brunet, 86073 POITIERS, France

Abstract

Extant colobine monkeys have been historically described as specialized folivores, to the point of being dubbed "leaf-eater monkeys". Still, reports on both their behavior and dental metrics tend to ascribe them a more contrasted diet. In particular, several species are dedicated seasonal seed eaters such as *Pygathrix nemaeus*. They use the lophs on their post-canine teeth to crack open the hard endocarp that protects some seeds. This raises the following question: did the colobines first relied on their molars to eat leaves, and secondarily developed an adaptation to durophagy, or were their molars originally selected to deal with hard food and happened to be reliable leaf-eating tools?

Looking for an answer into the fossil record, we use computed microtomograpy to investigate the upper second molars of *Mesopithecus pentelicus* from Pikermi, Late Miocene of Greece. We compare *M. pentelicus* to several extant Old World monkeys encompassing a wide range of diets. Furthermore, we combine classical dietary categories such as folivorous with alternative categories that evaluate the ability to crack, grind and shear mechanically challenging food.

The 3D dental topography of *M. pentelicus* indicates that it was adapted to crack and grind hard foods such as seeds. This is consistent with precedent results obtained from dental microwear analysis. However, its relatively thin enamel groups *M. pentelicus* with other folivorous cercopithecids.

We interpret this morphology as an adaptive morphological trade-off between the necessity to avoid tooth failure resulting from hard food consumption and the need to process a high amount of leafy material. Because older relatives of *Mesopithecus* were likely frugivorous, we make the assumption that the bilophodont molars of *M. pentelicus* reflect a secondary adaptation to folivory. This study demonstrates that mechanically pertinent dietary categories and dental topography combine well to make a powerful tool for the investigation of diet in primates.

4.1. Introduction

Colobine monkeys have been historically described as specialized folivores, even to the point of being dubbed "leaf-eater monkeys" (Kay and Hylander, 1978). Their anatomy and physiology are indeed adapted to the consumption of leaves and leafy material. They have a multi-chambered stomach with an enlarged forestomach adapted to microbial food fermentation (Kuhn, 1964; Chivers, 1994; Kay and Davies, 1994; Lambert, 1998), which improves the breaking of cellulose and hemicellulose, but also the detoxification of plant secondary compounds (McKey, 1978; Kay and Davies, 1994). Colobines also possess a reduced anterior dentition but enlarged, bilophodont molars with sharp transverse crests that help them to shear tough, mature leaves (Lucas and Teaford, 1994; but see Wright and Willis, 2012). They share strong, deep jaws adapted to the extensive mastication of fibrous material (Ravosa, 1996). Finally, colobines limit energy waste by taking long rests and morning sunbaths (Stanford, 1991; Dasilva, 1992).

Notwithstanding, reports on both their behavior and dental metrics ascribe them a more contrasted diet. In particular, several species such as *Pygathrix nemaeus* or *Rhinopithecus bieti* seem to be dedicated seasonal seed eaters (Guo et al., 2007; Koyabu and Endo, 2010; Wright and Willis, 2012; Ehlers-Smith et al., 2013). They use the lophs on their post-canine teeth to crack open the hard and possibly tough endocarp that can protect the seeds (Happel, 1988; Lucas and Teaford, 1994; Butler, 2007). In contrast, lophodont morphology is commonly interpreted as an adpatation to the consumption of tough items such as leaves or grass (Artiodactyla: Harris and Li-Ping, 2007; Perissodactyla: Janis, 2000; 2007).

Concurrently, seed consumption have been suggested to be the evolutionary link leading from fruit consumption to an extensive folivory in primates (Chivers, 1994) and other mammals (Dubost, 1984; Bodmer, 1989; 1991). This raises the following question: are the bilophodont molars of colobines a folivore adaptation and a secondary adaptation to durophagy; or were they originally selected because they could deal with hard food and led the family to develop folivore adaptations?

The answer is likely to be found in the fossil record. The oldest known members of the Cercopithecidae family are the Victoriapithecinae of the Early to early Middle Miocene (20-15 Myr) (Davies and Oates, 1994). They are described as terrestrial, frugivore primates (Blue et al., 2006). Victoriapithecine monkeys do not present yet the typical bilophodont molar pattern of colobines (Lucas and Teaford, 1994; Benefit, 2000). Afterward, there is a gap in the fossil record of Cercopithecidae between 14 and 11 Myrs (Davies and Oates, 1994).

Mesopithecus Wagner 1839 is one of the oldest colobine monkeys, with occurrences as early as 7.4 to 8.7 Myrs ago (Sen et al., 2000; Koufos, 2006). It is the best represented cercopithecid fossil of Europe, spanning from the Late Miocene to the Early Pliocene (de Bonis et al., 1990; Eronen and Rook, 2004; Koufos, 2009a; 2009b). It dwelt from Spain (Alba et al., 2015) to China (Jablonski et al., 2014) and was described as a semi-terrestrial primate adapted to woodland savanna (Youlatos, 1999; 2003; Youlatos and Koufos, 2010). From the results of 2D dental microwear analysis (Merceron et al.. 2009a) and dental microwear texture analysis (Merceron et al., 2009b) *Mesopithecus* was not as a leaf-eater as its present-day colobine relatives, but could instead be depicted as an opportunistic feeder that often consumed challenging foods such as seeds or nuts.

Investigating how the dental morphology of *Mesopithecus* was adapted to challenging resources, such as seeds, is therefore of primary interest for the understanding of colobine dental evolution. This research article aims to do so using alternative, mechanicallypertinent dietary categories combined with dental topographic analyses. Dental topography is a promising field of dental morphology that gives a quantitative assessment of tooth shape through three dimensional surface parameters, using similar methods to those developed for geographic information systems (Zuccotti et al., 1998; Ungar and Williamson, 2000; M'Kirera and Ungar, 2003). Up till now a number of dental topographic variables quantifying different aspects of tooth shape have been developed. For instance, tooth occlusal complexity, which corresponds to the average number of dental elements, is approximated by counting the number of surface patches with distinct orientations and has been shown to correlate with the amount of herbivory (Evans et al., 2007). Similarly, variation of relief is generally computed as the ratio between 3D and 2D tooth surface area and frugivores are expected to have a lower relief index while folivores and insectivores are expected to present higher values (Ungar & Williamson, 2000; Boyer, 2008). A complementary variable is surface curvature. Curvature of the enamel is expected to be higher in folivores and insectivores and is computed either by calculating average angularity (Ungar & Williamson, 2000; Bunn and Ungar, 2009), Dirichlet normal energy (Bunn et al., 2011) or mean curvature of the occlusal surface (Guy et al., 2013).

Dental topography is a reliable method that was notably used to characterize the effects of wear on the molars of extant mammals (Ungar and Williamson, 2000; M'Kirera and Ungar, 2003) and more specifically Old Worl monkeys (Ulhaas et al., 2004; Bunn and Ungar, 2009). It also helped to investigate the diet of some extinct primates (Zuccoti et al., 1998; Merceron et al., 2006; Boyer, 2008; Prufrock et al., 2016).

4.2. Materials and Methods

4.2.1. Materials

This work focuses on the slightly worn right lower second molar of MHNL-PK-26 which consists in a partial jaw, and the right upper second molar of MHNL-PK-25, a partial palate (Fig. 4.1A-B), These yet to be described specimens are currently housed at the Musée des Confluences, Lyon (France). Both were uncovered at the Pikermi locality, Greece. Although no magnetostratigraphic or radiometric datation of the locality are available, comparison of the Pikermi fauna with other sites indicates a possible age of upper part of middle Turolian (Koufos, 2006). In addition, we cast four upper molars coming from the same locality. The specimens are stored at the University of Athens. Metrical data on the fossil sample are given in Table 2.2 (cf. Chapitre 2).

As shown on the Figure 4.1, the lower molars are typically colobine i.e., bilophodont with a deep, buccaly directed talonid groove. The stout quadrate to trapezoidal shape of upper molar crowns resembles Asian colobines, as seen in *Mesopithecus* (Jablonski, 2002; Koufos, 2009a). Width/length ratios of the fossil sample correspond to those of *M. pentelicus* (Table 2.2). In contrast, *M. monspessulanus* has narrower molars (Jablonski, 2002) and *Dolichopithecus* is significantly larger (Spassov and Geraads, 2007). Furthermore the lower third premolar does not show the large honing facet typical of *M. delsoni*. Therefore, we ascribe the specimens described in this work to the type species *Mesopithecus pentelicus* Wagner 1839. This is consistent with the fact that no other catarrhine primate has been uncovered at the Pikermi locality.



Figure 4.1. Study sample of *Mesopithecus pentelicus* from Pikermi, Greece. (A) Maxillary fragment of MHNL-PK-25; (B) mandibular fragment of MHNL-PK-26; (C-H) upper second molar of MHNL-PK-25; (C) 3D transparent rendering of the enamel cap showing both OES and EDJ surfaces; (D-E) map of occlusal orientation patches over OES and EDJ, each color corresponds to a 45° increment; (F) 3D distribution of enamel thickness; (G-H) 3D distribution of Dirichlet normal energy over OES and EDJ; Scalebars, 5 mm.

The comparative sample consisted of 28 upper second molars, taken from the skulls of 17 extant species of Old World monkeys. Skulls were borrowed from the following institutions: the National Museum of Natural History, Paris (France), the Royal Museum of Central Africa, Tervuren (Belgium) and the Senckenberg Museum of Frankfurt (Germany). We included Asian and African colobine monkeys, as well as some cercopithecines in such a way that the comparative sample covers a wide range of dietary preferences (Table 4.1). Dental wear had to be minimal because we intended to interpret relative enamel thickness. Thus, selected specimens are mostly subadults with slightly worn or unworn second molars, corresponding to wear grades A to B according to the scoring system of Delson (1973).

4.2.2. Mechanically-pertinent dietary categories

Action range

Teeth might be adapted to deal mechanically with challenging foods, which are better digested after comminution or extraction. For instance, the nutrients contained in a seed can not be directly assimilated. Primates have to fragment the seed and remove its protective coat before digestion (Kinzey and Norconk, 1990; 1993). Many authors extensively detailed the mechanical aspects of such tooth-food interactions (e.g.,Kay, 1981; Kinzey and Norconk, 1990; 1993; Lucas and Teaford, 1994; Lucas, 2004; Yamashita, 2008; Wieczkowski, 2009; Daegling et al., 2011; McGraw et al., 2012; 2014). From their body of work, it appears that at least two characteristics are needed to define the mechanical action of tooth over food:

Genus	Species	Ν	Cracking	Grinding	Shearing	Classical	References
			scope	scope	scope	diet	
CERCOPITHEC	IDAE						
Cercocebus	galeritus	1	H&b	H&b	Η T	Frugivore	Rowe, 1996; Wahungu, 1998; Wieczkowski, 2009
Cercocebus	torquatus	1	H&T	H&T	ΗĮΤ	Seed-eater	Mitani, 1989; Daegling et al., 2011; McGraw et al.,
							2014
Cercopithecus	campbelli	2	s&b	s&b	s&T	Omnivore	Buzzard, 2006
Cercopithecus	cephus	1	s&b	s&b	s&T	Frugivore	Rowe, 1996; Tutin et al., 1997; Tutin, 1999
Cercopithecus	diana	2	H&T	H&T	ΗJΤ	Seed-eater	Curtin, 2004; Buzzard, 2006
Cercopithecus	nictitans	1	H&b	Η T	Η T	Seed-eater	Brugières et al., 2002
Cercopithecus	pogonias	1	H&b	Η T	Η T	Seed-eater	Brugières et al., 2002
Erythrocebus	patas	1	s&b	s&b	s&T	Omnivore	Isbell, 1998; Nakagawa, 2000
Lophocebus	albigena	4	H&b	H&b	Η T	Seed-eater	Lambert et al., 2004; McGraw et al., 2012
Papio	anubis	1	H&T	H&T	Η T	Omnivore	Hill & Dunbar, 2002
Papio	cynocephalus	1	H&T	H&T	Η T	Omnivore	Wahungu, 1998; Hill & Dunbar, 2002
COLOBINAE							
Colobus	angolensis	3	s&b	s&b	s&T	Folivore	Moreno-Black & Maples, 1977; Lowe & Sturrock, 1998
Colobus	guereza	1	s&b	s&b	s&T	Folivore	Harris & Chapman, 2007
Colobus	polykomos	2	H&b	Η T	H T	Folivore	Dasilva, 1994; Davies et al., 1999
Piliocolobus	badius	4	s&b	s&b	s&T	Folivore	Dasilva, 1994; Davies et al., 1999; Kibaja, 2014
Procolobus	verus	1	H&b	Η T	H T	Folivore	Rowe, 1996; Davies et al., 1999
Semnopithecus	entellus	1	H&b	Η T	H T	Folivore	Newton, 1992; Rowe, 1996; Sayers & Norconk, 2008

Table 4.1. Dietary categorization of the comparative sample using classical and mechanically-pertinent categories.

H&b, hard and brittle; H&T, hard and tough; H|T, hard or tough; s&b, soft and brittle; s&T, soft and tough.

- Action range, or how teeth are used to access or fragment the food. Indeed, primates might deal with similar foods using procedures or even tooth classes that differ from other species. For instance, both mangabeys and pithecine monkeys are sclerocarpic foragers. However, pithecines use their anterior teeth to scrape, puncture and pry open seed sclerocarp (Kinzey and Norconk, 1990; Norconk and Veres, 2011), while mangabeys use instead their strong molars to crack the seeds open (McGraw et al., 2012). These feeding actions (i.e., scraping, puncturing, prying and cracking) imply different kinds of behaviors, motions, loads and consequently different dental morphologies (Rosenberger, 1992; Berthaume, 2016).
- Food mechanical properties (FMPs). There is a consistent body of works making mechanical dietary categories from FMPs alone. Following some of these (Lucas, 1979; Lucas and Luke, 1984; Yamashita, 1996), we delimit a scope of FMPs from the combination of two mechanical properties: toughness, or resistance to crack propagation (but see Berthaume, 2016) and hardness, or resistance to the initial load.

Because they tend to group too wide a range of FMPs and do not account for the diversity of feeding actions, classical categories such as "frugivorous" may overlook some aspects of tooth/food mechanical relationship. To predict if fossil colobines were adapted to consume hard food, such as seeds, we devised categories based on both FMPs and action range (Table 4.1). Firstly, we selected three main action ranges that could describe how Old World monkeys use their molars, namely: "cracking", "shearing" and "grinding". "Cracking" refers to the action of making a crack into the food protective layer by exerting a

high orthal crushing load, in the same fashion as a nutcracker. "Grinding" refers to the action of comminuting, crushing into pieces the bulk of the food item. For instance, one would grind the kernels of a walnut or the flesh of an apple. Lastly, "shearing" refers to the action of cutting relatively flat, tough foods such as leaves or grass.

FMP scope per action range

Afterward, we searched through the literature for the FMPs of the most challenging foods consumed by every species of the sample (Table 4.1). We selected foods that either were heavily consumed or were suggested to be a staple fallback food. Indeed the seasonal, staple consumption of mechanically challenging items in times of preferred food shortage has been said to play a major role in dental adaptation (Lambert et al., 2004; Schaik and Pfannes, 2005; Laden and Wrangham, 2005; Marshall and Wrangham, 2007; Lambert, 2009; Cuozzo and Sauther, 2012). Resources that were only used as filler fallback foods were ignored, as they can be replaced by other items and lack the potential to drive dental adaptations (Marshall and Wrangham, 2007). From these data, we devised the FMPs scope for each range of action.

Cracking scope was defined with three levels:

- Firstly, the absence of hard food to crack was transcribed in a "soft and brittle" level (SB).
- 2. Cracking hard food such as ripe seeds made a "hard and brittle" level (HB).
- 3. The third level involves items that are both hard and tough (H&T), like the seed casings of *Sacoglottis gabonensis* (Daegling et al., 2011).

Grinding scope was defined with four levels:

- The absence of hard or tough food to grind was again coded as a "soft and brittle" level (SB).
- Species that consumed mature seeds were grouped in a "hard and brittle" level (HB).
- When they included immature seeds or unripe fruit, that are generally tougher than their ripe counterpart (Kinzey and Norconk, 1993; Kajuna et al., 1997; Soltani et al., 2010; Ledogar et al., 2013), primates where grouped in a "hard or tough" level (H| T).
- 4. Hard and tough food crackers defined as well "hard and tough" grinders (H&T), because their teeth already have to handle both FMPs.

Finally, shearing scope was defined with two levels:

- The first level corresponds to "soft and tough" foods to shear (ST), such as leaves, flowers (Yamashita, 2008) or soft insects (Lucas and Luke, 1984).
- 2. The second level involves species that may shear soft and tough items, but crack and/or grind hard items as well. Since dealing with hard items might damage sharp enamel crests, we hypothesize that hard food consumption results in dental morphological trade-offs between shearing and cracking/grinding potentials. Hence, this "hard or tough" shearing level (H|T) is designed to test our hypothesis. This level also includes species that do not include staple portions of tough items to shear in their diet but still process hard foods, like *Cercocebus galeritus* (Wieczkowski, 2009).

4.2.3. Scanning and 3D surfaces extraction

The original molars were detailed by x-ray high-resolution micro-computed tomography (HR-µCT). Each molar was scanned at the Centre de Microtomographie of Poitiers using either Viscom X1050 or EasyTom HR-microtomographs at between 10 and 30 µm isovoxel resolution under a voltage of 70-100 kV and an intensity of 100-280 mA, depending on the tooth size. We performed 1000 to 2500 projections with 10 to 15 expositions per complete rotation. Images were filtered with a Tukey filter set to 80.

Following precedent approaches (Guy et al., 2013; 2015), virtual 3D models were extracted from µCT image stacks. The enamel cap was isolated from the dentine tissue using both automated and manual processing in Avizo software and was converted into a polygonal surface. This operation allowed the partition of the crown enamel into its inner (EDJ) and outer (OES) components. For analysis purposes and in order to minimize the computational load, each EDJ and OES was set to an equivalent amount of 55k polygons by a re-tessellation of the original polyhedral surface with standardization of the polygonal unit area using Geomagic Studio software.

The position and orientation of each OES/EDJ couple was standardized using a best fit procedure applied to the occlusal molar basin (XY alignment) and an alignment of the X axis with the axis formed by the dentine horn tips from the paracone to the protocone (Guy et al., 2015). Afterward a sub-sampling was performed on OES and EDJ occlusal surfaces: were retained only the regions above a plane parallel to the (XY) reference plane and passing by the lowermost point of either the occlusal OES basin or the EDJ basin (Ulhaas et al., 2004; Guy et al., 2015). Indeed, relief index have been shown to better correlate with diet when considering sub-sampled occlusal surfaces (Allen et al., 2015). This minimizes the influence of tooth elements that do not participate actively in food

comminution, such as lateral enamel. Hence, all metrics were measured from these subsampled occlusal 3D surfaces.

4.2.4. Variables measured

We computed three main topometrics for both OES and EDJ surfaces: relief index (RFI), occlusal patch count (OPC; Fig. 4.1D-E) and Dirichlet normal energy (DNE; Fig. 4.1G-H). These variables are used routinely for dental topographic analyses, though on OES surfaces alone (e.g.,Ledogar et al., 2013; Winchester et al., 2014; Prufrock et al., 2016). OES largely transcribes EDJ morphology (Butler, 1956; Skinner et al., 2008a; 2008b; Skinner et al., 2009; Morita et al., 2014), especially in thin-enameled primates as the thicker the enamel, the more can the OES topography be different (Guy et al., 2015). Hence, using the EDJ morphology to assess dental adaptation in molars that suffered some enamel wear could be helpful and the predictive power of EDJ topographic analysis shall be assessed in this work.

RFI is the natural log of the ratio between the square roots of (a) the OES or EDJ crown surface area and (b) the surface area of the crown's projection into an occlusal plane (Boyer, 2008). It measures how much tooth surface differs from a flat surface. Both 3D and 2D surfaces were computed using Geomagic Studio.

DNE measures the change in normal vectors over the tooth surface (Bunn et al., 2011). It corresponds to the overall degree of surface curvature. Contrary to other estimators of curvature (see Rugis and Klette, 2006 for a review), DNE is a scale invariant metric. DNE was calculated following Bunn et al. (2011) using R 3.2.3 (R Core Team, 2015).

OPC is an approximation of tooth complexity i.e., the number of structures over its surface (Evans et al., 2007). OPC was calculated using R 3.2.3 (R Core Team, 2015) as the

number of patches each constituted by a set of >3 contiguous triangles sharing a similar orientation group. Eight orientation groups were defined, as intervals of the xy plane set to 45°.

One more important metric is the enamel thickness. Although there is a debate over the significance of food hardness in the evolution of enamel thickness in primates (Sponheimer et al., 2009; Cerling et al., 2011; Ungar et al., 2012; Pampush et al., 2013; Kato et al., 2014), enamel is expected to be thicker in hard food crackers/grinders (Kay, 1981; Shellis et al., 1998; Lucas, 2004; Lucas et al., 2008). Moreover, the thicker the enamel, the more topography could differ between OES and EDJ (Guy et al., 2015). Hence, the 3D relative enamel thickness (RET) was also processed for MHNL-PK-25 and MHNL-PK-26 (Fig. 4.1). It is measured as the ratio between the volume of the enamel cap and the surface area of the EDJ, divided by the cube root of coronal dentine volume (Kono, 2004; Olejniczak et al., 2008a). All metrics were computed using Geomagic Studio.

4.2.5. Data analysis

Correlation between variables was evaluated using a phylogenetic generalized leastsquare analysis (PGLS). Following Winchester et al. (2014), PGLS was preferred because it takes into account the effect of phylogeny on the distribution of data. To perform it, we used the caper (for Comparative analysis of phylogenetics and evolution in R) package of R version 3.2.3 (R Core Team, 2015). This method requires a phylogenetic tree with branch length. Such a tree was obtained from the 10kTrees Project website (Arnold et al., 2010) at <u>http://10ktrees.nunn-lab.org</u>.

Dietary categories were compared through four different one-way ANOVAs with classical, cracking, grinding and shearing categories as factors. For each ANOVA, we evaluated

homoscedasticity with Breusch-Pagan tests and normality with Shapiro-Wilk tests. Afterward, we performed pairwise post-hoc comparisons using Tukey's Honestly Significant Difference (HSD) test.

In order to predict the dietary features of *Mesopithecus pentelicus*, a set of linear discriminant analysis (LDA) were conducted with several combinations of variables. In particular, variables that were correlated in the PGLS analysis were mutually excluded. We also performed the analysis on each variable alone. Finally, we performed LDAs that included the surface area of OES. For each variable combination, the percentage of correct dietary prediction was evaluated for every categorization system.

4.3. Results

4.3.1. Correlation

From the PGLS results (Table 4.2), it appears that RET is inversely correlated with RFI for EDJ (p<0.05). Enamel and dentine RFI also strongly correlates with each other (p=0). This might be linked to the fact that there is no phylogenetic structuring of the RFI data (lambda=0). Furthermore, enamel OPC correlates with enamel DNE (p=0), again with a null lambda.

Although there is no significant correlation between all other variables, there is a strong but non significant correlation between enamel and dentine OPC (p=0.70) as well as DNE (p=0.08). However, it would be hazardous to state about it given the high Akaike information criterion scores of the PGLS for both values.

Variables	Correlation	SE	Р	t-value	AIC	AICC	logL	Lambda
RET~RFI_EM	-0.4405	0.2128	0.0562	-2.0693	-61.0411	-60.1839	32.5205	0.7491
RET~OPC_EM	7.00E-4	6.00E-4	0.2126	1.3019	-58.4366	-57.5794	31.2183	0.5392
RET~DNE_EM	1.00E-4	4.00E-4	0.6752	0.4273	-57.0076	-56.1505	30.5038	0.6248
RET~RFI_DE	-0.5225	0.1659	0.0066	-3.1499	-65.4597	-64.6025	34.7298	0.6504
RET~OPC_DE	0	0.001	0.9858	0.0181	-56.8416	-55.9845	30.4208	0.6827
RET~DNE_DE	-2.00E-4	2.00E-4	0.2295	-1.2527	-58.4999	-57.6428	31.25	0.729
RFI_EM~OPC_EM	7.00E-4	6.00E-4	0.2361	1.2344	-58.7308	-57.8736	31.3654	0.2936
RFI_EM~DNE_EM	4.00E-4	2.00E-4	0.0553	2.0784	-60.2491	-59.3919	32.1245	0.5467
RFI_EM~RFI_DE	0.7579	0.1171	<10E-5	6.4742	-79.6895	-78.8324	41.8448	0
RFI_EM~OPC_DE	3.00E-4	0.0011	0.7788	0.286	-57.4509	-56.5937	30.7254	0.1368
RFI_EM~DNE_DE	2.00E-4	2.00E-4	0.3358	0.9944	-58.2965	-57.4393	31.1482	0.2474
OPC_EM~DNE_EM	0.2841	0.0435	<10E-5	6.5325	128.6665	129.5236	-62.3332	0
OPC_EM~OPC_DE	0.1768	0.4545	0.7027	0.389	149.3062	150.1633	-72.6531	0.5992
OPC_EM~DNE_DE	0.0347	0.0743	0.6466	0.4678	149.2314	150.0886	-72.6157	0.6278
DNE_EM~DNE_DE	0.3289	0.1784	0.0851	1.8433	181.325	182.1821	-88.6625	0.9345

Table 4.2. PGLS correlation between variable pairs, $\alpha = 0.05$

AIC, Akaike criterion; AICC, adjusted Akaike criterion; DE, corresponds to the variable measured for EDJ; EM, corresponds to the variable measured for OES; logL, log of the likelihood of the model; SE, standard error. Lambda is a measure of phylogenetic signal, with 1 representing a perfect fit between data and a Brownian motion model of change in values through evolution, and 0 representing no phylogenetic structuring. Pairs of variables that are significantly correlated are shadowed in grey.

4.3.2. Classical categories

Seed-eating cercopithecids have a thicker enamel and a lower RFI than folivorous species (p<0.005), a lower enamel RFI than frugivores (p<0.05) and a non-significantly lower dentine DNE than omnivores (p>0.05). Other classical categories are not separated by post-hoc comparisons (Table 4.3; Table 4.4).

Variables	df	MS	F	P-value
Classical categories:				
RET	3	0.0090	5.4230	0.0054*
RFI (enamel)	3	0.0120	9.3950	0.0002*
OPC (enamel)	3	552.2	2.3170	0.1010
DNE (enamel)	3	5857	2.0430	0.1350
RFI (dentine)	3	0.0121	5.5910	0.0047*
OPC (dentine)	3	75.2	0.6370	0.5990
DNE (dentine)	3	11200	3.4760	0.0316*
Cracking categories:				
RET	2	0.0055	2.4350	0.1080
RFI (enamel)	2	0.0122	7.1930	0.0034*
OPC (enamel)	2	1123.3	5.4740	0.0107
DNE (enamel)	2	16926	8.0560	0.0019*
RFI (dentine)	2	0.0118	4.5450	0.0207*
OPC (dentine)	2	189.4	1.7660	0.1920
DNE (dentine)	2	17486	5.7540	•8800.0
Grinding categories:				
RET	3	0.0096	6.0320	0.0032*
RFI (enamel)	3	0.0100	6.5910	0.0020*
OPC (enamel)	3	384.8000	1.4840	0.2440
DNE (enamel)	3	1860	0.5530	0.6510
RFI (dentine)	3	0.0114	5.0500	0.0074*
OPC (dentine)	3	66.4900	0.5580	0.6480
DNE (dentine)	3	11204	3.4770	0.0316*
Shearing categories:				
RET	1	0.0091	4.0850	0.0537
RFI (enamel)	1	0.0238	14.4000	0.0007*
OPC (enamel)	1	0.0500	0.0000	0.9900
DNE (enamel)	1	272	0.0820	0.7770
RFI (dentine)	1	0.0236	9.4540	0.0049*
OPC (dentine)	1	60.0100	0.5200	0.4770
DNE (dentine)	1	15139	4.1090	0.0530

Table 4.3. ANOVAs of the metrics for the four categorization systems, $\alpha = 0.05$

df, degree of freedom; F, Fisher's F-ratio; MS, mean square between groups. Significant differences in ANOVAs results in bold. (*) signifies groups with a normal distribution and homogeneous variances.

		RFI	OPC	DNE	RFI	OPC	DNE
	RET	(enamel)	(enamel)	(enamel)	(dentine)	(dentine)	(dentine)
Classical astagorias:		(chantel)	(chanci)	(chanci)	(ucritine)	(dentine)	(dentine)
Frugivore~Follvore	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Omnivore~Folivore	ns	ns 0.0001	ns	ns	ns	ns	ns
Seed~Follvore	0.0048	0.0001	ns	ns	0.0028	ns	ns
Omnivore~Frugivore	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Seed~Frugivore	ns	0.0454	ns	ns	ns	ns	ns
Seed~Omnivore	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Cracking.							
H&T~H&h	ns	ns	0 0077	0 0013	ns	ns	0 0436
slh~Hllh	ns	0 0026	ns	ns	0 0211	ns	0.0400
seb~ULT	nc	0.0020	0 0224	0.0156	0.0211	ns	0.0204
300 1101	115	115	0.0334	0.0150	115	115	115
Grinding:							
H&T~H&b	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
HIT~H&b	0.0095	ns	ns	ns	ns	ns	ns
s&b~H&b	0.0053	0.0014	ns	ns	0.0042	ns	0.0177
HIT~H&T	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
s&b~H&T	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
s&h~HIT	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Shearing:							
s&T~H T	ns	0.0007	ns	ns	0.0049	ns	ns

Table 4.4. Post-hoc comparisons between factor groups, $\alpha = 0$.	.05
---	-----

H&b, hard and brittle; H&T, hard and tough; H|T, hard or tough; ns, non significant; s&b, soft and brittle; s&T, soft and tough. Significant differences between groups in bold.

RET scores of *Mesopithecus pentelicus* clearly group them within folivorous taxa (Fig. 4.2). The LDA conveys a similar signal, classifying *M. pentelicus* with folivorous taxa (Fig. 4.3A; 97.82%). Interestingly, the best success rate for the posterior classification includes

OES surface area. This is consistent with the results of precedent works that involved similar topometrics (Winchester et al., 2014).



Figure 4.2. Box plots depicting RFI, DNE, OPC and RET of both enamel and enamel-dentine junction relative to each classical dietary categories. The black line in each box represents the mean, the ends of boxes represent quartiles and the ends of lines represent the range of the data.

4.3.3. Cracking potential

Contrary to our expectations, RET is not significantly greater for hard food crackers (Table 4.3; Table 4.4). Monkeys that crack hard and brittle foods have significantly lower dentine DNE (p<0.05) and lower RFI for both OES and EDJ (p<0.05). On the other hand, species that crack either hard or tough items (e.g.,that fall back on both mature and immature seeds) have a significantly greater enamel DNE (p<0.05) and enamel OPC (p<0.05).

With relatively low enamel RFI and enamel DNE scores, *Mesopithecus* falls into the morphological space occupied by hard and brittle food crackers (Fig. 4.4). On the other hand, RET scores do not allow to decide whether it was adapted to hard and brittle food cracking or not. The LDA performed to evaluate the cracking potential of MHNL-PK-25 gives less contrasted results, indicating a hard and brittle (74.55%) cracking morphology slightly leaning towards a soft and brittle (24.60%) cracking morphology (Fig. 4.3B).

4.3.4. Grinding potential

Species that grind either soft and brittle food, or have to deal with either hard items or tough items, have a significantly lower RET than pure hard and brittle food grinders (p<0.005). The latter have also lower RFI scores for both OES and EDJ (p<0.005) as well as lower DNE scores for EDJ than soft and brittle grinders (p<0.05). Globally, hard and brittle food grinders have rounder, flatter molars with a thicker enamel. Other grinding categories are not supported by the ANOVAs (Table 4.3; Table 4.4).

OPC and RET values of *Mesopithecus pentelicus* falls within the morphospace of two grinding categories: soft and brittle food grinders, and hard or tough food grinders. Instead, RFI and DNE values are closer to hard and brittle food grinders (Fig. 4.4). The LDA performed on grinding categories (Fig. 4.3C) supports the presence of a hard component

in the staple diet of *M. pentelicus*, with a dominance of hard and brittle food items (56.88%). However, LDA's percentage of successful predictions regarding grinding potential are lower than those regarding classical categories, cracking or shearing ability (Table 4.5).



Figure 4.3. Results of LDAs with the best rate of successful classification assessing the diet as well as the ability to perform cracking, grinding and shearing actions in *Mesopithecus pentelicus*. Percentages correspond to the a posteriori probabilities of classification of *M. pentellicus* in each category. (A) Components 1 and 2 of LDA with classical categories as factor; (B) Components 1 and 2 of LDA with cracking scope as factor; (C) Component 1 of LDA with grinding scope as factor; (D) Component 1 of the LDA with shearing scope as factor. Cga, *Cercocebus galeritus*; Cn, *Cercopithecus nictitans*; Cep, *Cercopithecus pogonias*; Cop, *Colobus polykomos*; Ct, *Cercocebus torquatus*; La, *Lophocebus albigena*; Mp, *Mesopithecus pentellicus*; Pb, *Piliocolobus badius*; Pc, *Papio cynocephalus*.

4.3.5. Shearing potential

Compared to species that only shear soft and tough food, hard food consumers have significantly higher RFI scores (p<0.005). Although hard food consumers seem to have a relatively thicker enamel and lower DNE scores (Fig. 4.4), this observation is not supported by post-hoc comparisons (Table 4.3; Table 4.4).

Mesopithecus pentelicus has a thin enamel, but very low RFI and DNE scores (Fig. 4.4). This is consistent with the LDA with the best successful classification rate, which strongly supports (97.82%) the presence of a hard component in its diet (Fig. 4.3D). The shearing potential of *M. pentelicus* thus appears to be limited by some mechanical trade-off related to hard food consumption.


4. Was Mesopithecus a leaf eating colobine?

Figure 4.4. Box plots depicting RFI, DNE, OPC and RET of both enamel and enamel-dentine junction relative to the ability to crack, grind or shear mechanically challenging food. H&b, hard and brittle; H&T, hard and tough; H|T, hard or tough; s&b, soft and brittle; s&T, soft and tough.

Table 4.5. A posteriori probabilities of successful classification for LDAs using classical, cracking, grinding and shearing categories as factors.

	Success rate of LDA (%)				
Variables	Cracking	Grinding	Shearing	Classical	
	categories	categories	categories	categories	
RET	0.5357	0.4643	0.6786	0.6429	
RFI_EM	0.6429	0.5000	0.7857	0.6786	
OPC_EM	0.6429	0.3571	0.5000	0.4643	
DNE_EM	0.6071	0.3929	0.5000	0.5000	
RFI_DE	0.5357	0.5357	0.7143	0.6429	
OPC_DE	0.5714	0.3929	0.4643	0.4286	
DNE_DE	0.6071	0.4643	0.6786	0.4643	
RET+DNE_EM+DNE_DE	0.6429	0.4643	0.5714	0.6429	
RET+OPC_EM+DNE_DE	0.5714	0.4286	0.6071	0.6429	
RFI_EM+DNE_EM+DNE_DE	0.6429	0.5714	0.7500	0.6786	
RFI_EM+OPC_EM+DNE_DE	0.6786	0.5714	0.7143	0.6786	
RFI_DE+DNE_EM+DNE_DE	0.6786	0.4286	0.6429	0.6429	
RFI_DE+OPC_EM+DNE_DE	0.7143	0.5000	0.6429	0.6429	
RET+DNE_EM+DNE_DE+Area_EM	0.6429	0.4643	0.5714	0.7143	
RET+OPC_EM+DNE_DE+Area_EM	0.6071	0.4643	0.5714	0.6071	
RFI_EM+DNE_EM+DNE_DE+Area_EM	0.6786	0.5000	0.7143	0.6786	
RFI_EM+OPC_EM+DNE_DE+Area_EM	0.6429	0.5357	0.6786	0.6429	
RFI_DE+DNE_EM+DNE_DE+Area_EM	0.6786	0.5000	0.6786	0.6429	
RFI_DE+OPC_EM+DNE_DE+Area_EM	0.6429	0.5000	0.6429	0.6071	

DE, corresponds to the variables measured for EDJ; EM, corresponds to the variables measured for OES. Success rates corresponding to the best sets of variables in bold.

4.4. Discussion

4.4.1. Input of mechanically-pertinent dietary categories

Every colobine species used in our comparative sample are ascribed to the same classical category (i.e., folivorous). In fact, seeds do not average more than 50% of colobines annual diet except for a few species, e.g., *Presbytis rubicunda* (Ehlers-Smith et al., 2013) or *Rhinopithecus bieti* (Guo et al., 2007). The cercopithecine sample compensates for this lack of dietary diversity. Still, ascribing all colobine monkeys to a folivorous diet overlooks the diversity of their seasonal behavior – especially regarding seed consumption (Dasilva, 1992; Wright and Willis, 2012). Hence, mechanically-pertinent categories were necessary to investigate the dental topography of colobines.

Our categories can be used to predict FMPs in extinct taxa, like *Mesopithecus*, but can also fix incomplete data on extant species. For instance, the position of *Cercocebus galeritus* on the cracking potential LDA, near hard and tough food crackers (Fig. 4.4B) contrasts with its scope of FMPs according to the literature (Table 4.1). This most likely indicates that *C. galeritus* cracks hard and tough items in the manner of *Cercocebus torquatus* (Daegling et al., 2011), despite the fact that this behavior has yet to be documented.

Mechanical categories can also give new insights into problems encountered in previous works. For example, Bunn and Ungar (2009) could not explain the high angularity of *Cercopithecus campbelli* because Galat and Galat-Luong (1985) reported a fruit consumption of 78% for this species, which corresponds to a frugivorous diet. Departing from the associative approach, we considered the large invertebrate intake of *C. campbelli* (Galat and Galat Luong, 1985; Buzzard, 2006). We interpreted it as a "soft and tough" food

shearing ability, which can explain higher angularity. This is consistent with our results, since high RFI (OES: 0.33 ± 0.03 ; EDJ: 0.36 ± 0.06) and high dentine DNE scores (334.17±6.77) characterize *C. campbelli*.

Finally, mechanical categories brought to light the fact that ability to crack or grind hard food is not necessarily correlated with molar enamel thickening. As a result, some colobine monkeys that have a relatively thinner enamel than other cercopithecids may have a greater ability to consume hard foods. In other words relief, curvature and complexity can compensate for a relatively thin enamel when hard foods represent a staple resource, i.e., when cracking/grinding potential undergoes a strong selective pressure. Moreover it was suggested that enamel thickness could be selected by the consumption of abrasive foods (Sponheimer et al., 2009; Cerling et al., 2011; Ungar et al., 2012; Pampush et al., 2013). Thus, caution is needed when using this dental variable to investigate the diet of extinct primates.

4.4.2. Hard food consumption in *Mesopithecus*

The molars of *Mesopithecus pentelicus* have been described as very colobine-like, with sharp longitudinal crests and deep basins separating two marked lophs and lophids (Jablonski, 2002). Furthermore, the present study found a relatively thin enamel compared with extant cercopithecids. Many folivorous primates have a thin enamel, in part because it creates sharp enamel ridges around dentine pits when the tooth wears (Rosenberger, 1992). Here, the distribution of enamel thickness can be informative. Notwithstanding apical wear, thin enamel is mostly located within a narrow band along the longitudinal crests, the preparacrista and postprotocrista (Fig. 4.1F). This results in emergence of sharp enamel ridges perpendicularly to the bucco-lingual axis, which enhances shearing

4. Was Mesopithecus a leaf eating colobine?

ability. This distribution is different from hominoid primates, that tend to have a thinner enamel over all the occlusal surface (Kono and Suwa, 2008). It appears that *M. pentelicus* was likely adapted to a folivorous diet. This is consistent with the results of the LDA performed on classical dietary categories (Fig. 4.3A).

Still, 2D dental microwear analysis and 2.5D dental microwear textural analysis both revealed significant differences between *Mesopithecus* and leaf eating species. Instead, *Mesopithecus* shows resemblances with opportunist and seed eating monkeys (Merceron et al., 2009a; 2009b). When focusing on the 2D dental microwear method, Merceron et al (2009a) found no significant differences between late Miocene Eurasian sites where the genus is known. This emphasizes the possibility that such challenging foods were a staple resource over all the area of distribution of *M. pentelicus*, at least in the Balkans where most of the material belongs to. In other words, hard food such as seeds are expected to be more than a filler fallback food for *Mesopithecus* i.e., they are expected to represent a staple fallback food, meaning they should have driven dental adaptation (Marshall and Wrangham, 2007).

The alternative, mechanically-pertinent categories developed in this work give us additional insights into the dental tools at the disposal of *Mesopithecus* to deal with hard food. In terms of dental features, *Mesopithecus* shares with hard, brittle food crackers/grinders a low RFI, a low DNE and a moderate enamel OPC. This reduces the shearing potential of the molars, since soft and tough food shearers are characterized by a high relief and a high curvature. It also differs from the molars of hard and tough food consumers such as mangabeys or baboons, which have high OPC scores as well as high DNE. The latter probably results from the development of the wedge-like lophs, that are necessary to fragment hard and tough items (Lucas and Teaford, 1994). On the other

hand, *Mesopithecus* retains a relatively thin enamel, which ensures an efficient shearing ability in spite of natural dental wear.

LDAs indicate *Mesopithecus* had a good hard food cracking/grinding ability. In fact, its cracking potential is close to *Cercopithecus pogonias* (Fig. 4.3B), a frugivorous cercopithecine monkey that heavily preys on seeds (Brugières et al., 2002) but also to *Colobus polykomos*, a folivorous colobine monkey that falls back on seeds (Dasilva, 1994; Davies et al., 1999). While their diet emphasizes different kinds of food, both extant species include a staple portion of hard and brittle food items at least seasonally (Table 4.1).

In addition, the LDA evaluating the shearing potential of *Mesopithecus* indicates a low ability to process soft, tough foods such as leaves (Fig. 4.3D). This LDA does not take into account enamel thickness, that might lower the success rate of the discriminant analysis because of the thin enamel of seed-eating colobines. Still, two non-exclusive interpretations of this result are possible (i) *Mesopithecus* may have had this durophagous morphology because it was not as specialized in folivory as expected from its gross dental morphology and the heavy leaf consumption of its extant relatives, or (ii) this may be evidence of a morphological trade-off between an efficient shearing ability (high curvature, high relief, thin enamel) and dental resistance to repeated hard food cracking/grinding (low curvature, low relief and possibly thick enamel).

4.4.3. Consequences for the evolution of colobine molars

Since the thin-enameled *Mesopithecus* had a sufficient shearing ability to process tough, leaf-like food to some extent, folivory could have been the primary adaptation of extinct Eurasian colobines. However, this interpretation is not consistent with data of microwear

4. Was Mesopithecus a leaf eating colobine?

analysis, that do not support a seasonal preference for hard, brittle foods in *Mesopithecus* but attest for a more regular consumption of such items instead (Merceron et al., 2009a; 2009b). The Pliocene colobine *Cercopithecoides williamsi* from Africa was also a mixed-feeder (Codron et al., 2005) but retains a thin enamel with RET scores comparable to *M. pentelicus* (Beaudet et al., 2016). Furthermore, older Old World monkeys are described as frugivorous (Blue et al., 2006) while shearing quotients indicate that many later colobines were more folivorous than *Mesopithecus* (Benefit, 2000). Besides, extant colobine monkeys are characterized by an early eruption of molars (Schultz, 1935; Harvati, 2000), which was attributed to an accelerated life story (Smith, 2000) and possibly to their folivorous diet (Leigh, 1994; Dirks, 2000; 2003). Though *Mesopithecus* had a delayed dental eruption of second incisors relative to second molars, this early molar eruption seems to be absent in early colobines, which may indicate that their adaptation to folivory was secondary (Harvati and Frost, 2007).

Alternatively, Old World monkeys could have first developed dental adaptations to hard food consumption i.e., a relatively low relief, but possibly thick-enameled molars. At this stage, bilophodont morphology could have been selected either as occlusal guides for mastication or non coalescing, concurrent wedges suitable to the fracture of hard and tough food (Lucas and Teaford, 1994). Then, a dietary shift toward seasonal folivory would have occurred during the dichotomy between cercopithecines and colobines, driving the selection of a thinner enamel in the latter. Leaves are indeed a common fallback food in primates, being an abundant resource largely available in time of preferred food scarcity, but requiring dental or physiological adaptation (Marshall and Wrangham, 2007).

Being the oldest known colobine in Eurasia, *Mesopithecus* corresponds to this transitional morphotype still heavily preying on hard, brittle food such as seeds but seasonally falling

back on leaves. This is consistent with the intermediate morphology of its dental tools, as characterized in the present study.

4.5. Conclusions

This work provides significant evidence that the dental morphology of *Mesopithecus pentelicus* was adapted to the regular consumption of hard, brittle food items such as seeds. While it only shows a moderate level of adaptation to hard food cracking/grinding, it is clear that the shearing potential of *M. pentelicus* does not reflect strict folivory. Rather, its dental morphology should be seen as a trade-off between efficient shearing of tough, leaf-like items and resistance to high loads such as seen in extant seed-eaters. This is consistent with existing data on the diet of *Mesopithecus* (Benefit, 2000; Merceron et al., 2009a; 2009b).

One intriguing result is the thin enamel of *Mesopithecus*. It implies that the necessity to process a sufficient amount of fibrous, tough food exerted a strong selective pressure on enamel thinness – at least as strong as the necessity to avoid tooth failure. On the other hand, the complex multi-chambered stomach that enables colobine monkeys to digest leaves was probably present in *Mesopithecus* by the Late Miocene, because it is shared by both Asian and African extant colobines (Chivers, 1994; Kay and Davies, 1994). In this context how could multi-chambered stomach have been selected while early colobines are assumed to have mainly consumed fruit and seeds, using leafy material as a seasonal resource? Alternatively, the multi-chambered stomach of colobines could have evolved as an adaptation to toxic secondary compounds, that may be found in seeds with greater concentrations than in mature leaves (McKey et al., 1981). Adaptation of colobines'

4. Was Mesopithecus a leaf eating colobine?

digestive track to folivory would thus be the byproduct of an early adaptation to seed predation.

In a similar fashion, the bilophodont morphology of *Mesopithecus* appears to have evolved from hard, brittle food consumption. This find echoes with suggestions that seed consumption predates folivory in some mammalian orders (Dubost, 1984; Bodmer, 1989; 1991; Chivers, 1994; Lucas and Teaford, 1994). The context in which this adaptation to hard food occurred, especially in colobine monkeys, remains to be described. Applying the methodology of the present study on older Old World monkeys, such as *Microcolobus* (Benefit and Pickford, 1986) or Victoriapitheciinae, might give us additional insights into the evolution of seed predation in mammals. Given the frugivorous diet of Victoriapitheciinae (Blue et al., 2006), *Mesopithecus* should have a thinner enamel as well as similar relief index and enamel complexity, but a higher curvature because of its marked lophs.

The mechanical approach developed in this work could gain valuable input from other types of functional approaches, based on mathematical modeling such as finite element analysis (Benazzi et al., 2011; 2013) or on empirical testing (Chai et al., 2009). These methods can give us new insights into dental evolution and the feeding biomechanics of fossil taxa (Berthaume et al., 2010). Furthermore they could be used to test some of the major results of this contribution.

Nonetheless, the fact that classical categories ascribed a folivorous diet to *Mesopithecus* despite a likely adaptation to hard, brittle food consumption and the resulting morphological trade-off reflects how complex dental evolution can be. Being folivorous requires dental traits that are not related to shearing potential alone. Most likely, the mechanical constraints of food mechanical properties are not the only force driving dental

adaptation. Hence, classical categories provide important information for the interpretation of dental tools. Categories evaluating the cracking, grinding or shearing ability should not be seen as a replacement, but as a complementary approach to classical categories.

CHAPITRE 5 – L'ORIENTATION COMME INDICE DE RÉSEAU : APPLICATION À L'ÉTUDE DE L'APTITUDE AU CISAILLEMENT DE MESOPITHECUS

Abstract

The dental morphology of *Mesopithecus pentelicus* resembles the dental morphology of other folivorous Old World monkeys. In particular, it shares a thin enamel with all colobine monkeys. Still, 2D dental microwear analysis and 2.5D dental microwear textural analysis point out consumption of hard food items, such as seeds. Moreover, assessment of its shearing scope using dental topography indicates a moderate shearing ability, close to extant hard food consumers.

This chapter questions the shearing ability of *M. pentelicus* from the dental tool perspective. Shearing crest are the main dental elements involved in shearing actions during mastication in primates. Shearing crests are characterized by high sharpness, high relief, but also specific orientation related to occlusion and masticatory movements. For instance in colobine monkeys, only longitudinal crests are involved in shearing actions, the lophs being used as wedges to crack seeds or as guides for dental occlusion during mastication.

In order to investigate the topography of shearing crests in *Mesopithecus*, we introduce four new topographic variables : the curvature, energy, relief and inclination per increment

of orientation (CPI, EPI, RPI and IPI, respectively). These variables use orientation of the tooth surface in the occlusal plane as a network index. They combine orientation with variables that measure surface sharpness to measure the sharpness for 8 increments of 45°. These variables are tested on a sample composed of 32 species of extant anthropoids covering a wide array of diets and shearing abilities.

While EPI, RPI and IPI do not differ between increments of orientation, CPI is significantly different between several increments. It can detect the postpara-, postmeta, postprotoand posthypo cristae as well as the crista obliqua. Moreover, the crests on buccal and distal increments show significant differences between dietary and shearing categories. Hence, CPI might be used to characterize shearing tools.

Regarding the shearing ability of *Mesopithecus*, the current cercopithecid sample does not allow to make statistically reliable predictions. However, sharpness-related variables group *M. pentelicus* with seed-eating cercopithecids. This is consistent with the results of the precedent chapter.

5.1. Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons vu que la morphologie des molaires de *Mesopithecus pentelicus* correspondait à une morphologie de primate folivore, ce qui se traduit notamment par un émail fin. Cependant, une question demeure en suspens : le signal observé matérialise-t-il bien les performances d'un outil de cisaillement compatible avec les mouvements masticatoires de l'animal ? La question est d'autant plus légitime qu'aucun cercopithèque ne présente d'aptitude au cisaillement limitée aux aliments tendres et cassants, comme c'est le cas par exemple d'*Ateles* (cf. Chapitre 3). De plus, l'émail fin est un caractère partagé entre tous les colobes actuels et ces derniers sont tous folivores. Par ailleurs, les micro-usures dentaires de *M. pentelicus* ne permettent pas de mettre en évidence une consommation d'aliments coriaces (Merceron et al., 2009a; 2009b). Enfin, les résultats du chapitre 4 indiquent que *M. pentelicus* présenterait une aptitude au cisaillement modérée, plus proche des espèces consommant des aliments durs. L'objectif de ce chapitre est donc d'évaluer le champ d'aptitude au cisaillement de *M. pentelicus* à l'aide de variables tenant compte des mouvements masticatoires de l'animal et ne faisant pas intervenir l'épaisseur de l'émail.

La mastication peut être définie comme une combinaison de mouvements verticaux, longitudinaux et transversaux permettant aux dents supérieures et inférieures d'entrer en occlusion et dont l'objectif est la fragmentation de la nourriture (Cope, 1883 ; Osborn, 1895). Dès 1933, Simpson distingue quatre types de mouvements occlusaux impliqués dans la mastication des aliments chez les mammifères :

 l'alternance, qui est une simple occlusion où les cuspides viennent s'intercaler, s'imbriquer les unes entre les autres

- l'opposition ou crushing, qui se traduit par une pression en opposition exercée lorsque les dents sont en occlusion
- l'écrasement ou grinding qui correspond à un frottement des éléments dentaires les uns contre les autres (e.g., cuspide contre sillon, crête contre crête)
- le cisaillement ou shearing qui se traduit par le déplacement d'une crête le long d'une autre crête (comme les lames d'une paire de ciseaux) ou d'une surface (comme un racloir sur une surface plane)

Reprenant les trois derniers termes proposés par Simpson, Kay et Hiimae (1974) et Kay (1975) ont proposé un modèle de la mastication chez les primates encore largement utilisé aujourd'hui. C'est ce modèle de la mastication qui est utilisé pour interpréter la morphologie dentaire dans ce chapitre.

Parmi les trois types d'actions retenus par Kay, le cisaillement est notamment impliqué dans la mastication d'aliments fibreux et coriaces (Kay, 1975 ; Kay et Covert, 1984 ; Rosenberger et Kinzey, 1976 ; Rosenberger, 1992 ; Lucas et al., 2000). En effet, les aliments coriaces présentent une forte résistance au déplacement des outils dentaires, par opposition aux aliments durs qui présentent une forte résistance au stress exercé par la compression des outils dentaires (Ashby, 1999 ; Lucas et al., 2000 ; Lucas, 2004). En d'autres termes, il faut une plus grande amplitude de mouvement des outils dentaires, et donc plus de temps pour fragmenter les aliments coriaces. Parce qu'il s'agit d'un mouvement essentiellement horizontal ou oblique, le cisaillement permet de maximiser le temps de contact entre les éléments dentaires lors d'un mouvement masticatoire (Simpson, 1933). Le cisaillement semble donc adapté à la fragmentation des aliments les plus coriaces.

En termes d'outils dentaires, le cisaillement mobilise des éléments tranchants, notamment les crêtes de cisaillement. Par exemple la cristide oblique, qui est portée par les molaires inférieures, est très développée chez les espèces folivores ou insectivores et sa longueur semble liée à la fréquence des actions de cisaillement au sein de la mastication (Kay, 1975). Sur les molaires supérieures, ce sont essentiellement les crêtes longitudinales portées par les cuspides (i.e., pré- et postparacrista, pré- et postmétacrista, pré- et postprotocrista et pré- et posthypocrista, cf. Annexe i) qui interviennent pendant le cisaillement (Kay, 1977 ; Allen et al., 2015). La longueur des crêtes de cisaillement permet notamment de calculer le quotient de cisaillement d'une dent (Kay, 1977 ; Anthony et Kay, 1993). Chez la plupart des groupes de primates, le quotient de cisaillement est significativement plus grand chez les espèces folivores et insectivores i.e., consommatrices d'aliments coriaces (Anthony et Kay, 1993 ; Strait, 1993 ; Meldrum et Kay, 1997 ; Ramdarshan et al., 2010 ; voir cependant Boyer et al., 2015).

Les aliments coriaces sont généralement évités par les primates qui ne les consomment qu'en cas de nécessité (Milton, 1979 ; Waterman et al., 1988 ; Hills et Lucas, 1996 ; Lucas et al., 2000). Cependant, lorsqu'ils sont consommés en tant qu'aliments de repli (ou FBFs, pour *fallback foods*), ils peuvent exercer une pression de sélection sur la dent et les outils dentaires (Marshall et Wrangham, 2007 ; Lambert et al., 2009). Plus généralement, les crêtes de cisaillement sont potentiellement soumises à une pression de sélection exercée par les propriétés mécaniques des aliments cisaillés. Cependant, les autres éléments dentaires peuvent être soumis à d'autres pressions de sélection, parfois contradictoires (Kay, 1975 ; Rosenberger, 1992). Kay (1975) a émis l'hypothèse que la dent se compose

d'outils impliqués dans le cisaillement et d'outils distincts impliqués dans les autres actions dentaires, en particulier pour l'écrasement et le *crushing*. En cela, les approches développées par Kay sont en accord avec les notions d'outil dentaire et de champ d'aptitude mécanique, telles qu'elles sont définies dans le Chapitre 3.

D'autre part, les crêtes parallèles au mouvement cisaillant n'interviennent pas forcément dans le cisaillement. Par exemple la postentocristide, qui est une crête transversale portée par la molaire inférieure, n'est pas intégrée dans le calcul du quotient de cisaillement par certains auteurs parce qu'elle ne développe pas de facette d'usure coupante chez les anthropoïdes (Anthony et Kay, 1993 ; Boyer et al., 2015). En revanche, ces crêtes peuvent jouer un rôle dans d'autres actions, par exemple en agissant comme des guides occlusaux canalisant les mouvements de mastication (Koenigswald et al., 2012). C'est le cas des lophes chez les colobes actuels, qui canalisent la mastication dans la direction bucco-linguale (Happel, 1988; Lucas and Teaford, 1994). A partir du postulat que chaque structure dentaire n'est pas nécessairement impliquée dans toutes les actions dentaires, les hypothèses morphologiques suivantes peuvent être formulées :

- Hypothèse nulle : les propriétés mécaniques des aliments cisaillés n'exercent pas de pression de sélection sur les structures impliquées dans les actions de cisaillement. Ce sont d'autres facteurs qui influencent l'aptitude au cisaillement e.g., la taille relative de l'aliment par rapport à la dent (Laird et al., 2016) ou la force musculaire appliquée par la mâchoire (Daegling et McGraw, 2001). Il n'y a pas de différence significative entre les morphologies dentaires quelle que soit la coriacité des aliments cisaillés.
- 2. Hypothèse de concentration du tranchant : les propriétés mécaniques des aliments

cisaillés exercent une pression de sélection préférentielle sur les crêtes d'émail impliquées dans les mouvements de cisaillement. Ces structures sont significativement plus tranchantes.

3. Hypothèse d'homogénéisation du tranchant : les propriétés mécaniques des aliments cisaillés exercent une pression de sélection sur toute la dent, ou bien l'ensemble des structures de la dent sont mobilisées pendant les actions de cisaillement. Plus les aliments cisaillés sont coriaces, plus la dent est tranchante. Toutefois, il n'y a pas de différence significative entre les structures quel que soit leur degré d'implication.

Puisque le cisaillement implique essentiellement les éléments tranchants perpendiculaires au mouvement de cisaillement, on peut donc émettre l'hypothèse que chez les colobes, les outils dentaires impliqués dans le cisaillement des aliments sont essentiellement les crêtes de cisaillements longitudinales. Les aliments coriaces exerçant une pression de sélection sur ces crêtes longitudinales, on s'attend à ce qu'elles soient significativement plus tranchantes chez les espèces cisaillant des aliments coriaces.

Comment tester cette hypothèse à l'aide de la topographie dentaire ? Le chapitre 3 suggère l'inadéquation des variables topographiques existantes par rapport à l'étude des outils dentaires. Un problème majeur de ces variables vient de leur approche globale du signal topographique dentaire. En effet, les indices de la topographie dentaire sont habituellement mesurés sur toute la surface de la dent. C'est le cas de l'indice de relief ou RFI (Ungar et Williamson, 2000 ; Boyer, 2008), du nombre de patchs d'orientation ou OPC (Evans et al., 2007), de l'énergie normale de Dirichlet ou DNE (Bunn et al., 2011) ou

encore de la courbure moyenne (Guy et al., 2013 ; 2015). Ces indices de surface globaux caractérisent la morphologie dentaire dans son ensemble, indépendamment du fait que toute la dent n'est pas forcément impliquée dans une action. Par conséquent, ils ne permettent pas de tester notre hypothèse de travail.

Afin de résoudre ce problème, il est nécessaire de mesurer la topographie des structures impliquées dans une action donnée, tout en s'affranchissant du « bruit » généré par les structures peu ou pas impliquées. Dans notre cas, il s'agit de choisir ou de développer des indices de réseau adaptés à la détection des crêtes longitudinales, puis de les coupler à d'autres indices de topographie plus classiques comme la courbure, la DNE ou le RFI.

L'orientation dans le plan occlusal des éléments qui composent la surface dentaire est généralement utilisée pour calculer la complexité (Evans et al., 2007 ; Evans et Jernvall, 2009 ; Bunn et al., 2011 ; Coillot et al., 2013 ; Ledogar et al., 2013 ; Winchester et al., 2014). Cependant, quelques études ont utilisé l'orientation non pas en tant que variable mesurant la complexité, mais comme un indice de réseau *sensu* Delahaye (2005). Guy et al. (2013) ont par exemple décrit comment l'orientation des facettes permet de mettre en évidence l'existence de lophes transversaux, par diminution de la surface cumulée des triangles d'orientations buccale et linguale. Fiorenza et al. (2010 ; 2011) ou encore Koenigswald et al. (2012) ont utilisé l'orientation des facettes d'usure pour caractériser les mouvements masticatoires de plusieurs mammifères actuels et fossiles. Plus récemment, Glowacka et al. (2016) se sont servi de l'orientation pour séparer la surface dentaire en deux sous-ensembles, correspondant à une orientation principalement buccale ou linguale, et dont la frontière leur a permis de repérer les crêtes de cisaillement chez le gorille. Par conséquent, l'orientation combinée à d'autres paramètres tels que la courbure

devrait permettre de caractériser les crêtes de cisaillement. Chez les colobes, les éléments à isoler pour caractériser le champ d'aptitude au cisaillement sont les crêtes de cisaillement longitudinales.

Ce chapitre introduit quatre variables topographiques combinant l'orientation en tant que paramètre de réseau à une autre variable évaluant soit le tranchant, soit la variation de relief. Tout d'abord, la courbure par incrément (CPI) assimile le tranchant à la courbure moyenne standardisée à l'aide d'une méthode inédite (Thiery, Guy et Lazzari, en préparation) détaillée dans le Chapitre 2. Cette courbure moyenne standardisée se calcule de la façon suivante :

$$Courbure_{standardis\acute{e}e} = \frac{Courbure_{moyenne}}{2.4481 * Aire^{(-0.5)}}$$

La CPI mesure la courbure moyenne standardisée pour chacun des 8 incréments d'orientation occlusale de 45°. De la même façon, l'énergie par incrément (EPI) mesure l'énergie normale de Dirichlet (Bunn et al., 2011) pour chaque incrément d'orientation. L'inclinaison par incrément (IPI) mesure l'inclinaison *sensu* Guy et al. (2013) pour chaque incrément d'orientation. Enfin, le relief par incrément (RPI) mesure l'indice de relief *sensu* Boyer (2008) pour chaque incrément d'orientation. Chacune des variables classiques utilisées pour calculer ces indices croisés est décrite dans le Chapitre 1 ; le protocole de mesure des quatre variables croisées est détaillé dans le Chapitre 2.

Les variables ont été analysées à l'aide de deux facteurs : le régime alimentaire (facteur écologique) et le champ d'aptitude au cisaillement (facteur mécanique). Dans ce chapitre, les catégories de cisaillement ont été ajustées afin de distinguer un nouveau niveau : la capacité à se nourrir de végétation herbacée terrestre (THV, de l'anglais *terrestrial*

herbaceous vegetation). Ce changement méthodologique se justifie par le fait que l'on souhaite avant tout caractériser la capacité à cisailler, et non pas un compromis évolutif avec la nécessité de fracturer des objets durs. Dans ce contexte, la catégorie des « cisailleurs d'aliments durs » n'a pas d'intérêt. En revanche, les THVs comprennent des aliments parmi les plus coriaces consommés par les primates (Lucas et al., 2000 ; Dominy et al., 2008 ; Yamashita et al., 2009). Il semble donc nécessaire de considérer les espèces qui dépendent au moins saisonnièrement des THVs comme un niveau à part entière du champ d'aptitude au cisaillement. L'aptitude au cisaillement des espèces au sein de l'échantillon est indiquée dans la Table 5.1.

5.2. Morphologie dentaire et variation de la topographie par incrément d'orientation

5.2.1. L'orientation en tant qu'indice de réseau

La comparaison des cartes topographiques de la courbure moyenne et de l'orientation (Fig. 5.1) permet d'identifier à quelles crêtes appartiennent les triangles d'une orientation donnée et à quel point ils contribuent au tranchant de ces outils dentaires :

Les triangles dont l'orientation est comprise entre 0 et 45° (en jaune sur la Fig. 5.1) sont impliqués dans la partie tranchante des crêtes mésiales de chaque cuspide (preparacrista, prémétacrista, préprotocrista et préhypocrista). Chez les hominoïdes et les quelques platyrrhiniens dotés d'une crista obliqua (e.g., *Lagothrix*), ils contribuent au tranchant de cette crête (Fig. 5.1 C et F). Chez les colobes, ils contribuent en grande partie au tranchant des lophes.

Table 5.1 Description du régime alimentaire et du champ d'aptitude au cisaillement au sein de l'échantillon.

			Régime	Champ d'aptitude
Sous-ordre	Genre	Espèce		
			alimentaire	(cisaillement)
Hominoidea	Gorilla	gorilla	Folivore	THV
	Hylobates	sp	Frugivore	Coriace
	Pan	paniscus	Omnivore	THV
	Pan	troglodytes	Omnivore	THV
	Pongo	pygmaeus	Omnivore	THV
Cercopithecoidea	Cercocebus	galeritus	Granivore	Cassant
	Cercocebus	sp	Granivore	Cassant
	Cercocebus	torquatus	Granivore	Cassant
	Cercopithecus	campbelli	Granivore	Coriace
	Cercopithecus	cephus	Frugivore	Coriace
	Cercopithecus	diana	Frugivore	Coriace
	Cercopithecus	nictitans	Granivore	Coriace
	Cercopithecus	pogonias	Granivore	Coriace
	Colobus	angolensis	Folivore	Coriace
	Colobus	guereza	Folivore	Coriace
	Colobus	polykomos	Folivore	Coriace
	Erythrocebus	patas	Omnivore	Coriace
	Lophocebus	albigena	Granivore	Coriace
	Lophocebus	aterrimus	Granivore	Coriace
	Papio	anubis	Omnivore	Cassant
	Papio	cynocephalus	Omnivore	Cassant
	Piliocolobus	badius	Folivore	Coriace
	Procolobus	verus	Folivore	Coriace
	Semnopithecus	entellus	Folivore	THV
Platyrrhini	Alouatta	sp	Folivore	Coriace
	Ateles	sp	Frugivore	Cassant
	Callicebus	cupreus	Frugivore	Coriace
	Calithrix	jacchus	Omnivore	Cassant
	Sapajus (Cebus)	apella	Omnivore	Coriace
	Cebus	capucinus	Omnivore	Coriace
	Lagothrix	lagotricha	Frugivore	Coriace
	Pithecia	pithecia	Granivore	Coriace

- Les triangles appartenant à l'incrément 45-90° (en marron sur la Fig. 5.1) contribuent au tranchant de la crista obliqua (Fig. 5.1 C et F) et dans une moindre mesure à celui des lophes chez les cercopithecoïdes (Fig. 5.1 B et E). Néanmoins, une grande partie du tranchant de cet incrément provient de la partie externe du protocone qui, chez les anthropoïdes dont les molaires sont relativement rectangulaires, est particulièrement courbée dans sa partie mésio-linguale.
- Les triangles de l'incrément 90-135° (en rouge sur la Fig. 5.1) contribuent modérément au tranchant des crêtes distales des cuspides (postparacrista, postmétacrista, postprotocrista et posthypocrista). En revanche, ils interviennent en grande partie dans la courbure de la partie externe de la dent du côté lingual, plus courbée que du côté buccal chez la plupart des mammifère placentaires. Par ailleurs ils contribuent au tranchant des lophes transversaux chez les colobes, mais uniquement sur le sommet de la crête (Fig. 5.1 B et E).
- Les triangles de l'incrément 135-180° (en rose sur la Fig. 5.1) contribuent largement au tranchant des crêtes distales des cuspides, en particulier au niveau de la postmétacrista chez les cercopithecoïdes (Fig. 5.1 B et E).
- Les triangles de l'incrément 180-225° (en vert foncé sur la Fig. 5.1) ainsi que les triangles de l'incrément 225-270° (en vert clair sur la Fig. 5.1) participent également au tranchant des crêtes distales des cuspides. D'autre part, ils contribuent au tranchant de la branche mésio-linguale de la crista obliqua chez les primates qui en sont dotés (Fig. 5.1. C et F) ainsi qu'au tranchant des lophes transversaux chez les colobes (Fig. 5.1 B et E).



Figure 5.1. Patrons de variation de la courbure moyenne standardisée (A-C) et de l'orientation (D-F) des triangles à la surface de l'émail dentaire chez plusieurs anthropoïdes folivores. A, D. *Alouatta sp.*, un platyrrhinien ; B, E. *Semnopithecus entellus*, un cercopithecoïde ; C, F. *Gorilla gorilla*, un hominoïde. Echelle, 1 mm.

- Les triangles de l'incrément 270-315° (en bleu foncé sur la Fig. 5.1) contribuent modérément au tranchant des crêtes mésiales des cuspides et de la crista obliqua.
 Ils contribuent également au tranchant de la posthypocrista chez les colobes (Fig. 5.1 B et E). En revanche, ils participent tout comme les triangles de l'incrément linguo-buccal (45-90°) à la morphologie du bord de la dent (ici le bord mésio-buccal, du côté du paracone). Une exception notoire est *Alouatta*, chez qui cet incrément est davantage impliqué dans la morphologie en creux de la fovéa distale (Fig. 5.1 A et D).
- Enfin, les triangles de l'incrément 315-360° (en bleu clair sur la Fig. 5.1) contribuent essentiellement au tranchant des crêtes mésiales des cuspides et des lophes.

En résumé, l'orientation des triangles permet essentiellement de distinguer les crêtes de cisaillement mésiales des cuspides (90-270°) des crêtes de cisaillement distales des cuspides (270-45°). De plus, les incréments de 0 à 135° et ceux de 180 à 315° contribuent au tranchant de la crista obliqua lorsque celle-ci est présente. Cependant, une grande partie de la courbure des incréments linguo-mésial (45-90°) et bucco-mésial (270-315°) peut être imputée à la géométrie de la dent des anthropoïdes. Chez les colobes, les incréments mésiaux (315-45°) et distaux (135-225°) constituent l'essentiel de la courbure des lophes et seul le sommet du lophe est d'orientation bucco-linguale, une tendance qui devrait disparaître à mesure que la dent s'use. Cependant, les incréments disto-lingual et mésio-lingual contribuent également au tranchant des crêtes longitudinales, en grande partie à cause de la morphologie des fovéas.

5.2.2. Courbure par incrément (CPI)

Quelle que soit la famille étudiée, la CPI est distribuée de manière hétérogène entre les incréments (Fig. 5.2). Tout d'abord, les triangles des incréments d'orientation 45-90° et 270-315° présentent des valeurs visiblement plus élevées chez la plupart des espèces. Cela s'explique par le bombement naturel des cuspides du côté lingual observable sur les molaires supérieures. Alternativement, cela pourrait venir de l'absence de triangles de cet incrément au creux des vallées, ce qui déporterait la courbure moyenne vers des valeurs positives (Fig. 5.1). Dans tous les cas, ces hautes valeurs de courbure ne sont pas seulement dues aux crêtes de cisaillement, mais bien à une géométrie particulière de la seconde molaire supérieure des anthropoïdes.

Chez les hominoïdes et les platyrrhiniens dotés d'une crista obliqua (e.g., *Lagothrix* ou *Pithecia*), mais pas chez la grande majorité des cercopithecoïdes, la courbure élevée des

triangles mésio-buccaux s'accompagne d'une augmentation de la courbure des triangles opposés, c'est à dire d'orientation comprise entre 90 et 135°. Cela vient vraisemblablement du développement de la crista obliqua chez ces espèces (Fig. 5.1C et F).

Quelques platyrrhiniens, notamment *Ateles*, *Alouatta*, *Cebus* ou *Sapajus* et la plupart des hominoïdes présentent une courbure élevée sur les triangles d'orientation disto-buccale (225-270°). Cela vient vraisemblablement de la crista obliqua comme chez *Gorilla* (Fig. 5.1 C et F) ou d'un allongement des crêtes distales des cuspides comme chez *Alouatta* (Fig. 5.1 A et D).

Chez les colobes mais aussi chez *Erythrocebus* et *Papio anubis*, on distingue une relative augmentation de la courbure moyenne des triangles d'orientation distale (135-180° et 180-225°). Cette augmentation est vraisemblablement liée à la bilophodontie des colobes (Guy et al., 2013) mais également au développement de la postmétacrista chez ces espèces (Fig. 5.1B et E). Une augmentation de la courbure des triangles distaux s'observe également chez *Callithrix jacchus*, *Cebus apella*, chez les gibbons (*Hylobates*) et quelques spécimens de bonobos (*Pan paniscus*) dont les molaires ne sont pas bilophodontes mais qui possèdent tous deux des crêtes distales des cuspides très tranchantes.



Figure 5.2. Distribution de la courbure moyenne par incrément d'orientation (CPI) en vue occlusale, exprimée en pourcentage de la plus haute valeur de courbure moyenne parmi les huit incréments, en moyenne pour chaque espèce de primate actuel de l'échantillon.

5.2.3. Énergie par incrément (EPI), inclinaison par incrément (IPI) et relief par incrément (RPI)

Contrairement à la courbure, les valeurs d'EPI sont relativement homogènes entre les incréments (Fig. 5.3). Cette homogénéisation des valeurs d'EPI vient vraisemblablement du fait que la DNE ne distingue pas les valeurs de courbure négatives, qui correspondent à des surfaces concaves, des valeurs de courbure positives, qui correspondent à des surfaces convexes. L'énergie des structures tranchantes est donc atténuée par l'énergie des structures creuses, comme les vallées ou les fovéas. La DNE étant une variable intégrée, elle est calculée pour l'ensemble de la dent ou, dans le cas de l'énergie par incrément, pour l'ensemble de l'incrément. De fait, il n'y a pas d'énergie maximale ou minimale par incrément.

L'IPI est distribuée de manière quasi identique entre les incréments d'orientation (Fig. 5.4). De plus, l'inclinaison maximale est également similaire entre les incréments d'orientation au sein d'une dent donnée. Tout comme l'IPI, le RPI varie de manière quasi identique entre les incréments d'orientation (Fig. 5.5). Le calcul du RFI permet d'obtenir une unique valeur par dent ou par incrément. Il n'y a donc aucune dispersion des données ou valeur maximale du RPI au sein d'un incrément.



Figure 5.3. Distribution de l'énergie normale de Dirichlet par incrément d'orientation (EPI) en vue occlusale, exprimée en pourcentage de la plus haute valeur d'énergie normale parmi les huit incréments, en moyenne pour chaque espèce de primate actuel de l'échantillon.



Figure 5.4. Distribution de l'inclinaison moyenne par incrément d'orientation (IPI) en vue occlusale, exprimée en pourcentage de la plus haute valeur d'inclinaison moyenne parmi les huit incréments, en moyenne pour chaque espèce de primate actuel de l'échantillon.



Figure 5.5. Distribution du relief *sensu* Boyer (2008) par incrément d'orientation (RPI) en vue occlusale, exprimé en pourcentage de la plus haute valeur de relief parmi les huit incréments, en moyenne pour chaque espèce de primate actuel de l'échantillon.

5.3. Distribution des variables par incrément en fonction du champ mécanique d'action

5.3.1 Catégories alimentaires traditionnelles

La CPI présente des différences significatives entre les catégories alimentaires pour tous les incréments (Kruskal-Wallis, p<0.05) sauf ceux d'orientation linguale i.e.,comprise entre 45 et 135° (Fig. 5.6). En particulier, la CPI des folivores est significativement plus grande pour les incréments mésiaux (315-45°) et distaux (135-225°) (Fig. 5.7). Les granivores présentent également une plus grande CPI pour l'incrément 270-315°, tandis que les folivores et les granivores ont de plus petites valeurs de CPI pour l'incrément 225-270°(Fig. 5.7).

Bien qu'elle soit globalement homogène (Fig. 5.3), l'EPI présente des résultats significativement différents entre les catégories uniquement pour les incréments 45-90°, 135-180° et 270-315° (Fig. 5.8). Les folivores présentent une EPI significativement plus grande que celle des frugivores pour les incréments mésio-lingual (45-90°) et mésio-buccal (270-315°) (Fig. 5.9). Pour l'incrément 135-180°, c'est l'EPI des omnivores qui est significativement plus grande que celle des frugivores (Fig. 5.9).

L'IPI présente des différences significatives entre les catégories alimentaires pour la plupart des incréments en dehors des incréments 45-90° et 270-315° (Fig. 5.10), ce qui est cohérent avec sa distribution homogène entre les incréments (Fig. 5.4). Les omnivores ont des valeurs significativement plus grandes que les folivores (tous les incréments), les frugivores (90-180° et 315-360°) et les granivores (180-270° et 315-45°), les frugivores ont une plus grande IPI que les granivores et les folivores (180-225° et 315-360°) et les granivores ont une plus grande IPI que les folivores (90-180°) (Fig. 5.11).



Figure 5.6. Diagrammes bivariés de la CPI en fonction de la courbure moyenne pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de courbure moyenne entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire.



Figure 5.7. Diagrammes en boîte de la CPI pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de courbure moyenne entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 5.8. Diagrammes bivariés de l'EPI en fonction de la DNE pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'énergie entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire. DNE, énergie normale de Dirichlet.



Figure 5.9. Diagrammes en boîte de l'EPI pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'énergie entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.


Figure 5.10. Diagrammes bivariés de l'IPI en fonction de l'inclinaison moyenne pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'inclinaison entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire. Inclin, inclinaison.



Figure 5.11. Diagrammes en boîte de l'IPI pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'inclinaison entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 5.12. Diagrammes bivariés du RPI en fonction du RFI *sensu* Boyer (2008) pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de relief entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire. RFI, indice de relief.



Figure 5.13. Diagrammes en boîte du RPI pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de relief entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.

Le RPI présente des différences significatives pour les mêmes incréments (Fig. 5.12). Les valeurs de RPI sont significativement plus grandes chez les folivores pour chacun de ces incréments (Fig. 5.13). Pour certains incréments, les granivores ont un plus grand RPI que les omnivores (270-315° et 45-180°) et les frugivores ont un plus grand RPI que les omnivores (135-180°).

5.3.2. Aptitude au cisaillement

La CPI est significativement différente entre les champs d'aptitude au cisaillement pour les incréments d'orientation buccale (225-270° et 270-315°) et disto-linguale (90-135° et 135-180°) (Fig. 5.14). Plus précisément, la CPI des espèces aptes au cisaillement des THVs est significativement plus grande que celle des espèces cisaillant des aliments coriaces pour les incréments 90-135° et 225-270° (Fig. 5.15). A l'inverse, le CPI des consommateurs de THVs est plus petit que celui des consommateurs d'aliments coriaces pour les incréments 135-180° et 270-315°, et plus petit que celui des consommateurs d'aliments d'aliments fragiles pour l'incrément 135-180° (Fig. 5.15).

L'EPI présente des différences significatives pour tous les incréments d'orientation (Fig. 5.16). Pour chacun des huit incréments, les espèces aptes au cisaillement des THVs ont une EPI significativement plus grande que celle des espèces cisaillant seulement des aliments fragiles (Fig. 5.17). De plus, l'EPI de la catégorie « THV » est plus grande que celle de la catégorie « coriace » pour les incréments distaux (135-225°) et l'EPI de la catégorie « coriace » est plus grande que celle de la catégorie « fragile » pour les incréments buccaux (225-315°) (Fig. 5.17).



Figure 5.14. Diagrammes bivariés de la CPI en fonction de la courbure moyenne pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de courbure moyenne entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire.



Figure 5.15. Diagrammes en boîte de la CPI pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de courbure moyenne entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 5.16. Diagrammes bivariés de l'EPI en fonction de la DNE pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'énergie entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire. DNE, énergie normale de Dirichlet.



Figure 5.17. Diagrammes en boîte de l'EPI pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'énergie entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 5.18. Diagrammes bivariés de l'IPI en fonction de l'inclinaison moyenne pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'inclinaison entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire. Inclin, inclinaison.



Figure 5.19. Diagrammes en boîte de l'IPI pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence d'inclinaison entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 5.20. Diagrammes bivariés du RPI en fonction du RFI *sensu* Boyer (2008) pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de relief entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire. RFI, indice de relief.



Figure 5.21. Diagrammes en boîte du RPI pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de relief entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.

L'IPI et le RPI présentent des différences significatives pour tous les incréments d'orientation à l'exception des incréments 45-90° et 135-180° (Fig. 5.18 et 5.20). Dans le détail, l'IPI de la catégorie « THV » est significativement plus grande que celle de la catégorie « coriace » pour tous ces incréments (Fig. 5.19), tandis que le RPI de la catégorie « THV » est plus petit que celui de la catégorie « coriace » également pour tous les incréments (Fig. 5.19). Enfin, l'IPI de la catégorie « fragile » est plus petit que celui de la catégorie « truv » pour les incréments 90-135° et 225-270° et plus grand que celui de la catégorie « truv » pour les incrément 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « fragile » est plus grand que celui de la catégorie « truv » pour les incrément 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « fragile » est plus grand que celui de la catégorie « truv » pour les incrément 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « tragile » est plus grand que celui de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.19) tandis que le RPI de la catégorie « truv » pour les incréments 270-315° (Fig. 5.21).

5.4. (Ré)évaluation du champ d'aptitude au cisaillement de Mesopithecus pentelicus

5.4.1. Corrélation entre les variables

Pour ne pas biaiser les résultats des analyses multivariées, il est nécessaire de sélectionner des variables qui ne soient pas significativement corrélées entre elles. Afin de tenir compte du signal phylogénétique porté par la dent, la corrélation entre les variables est évaluée à l'aide d'une analyse généralisée des moindres carrés informée phylogénétiquement (PGLS) (Table 5.2). Sont comparées les variables globales de la courbure moyenne standardisée, de la DNE, de l'inclinaison, du RFI *sensu* Boyer (2008) ainsi que les quatre variables par incrément (CPI, EPI, IPI et RPI).

Variables	Corrélation	SE	p-value	t-value	AIC	AICC	logL	Lambda
Courbure~DNE	-0,0005	0,0002	0,0090	-2,8325	-46,0922	-45,5922	25,0461	0,62
Courbure~Inclinaison	-0,0152	0,0035	0,0002	-4,3517	-50,5603	-50,0603	27,2801	0
Courbure~RFI	1,4262*	0,2961	0,0001	4,8158	-53,0562	-52,5562	28,5281	0
DNE~Inclinaison	-8,8617	4,5154	0,0609	-1,9626	330,8262	331,3262	-163,4131	0,99
DNE~RFI	688,2493	411,4320	0,1068	1,6728	331,1607	331,6607	-163,5803	0,99
Inclinaison~RFI	-87,0408*	3,2636	<10 ⁻ 4	-26,6703	76,5302	77,0302	-36,2651	0
CPI045~CPI4590	0,0003	0,1042	0,9980	0,0025	-8,7961	-8,2961	6,3981	0
CPI045~CPI90135	-0,0251	0,1721	0,8852	-0,1459	-8,8191	-8,3191	6,4096	0
CPI045~CPI135180	0,2707*	0,0964	0,0095	2,8076	-15,3948	-14,8948	9,6974	0,16
CPI045~CPI180225	0,3195*	0,1133	0,0093	2,8197	-15,6369	-15,1369	9,8184	0,10
CPI045~CPI225270	0,0867	0,1056	0,4195	0,8208	-9,5141	-9,0141	6,7571	0
CPI045~CPI270315	-0,0293	0,0487	0,5523	-0,6024	-9,1852	-8,6852	6,5926	0
CPI045~CPI315360	-0,0215	0,2051	0,9175	-0,1046	-8,8080	-8,3080	6,4040	0
CPI4590~CPI90135	0,3120	0,3246	0,3456	0,9614	25,4523	25,9523	-10,7262	0
CPI4590~CPI135180	-0,0936	0,1840	0,6156	-0,5085	26,1547	26,6547	-11,0773	0
CPI4590~CPI180225	-0,0591	0,2319	0,8010	-0,2547	26,3625	26,8625	-11,1813	0
CPI4590~CPI225270	0,3014	0,1964	0,1374	1,5346	24,0018	24,5018	-10,0009	0
CPI4590~CPI270315	0,1167	0,0913	0,2128	1,2785	24,7224	25,2224	-10,3612	0
CPI4590~CPI315360	-0,3734	0,3868	0,3435	-0,9656	25,4439	25,9439	-10,7220	0
CPI90135~CPI135180	-0,0926	0,1104	0,4094	-0,8390	-1,4446	-0,9446	2,7223	0
CPI90135~CPI225270	0,1239	0,1218	0,3189	1,0170	-1,7894	-1,2894	2,8947	0
CPI90135~CPI270315	0,1215	0,0654	0,0749	1,8585	-1,9152	-1,4152	2,9576	0,82
CPI90135~CPI315360	-0,4729*	0,1497	0,0041	-3,1580	-1,9602	-1,4602	2,9801	0,98

AIC, Critère d'Akaike ; AICC, critère ajusté d'Akaike ; logL, log de la vraisemblance du modèle ; SE, erreur standard. Le lambda est un indicateur de signal phylogénétique, un score de 1 indique une parfaite correspondance entre les données et un modèle Brownien des changements au cours de l'évolution, et 0 indique une absence de structure phylogénétique. Les paires de variables significativement corrélées sont indiquées par un astérisque.

Table 5.2. Analyse phylogénétique généralisée des moindres carrés (PGLS) détaillant la corrélation entre les variables (suite).

Variables	Corrélation	SE	p-value	t-value	AIC	AICC	logL	Lambda
CPI135180~CPI180225	0,5786*	0,1818	0,0039	3,1825	4,7066	5,2066	-0,3533	0,73
CPI135180~CPI225270	-0,3094	0,1779	0,0944	-1,7385	9,1830	9,6830	-2,5915	0,94
CPI135180~CPI270315	0,1118*	0,0539	0,0485	2,0742	9,9729	10,4729	-2,9864	1
CPI135180~CPI315360	0,2100	0,2389	0,3877	0,8791	11,3979	11,8979	-3,6989	0,91
CPI180225~CPI225270	-0,2571	0,1645	0,1307	-1,5626	7,2305	7,7305	-1,6152	0,59
CPI180225~CPI270315	-0,0066	0,0851	0,9390	-0,0773	9,6675	10,1675	-2,8338	0,65
CPI180225~CPI315360	0,3583	0,2657	0,1896	1,3486	7,7816	8,2816	-1,8908	0,66
CPI225270~CPI270315	-0,0764	0,0574	0,1952	-1,3309	13,3518	13,8518	-4,6759	1
CPI225270~CPI315360	-0,3898	0,2119	0,0777	-1,8401	11,7256	12,2256	-3,8628	0,97
CPI270315~CPI315360	-0,6621	0,6408	0,3114	-1,0332	54,4069	54,9069	-25,2035	0,60
EPI045~EPI4590	0,9427*	0,0600	<10 ⁻ 4	15,7048	158,1238	158,6238	-77,0619	0,72
EPI045~EPI90135	0,9062*	0,0564	<10 ⁻ 4	16,0816	158,2914	158,7914	-77,1457	0,46
EPI045~EPI135180	0,8529*	0,0575	<10 ⁻ 4	14,8439	161,1820	161,6820	-78,5910	0
EPI045~EPI180225	0,7847*	0,0605	<10 ⁻ 4	12,9789	167,5981	168,0981	-81,7991	0
EPI045~EPI225270	0,7591*	0,0541	<10 ⁻ 4	14,0359	161,8771	162,3771	-78,9386	0,86
EPI045~EPI270315	0,8578*	0,0662	<10 ⁻ 4	12,9568	168,2464	168,7464	-82,1232	0,60
EPI045~EPI315360	1,0253*	0,0382	<10 ⁻ 4	26,8307	132,3150	132,8150	-64,1575	0,35
EPI4590~EPI90135	0,924*	0,0485	<10 ⁻ 4	19,0713	147,6703	148,1703	-71,8352	0,82
EPI4590~EPI135180	0,7818*	0,0892	<10 ⁻ 4	8,7640	183,4811	183,9811	-89,7406	0,83
EPI4590~EPI180225	0,7149*	0,0892	<10 ⁻ 4	8,0105	187,8097	188,3097	-91,9049	0,79
EPI4590~EPI225270	0,746*	0,0593	<10 ⁻ 4	12,5797	166,5004	167,0004	-81,2502	0,88
EPI4590~EPI270315	0,8925*	0,0445	<10 ⁻ 4	20,0723	143,6378	144,1378	-69,8189	0,88
EPI4590~EPI315360	0,9837*	0,0717	<10 ⁻ 4	13,7116	165,5727	166,0727	-80,7863	0,70
EPI90135~EPI135180	0,8693*	0,0732	<10 ⁻ 4	11,8829	175,5806	176,0806	-85,7903	0,39
EPI90135~EPI180225	0,7930*	0,0751	<10 ⁻ 4	10,5629	180,2277	180,7277	-88,1138	0,14
EPI90135~EPI225270	0,8269*	0,0428	<10 ⁻ 4	19,3334	150,0938	150,5938	-73,0469	0
EPI90135~EPI270315	0,9453*	0,0428	<10 ⁻ 4	22,0981	145,1183	145,6183	-70,5591	0,36
EPI90135~EPI315360	1,0509*	0,0637	<10 ⁻ 4	16,5054	158,0112	158,5112	-77,0056	0
EPI135180~EPI180225	0,9226*	0,0294	<10 ⁻ 4	31,3446	128,7313	129,2313	-62,3657	0
EPI135180~EPI225270	0,8512*	0,0598	<10 ⁻ 4	14,2316	168,7393	169,2393	-82,3697	0,73
EPI135180~EPI270315	0,9269*	0,0886	<10 ⁻ 4	10,4659	184,2195	184,7195	-90,1098	0,52

Table 5.2. Analyse phylogénétique généralisée des moindres carrés (PGLS) détaillant la corrélation entre les variables (suite).

Variables	Corrélation	SE	p-value	t-value	AIC	AICC	logL	Lambda
EPI135180~EPI315360	1,0958*	0,0849	<10 ⁻ 4	12,9108	173,5333	174,0333	-84,7667	0
EPI180225~EPI225270	0,9089*	0,0672	<10 ⁻ 4	13,5191	175,8772	176,3772	-85,9386	0,61
EPI180225~EPI270315	0,9698*	0,1052	<10 ⁻ 4	9,2203	192,1965	192,6965	-94,0983	0
EPI180225~EPI315360	1,1641*	0,0952	<10 ⁻ 4	12,2222	179,7591	180,2591	-87,8796	0
EPI225270~EPI270315	1,0908*	0,0590	<10 ⁻ 4	18,4759	161,8804	162,3804	-78,9402	0,11
EPI225270~EPI315360	1,2225*	0,0763	<10 ⁻ 4	16,0132	169,5231	170,0231	-82,7616	0,57
EPI270315~EPI315360	1,0690*	0,0793	<10 ⁻ 4	13,4876	169,8366	170,3366	-82,9183	0
IPI045~IPI4590	0,5625*	0,1142	<10 ⁻ 4	4,9255	159,2443	159,7443	-77,6221	0,65
IPI045~IPI90135	0,8176*	0,1457	<10 ⁻ 4	5,6123	157,0773	157,5773	-76,5387	0,40
IPI045~IPI135180	0,6744*	0,1471	0,0001	4,5833	160,8194	161,3194	-78,4097	0,75
IPI045~IPI180225	0,8751*	0,1674	<10 ⁻ 4	5,2288	165,3451	165,8451	-80,6725	0
IPI045~IPI225270	1,1613*	0,1850	<10 ⁻ 4	6,2778	159,7424	160,2424	-77,8712	0
IPI045~IPI270315	0,7643*	0,2506	0,0053	3,0504	169,3163	169,8163	-82,6582	0,90
IPI045~IPI315360	1,1591*	0,1520	<10 ⁻ 4	7,6235	145,1409	145,6409	-70,5704	0,65
IPI4590~IPI90135	1,0022*	0,1664	<10 ⁻ 4	6,0218	165,0107	165,5107	-80,5053	0,21
IPI4590~IPI135180	0,9047*	0,1734	<10 ⁻ 4	5,2174	172,2415	172,7415	-84,1207	0,94
IPI4590~IPI180225	1,0094*	0,2739	0,0011	3,6847	177,8045	178,3045	-86,9023	0,56
IPI4590~IPI225270	1,2920*	0,3247	0,0005	3,9793	176,2944	176,7944	-86,1472	0,73
IPI4590~IPI270315	1,0725*	0,3062	0,0018	3,5023	179,3540	179,8540	-87,6770	0,86
IPI4590~IPI315360	0,9822*	0,2895	0,0023	3,3929	179,3204	179,8204	-87,6602	0,74
IPI90135~IPI135180	0,8455*	0,0807	<10 ⁻ 4	10,4745	131,2204	131,7204	-63,6102	0
IPI90135~IPI180225	0,7752*	0,1364	<10 ⁻ 4	5,6823	154,3070	154,8070	-75,1535	0
IPI90135~IPI225270	1,0979*	0,2196	<10 ⁻ 4	4,9992	155,0365	155,5365	-75,5183	0,79
IPI90135~IPI270315	0,5475*	0,2659	0,0500	2,0592	169,3812	169,8812	-82,6906	0,65
IPI90135~IPI315360	0,5894*	0,1567	0,0009	3,7625	164,5813	165,0813	-80,2907	0
IPI135180~IPI180225	0,7969*	0,1523	<10 ⁻ 4	5,2327	160,2477	160,7477	-78,1239	0
IPI135180~IPI225270	1,0477*	0,2617	0,0005	4,0035	164,6664	165,1664	-80,3332	0,86
IPI135180~IPI270315	0,8098*	0,2501	0,0034	3,2382	169,0259	169,5259	-82,5129	0,89
IPI135180~IPI315360	0,6587*	0,2469	0,0132	2,6674	170,6618	171,1618	-83,3309	0,76
IPI180225~IPI225270	0,8318*	0,1705	0,0001	4,8771	145,6097	146,1097	-70,8048	0,36
IPI180225~IPI270315	0,3234*	0,2076	0,1319	1,5574	156,9086	157,4086	-76,4543	0,76

Table 5.2. Analyse phylogénétique généralisée des n	noindres carrés (PGLS) détaillar	nt la corrélation entre les v	ariables (suite et fin).

Variables	Corrólation	CE	n voluo	t voluo		ALCC	logi	Lambda
			p-value	2 4124	AIC 140.0020	AICC	109L	
	0,5041*	0,1003	0,0022	3,4134	149,9028	100,4028	-12,9514	0,02
IPI225270~IPI270315	0,5952*	0,1300	0,000Z	4,3003	134,7282	130,2282	-05,3041 67,0725	0,80
	0,6074*	0,0960	<10.4	0,3205	138,1470	138,6470	-07,0735	0
IPI270315~IPI315360	0,3691^	0,1085	0,0023	3,4024	144,7323	145,2323	-70,3001	0
RPI045~RPI4590	0,6317^	0,1549	0,0004	4,0785	-74,7454	-74,2454	39,3727	0,50
RPI045~RPI90135	0,6275^	0,1617	0,0007	3,8817	-72,2473	-/1,/4/3	38,1237	0,27
RPI045~RPI135180	0,5912*	0,1568	0,0009	3,7704	-73,4902	-72,9902	38,7451	0,62
RPI045~RPI180225	0,8787*	0,1753	<10 4	5,0125	-73,3673	-72,8673	38,6836	0
RPI045~RPI225270	1,1623*	0,2491	0,0001	4,6667	-73,1178	-72,6178	38,5589	0,05
RPI045~RPI270315	0,7236*	0,3242	0,0349	2,2315	-66,2836	-65,7836	35,1418	0,65
RPI045~RPI315360	1,0013*	0,0862	<10 ⁻ 4	11,6221	-104,7173	-104,2173	54,3587	0
RPI4590~RPI90135	0,7111*	0,1195	<10 ⁻ 4	5,9496	-85,8488	-85,3488	44,9244	0
RPI4590~RPI135180	0,6587*	0,1304	<10 ⁻ 4	5,0495	-81,0149	-80,5149	42,5075	0
RPI4590~RPI180225	0,6876*	0,1669	0,0004	4,1207	-76,0275	-75,5275	40,0138	0
RPI4590~RPI225270	0,9342*	0,2311	0,0004	4,0426	-75,6144	-75,1144	39,8072	0
RPI4590~RPI270315	1,1119*	0,2719	0,0004	4,0891	-75,8604	-75,3604	39,9302	0
RPI4590~RPI315360	0,5011*	0,1613	0,0047	3,1060	-70,8441	-70,3441	37,4221	0
RPI90135~RPI135180	0,8517*	0,0994	<10 ⁻ 4	8,5696	-96,0114	-95,5114	50,0057	0,06
RPI90135~RPI180225	0,9257*	0,1411	<10 ⁻ 4	6,5592	-85,0753	-84,5753	44,5376	0
RPI90135~RPI225270	1,1634*	0,2196	<10 ⁻ 4	5,2981	-78,3728	-77,8728	41,1864	0
RPI90135~RPI270315	0,6988*	0,3389	0,0498	2,0619	-65,0039	-64,5039	34,5019	0,27
RPI90135~RPI315360	0,5829*	0,1680	0,0019	3,4699	-68,6633	-68,1633	36,3316	0
RPI135180~RPI225270	1,1083*	0,3017	0,0011	3,6734	-72,2189	-71,7189	38,1095	0,86
RPI135180~RPI270315	0,8594*	0,2948	0,0074	2,9149	-67,7931	-67,2931	35,8965	0,92
RPI135180~RPI315360	0,6084*	0,2207	0,0107	2,7566	-67,8161	-67,3161	35,9080	0,84
RPI180225~RPI225270	0,8831*	0,1998	0,0002	4,4201	-90,4525	-89,9525	47,2262	0,32
RPI180225~RPI270315	0,3151	0,2502	0,2195	1,2596	-80,0364	-79,5364	42,0182	0,69
RPI180225~RPI315360	0,4972*	0,1550	0,0036	3,2088	-87,2920	-86,7920	45,6460	0,61
RPI225270~RPI270315	0,5961*	0,1477	0,0005	4,0361	-108,1047	-107,6047	56,0524	0,74
RPI225270~RPI315360	0,3654*	0,1169	0,0044	3,1262	-101,3652	-100,8652	52,6826	0,47
RPI270315~RPI315360	0,2783*	0,0927	0,0060	3,0020	-100,7588	-100,2588	52,3794	0



LD1



Figure 5.22. Analyses discriminantes du tranchant des molaires du souséchantillon de Cercopithecoidea. A, DNE, Inclinaison et CPI-BM (buccomésiale) avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur ; B, DNE, Inclinaison, CPI-BM, CPI-DL (disto-linguale) et CPI-BD (bucco-distale), avec le champ d'aptitude au cisaillement comme facteur. Les spécimens de *Mesopithecus pentelicus* sont indiqués en bleu (*Mp*). Les surfaces dentaires correspondent aux cartes topographiques de la courbure pour les espèces qui définissent l'espace de variation morphologique de la LDA.

Les combinaisons de variables présentant les meilleurs pourcentages de prédictions correctes sont surlignées en gris.

Parmi les variables globales, la courbure moyenne standardisée est significativement corrélée au RFI (Table 5.2). Le RFI et l'inclinaison présentent une forte anti-corrélation, un résultat cohérent avec les précédents travaux portant sur l'inclinaison (Guy et al., 2013). Les autres variables globales ne présentent pas de corrélation significative entre elles. Pour la grande majorité des incréments, l'EPI, l'IPI et le RPI sont significativement corrélés. Le CPI présente une corrélation significative entre les incréments méso-lingual et disto-lingual (0-45°, 135-180°), méso-lingual et disto-buccal (0-45°, 180-225°), linguo-distal et mésio-buccal (90-135°, 315-360°) (corrélation négative), disto-lingual et disto-buccal (135-180°, 180-225°) ainsi qu'une faible corrélation entre les incréments disto-lingual et bucco-mésial (135-180°, 270-315°). Tous les autres incréments ne présentent pas de corrélation significative.

5.4.2. Analyses discriminantes

Les taux de prédictions correctes de plusieurs analyses linéaires discriminantes (LDA) utilisant différentes combinaisons de variables sont comparées dans la Table 5.3. Les combinaisons choisies font intervenir la DNE, la courbure moyenne standardisée et l'inclinaison ainsi que la CPI pour les quatre incréments d'orientation présentant des différences significatives entre les catégories d'aptitude au cisaillement (Fig. 5.14). Par ailleurs, ces combinaisons excluent mutuellement la CPI des incréments 90-135° et 270-315° car ces deux variables sont significativement corrélées (Table 5.2). Les meilleurs taux de prédiction sont compris entre 60 % et 64 % pour les catégories alimentaires et entre 70 et 74 % pour l'aptitude au cisaillement. Ces scores sont légèrement inférieurs à ceux obtenus sur des échantillons d'anthropoïdes pour des combinaisons impliquant le RFI (Winchester et al., 2014) et l'épaisseur de l'émail (cf. Chapitre 4).

A partir des trois combinaisons présentant les meilleurs taux de prédiction, le régime alimentaire et le champ d'aptitude au cisaillement de *M. pentelicus* ont été réévalués. Pour chaque combinaison, les moyennes des taux de prédiction a posteriori sont présentées dans la Table 5.4. *M. pentelicus* est classé dans plus de 90 % des cas au sein des cercopithecoïdes granivores. Par ailleurs, son champ d'aptitude au cisaillement correspond à celui des cercopithecoïdes cisaillant des aliments coriaces dans plus de la moitié des cas. A titre de comparaison, les taux de prédictions ont également été calculés à partir de l'échantillon total (Table 5.4). Cette fois, *M. pentelicus* est classé parmi les anthropoïdes omnivores et son aptitude à cisailler correspond à celle des anthropoïdes cisaillant des aliments très coriaces comme les THVs.

Par ailleurs, les deux premières composantes des analyses présentant les plus grands pourcentages de prédictions correctes sont représentées graphiquement pour chaque

système de catégorisation (Fig 5.22). S'il y a peu de chevauchement entre les catégories alimentaires, en dehors des omnivores, les aptitudes au cisaillement occupent un espace morphologique très proche.

5.5. Discussion et conclusions

5.5.1 Comportement des variables

La standardisation de la courbure moyenne proposée dans ce chapitre est inédite. Comme le montrent les cartes morphologiques de courbure réalisées avec cette variable (Fig. 5.1), elle permet de visualiser très nettement les crêtes et les vallées de la dent avec la même échelle et ce, quelle que soit la taille de la dent. Il s'agit donc d'une variable adaptée à l'étude du tranchant et qui ne dépend pas de la taille, tout comme la DNE (Bunn et al., 2011). Contrairement à la DNE, elle permet cependant de distinguer les structures convexes et tranchantes, à la courbure positive, des structures concaves ne participant au tranchant de la dent qu'indirectement et dont la courbure est négative. D'autre part, cette nouvelle variable permet de prédire les catégories alimentaires classiques ainsi que l'aptitude au cisaillement au sein des cercopithecoïdes avec un taux de réussite comparable à celui du RFI (Table 5.3).

Utilisée dans ce chapitre comme un indice de réseau, l'orientation des triangles permet de caractériser certaines crêtes de cisaillement. En particulier, les crêtes distales des cuspides et la crista obliqua sont bien détectées par les triangles d'orientation distale. En revanche, les triangles d'orientation 270-315° et 45-90° contribuent en grande partie à la géométrie de la dent plutôt qu'à la morphologie des crêtes de cisaillement mésiales portées par les cuspides (Fig. 5.1). Globalement, les résultats obtenus confirment l'intérêt de l'orientation en tant qu'indice de réseau.

Table 5.3. Taux de prédiction des analyses discriminantes effectuées sur le sous-échantillon de cercopithecoïdes.

	% de prédictions correctes				
		Champ			
Variables	Catégories				
		d'aptitude			
	alimentaires	(cisaillement)			
RFI	0,5806	0,7097			
Courbure	0,6129	0,6774			
Inclinaison	0,5806	0,6452			
Inclinaison+Courbure	0,5806	0,6774			
Inclinaison+CPI90135	0,5484	0,6452			
Inclinaison+CPI90135+CPI135180	0,5484	0,6452			
Inclinaison+CPI90135+CPI225270	0,5484	0,6452			
Inclinaison+CPI90135+CPI135180+CPI225270	0,5161	0,6452			
Inclinaison+CPI270315	0,6129	0,6129			
Inclinaison+CPI270315+CPI135180	0,5161	0,6452			
Inclinaison+CPI270315+CPI225270	0,5806	0,6452			
Inclinaison+CPI270315+CPI135180+CPI225270	0,5161	0,7097			
DNE	0,5806	0,4839			
DNE+Inclinaison	0,5484	0,6452			
DNE+Courbure	0,5484	0,6774			
DNE+Inclinaison+Courbure	0,5484	0,4839			
DNE+Inclinaison+CPI90135	0,5484	0,4839			
DNE+Inclinaison+CPI90135+CPI135180	0,5161	0,6774			
DNE+Inclinaison+CPI90135+CPI225270	0,5161	0,5806			
DNE+Inclinaison+CPI90135+CPI135180+CPI225270	0,4839	0,6452			
DNE+Inclin+CPI270315	0,6452	0,4839			
DNE+Inclin+CPI270315+CPI135180	0,6129	0,7097			
DNE+Inclin+CPI270315+CPI225270	0,5484	0,6452			
DNE+Inclin+CPI270315+CPI135180+CPI225270	0,5161	0,7419			

Table 5.4. Taux de prédiction du régime alimentaire et de l'aptitude au cisaillement de *Mesopithecus pentelicus*.

Variables	Echantillon	Moyenne des prédictions (%)				
	Cercopithe-					
	coidea					
		Folivore	Frugivore	Omnivore	Granivore	
DNE+Inclin+CPI270315 DNE+Inclin+CPI135180+CPI270315 Inclin+CPI270315		0,0063 0,0235 0,0098	0,0013 0,0011 0,0019	0,0122 0,0309 0,015	0,9801 0,9445 0,9732	
		Fragile	Coriace	THV		
DNE+Inclin+CPI135180+CPI225270		0,2256	0,598	0,1763		
+CPI270315 DNE+Inclin+CPI135180+CPI270315 DNE+Inclin+CPI135180+CPI225270		0,2212 0,1261	0,6832 0,813	0,0956 0,0608		
	Total					
		Folivore	Frugivore	Omnivore	Granivore	
DNE+Inclin+CPI270315 DNE+Inclin+CPI135180+CPI270315 Inclin+CPI270315		0,0634 0,1413 0,0586	0,1652 0,1221 0,1328	0,4525 0,5225 0,4621	0,3189 0,2141 0,3464	
		Fragile	Coriace	THV		
DNE+Inclin+CPI135180+CPI225270		0,0637	0,4252	0,5112		
+CPI270315 DNE+Inclin+CPI135180+CPI270315 DNE+Inclin+CPI135180+CPI225270		0,0719 0,0563	0,3278 0,4299	0,6003 0,5138		

En ce qui concerne les variables par incrément d'orientation, ce chapitre démontre l'intérêt de la courbure moyenne par incrément. La CPI permet de mesurer la capacité à cisailler au moins pour les incréments d'orientation buccale et distale (Fig. 5.6, 5.7, 5.14 et 5.15).

De plus, le signal porté par les incréments est hétérogène : la CPI apporte une information différente de la courbure moyenne standardisée globale.

Ce n'est pas le cas des autres variables par incrément, dont la distribution entre les huit incréments d'orientation est homogène. De plus, leur capacité à distinguer les catégories alimentaires et les aptitudes au cisaillement est globalement similaire à celle des variables mesurant un signal sur l'ensemble de la dent (Table 5.2). Ces variables n'apportent donc pas vraiment d'information supplémentaire par rapport à leur contrepartie globale.

Ce chapitre identifie une correspondance entre l'IPI et le RPI. Ces deux paramètres permettent de distinguer les catégories alimentaires ou les aptitudes au cisaillement de manière significative pour les mêmes incréments (Fig. 5.10 à 5.13 et Fig. 5.18 à 5.21). Sachant que le RFI et l'inclinaison sont fortement anti-corrélés (Table. 5.2 ; Guy et al., 2013), cela semble indiquer une forte corrélation entre la pente (qui mesure l'angle avec le plan occlusal, compris entre 0 et 90°), l'inclinaison (qui correspond à la pente mais exprimée par un angle avec le plan occlusal compris entre 90° et 180°) et le RFI. En d'autres termes le RFI, l'inclinaison et vraisemblablement la pente mesurent le même aspect morphologique, mais de manière différente. Ce résultat est compatible avec la démonstration effectuée dans le Chapitre 1, qui relie le RFI et la pente θ au niveau d'un triangle donné par la relation suivante :

$$RFI = \frac{1}{\cos(\theta)}$$

Le RFI n'en demeure pas moins un excellent outil de distinction des régimes alimentaires chez les primates, comme le démontre le taux de prédiction élevé obtenu à partir des valeurs de RFI de l'échantillon (Table 5.3).

5.5.2. Interprétations morpho-fonctionnelles

L'objectif de ce chapitre est d'évaluer dans quelle mesure les structures impliquées dans le cisaillement sont soumises à une pression de sélection venant de la coriacité des aliments cisaillés. Pour commencer, les différences d'aptitude au cisaillement peuvent être détectées à l'aide de plusieurs paramètres, dont la DNE, la courbure moyenne, l'EPI et la CPI. Ces paramètres mesurent le tranchant de la dent ou d'une partie de la dent. En particulier, l'EPI permet de distinguer la capacité à cisailler des aliments de coriacité des aliments exerce manifestement une pression de sélection sur la dent, en particulier sur son tranchant. Dans un premier temps, l'hypothèse nulle impliquant que la coriacité n'exerce aucune pression de sélection sur le tranchant de la dent (hypothèse 1) peut donc être rejetée.

En ce qui concerne l'hypothèse d'homogénéisation du tranchant (hypothèse 3), le fait que l'EPI soit homogène entre les incréments et qu'elle distingue la capacité à cisailler dans toutes les directions ne suffit pas à la valider. Comme détaillé auparavant, le calcul de la DNE ne permet pas de distinguer les structures creuses des structures en relief et donc, à fort tranchant qui caractérisent les outils de cisaillement. En outre, la CPI permet de distinguer significativement les aptitudes au cisaillement uniquement pour les incréments buccaux et disto-linguaux. Une partie de ces incréments (90-135°, 135-180° et 225-270°) contribuent à la morphologie et au tranchant des crêtes de cisaillement (notamment les crêtes distales des cuspides) chez les anthropoïdes. Il semble donc que l'hypothèse d'homogénéisation du tranchant puisse être rejetée et l'hypothèse de concentration du tranchant (hypothèse 2), validée dans le cas précis des crêtes de cisaillement distales chez les anthropoïdes.

Lorsque le modèle est restreint aux cercopithecoïdes, les taux de prédiction plutôt bas du champ d'aptitude au cisaillement (Table 5.3) et surtout le chevauchement des catégories observable graphiquement (Fig. 5.22) impliquent que la méthode n'est pas suffisamment fiable pour accepter l'hypothèse de concentration du tranchant chez les cercopithecoïdes. D'autre part, la prédiction de l'aptitude au cisaillement de *Mesopithecus pentelicus* change en fonction de l'échantillon comparatif choisi, passant des aliments coriaces au sein des cercopithecoïdes aux aliments très coriaces au sein des anthropoïdes. En termes de régime alimentaire classique, les prédicitons pour *M. pentelicus* passent également d'un régime granivore au sein des cercopithecoïdes à un régime omnivore au sein des anthropoïdes. En l'état, ce chapitre ne présente pas de résultats suffisamment robustes pour inférer l'aptitude au cisaillement de *Mesopithecus*.

Il y a plusieurs explications possibles à ce manque de précision : tout d'abord, l'échantillon comparatif de cercopithecoïdes souffre d'un biais d'échantillonnage important puisque sur 31 spécimens, 24 cisaillent des aliments coriaces. En effet, peu d'espèces de cercopithèques ou de colobes n'incluent pas d'aliments coriaces dans leur alimentation (Annexes ii).

Le taux de prédiction bas peut également venir d'un imprécision dans l'attribution des catégories d'aptitude au cisaillement. D'une part, cette attribution s'est faite à partir de la bibliographie existante sur le régime alimentaire et les propriétés mécaniques des aliments (cf. Annexe ii). Or, cette dernière est très lacunaire, en particulier pour les colobes et les cercopithèques. D'autre part, la catégorie « THV » proposée dans ce chapitre a été attribuée aux genres *Semnopithecus*, *Gorilla*, *Pan* et *Pongo*. Or, ces deux derniers genres consomment également des aliments durs, en particulier *Pongo* (Suzuki, 1969 ;

Sugiyama, 1986 ; Vogel et al., 2009 ; Harrison et Marshall, 2011 ; Georgiev et al., 2015). La consommation d'aliments durs, notamment en tant qu'aliments de secours pendant les périodes de disette, peut exercer une pression de sélection sur la capacité à cisailler. De cette pression de sélection peut résulter un compromis morphologique entre le besoin de consommer une grande quantité d'aliments coriaces en un temps limité et la nécessité de prévenir les fractures de la dent en cas de consommation d'aliments durs. Cela expliquerait pourquoi les primates durophages ont des scores de quotient de cisaillement globalement bas (Anthony et Kay, 1993 ; Winchester et al., 2014) alors que certains genres durophages peuvent incorporer de grandes quantités d'éléments coriaces dans leur alimentation de façon saisonnière (e.g., *Pithecia*, Happel, 1982 ; Johns, 1986 ; *Lophocebus albigena*, Poulsen et al., 2001).

En conclusion, il est délicat de préciser l'aptitude au cisaillement de *Mesopithecus pentelicus* sans se baser sur la faible épaisseur de son émail (Chapitre 4). Cependant, les résultats obtenus confirment l'importance des aliments durs dans l'alimentation de ce singe fossile, puisqu'il est classé tantôt avec les cercopithecoides granivores, tantôt avec les hominoïdes omnivores cisaillant des THVs mais dépendant également d'aliments de repli durs comme *Pan* ou *Pongo* (Table 5.4 ; Fig. 5.22). D'autre part, ce chapitre démontre que l'orientation peut être utilisée comme paramètre de réseau pour étudier le tranchant des molaires au niveau des crêtes de cisaillement distales des cuspides. Cela implique que d'autres aspects de la dent, comme l'épaisseur de l'émail, peuvent aussi être étudiés en fonction de l'orientation afin d'être interprétés dans le cadre des mouvements masticatoires.

CHAPITRE 6 – CHAMP DE CRACKING, VARIATION ET DISTRIBUTION SPATIALE DE L'ÉPAISSEUR DE L'ÉMAIL

Abstract

Because thick enamel may prevent tooth failure, enamel production is highly susceptible to natural selection. Consequently, it has been suggested that primates consuming hard or abrasive food on a regular basis have thick-enameled molars in comparison to primates consuming soft food. Furthermore, variation in spatial distribution of the enamel thickness (ETSD) is expected to reflect tooth adaptation to durophagy and more specifically hard food cracking. Still a proper methodology to quantify ETSD remains to be developed.

Here we introduce new dental topographic variables for measuring ETSD as well as enamel thickness 3D variation. From 3D virtual reconstructions of the enamel cap of 32 species of anthropoid primates, we computed the following variables: (1) 3D geometric enamel thickness; (2) enamel pachymetric profiles; (3) enamel thickness per increment of occlusal orientation ; (4) enamel thickness per increment of elevation.

Using variables (1), (2) and (4), we tested the hypothesis that cusp and crest tips of primates adapted to hard food cracking are characterized by relatively thick apical enamel. In addition, we used variable (3) to test whether jaw movements during mastication have some influence in ETSD.

Mean enamel thickness appears to be homogenously distributed between the increments

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail

of orientation and elevation. This is interpreted as a conservative adaptation providing more resistance against occlusal stress, which helps the tooth not to fracture. Further investigation is required, especially regarding (4) enamel thickness per increment of elevation which might depend on developmental processes in unworn teeth.

We predict that *Mesopithecus pentelicus* had a good ability to crack hard food such as seeds in spite of its relatively thin enamel. This is consistent with previous results using 2D dental microwear analysis, 2.5D microwear textural analysis as well as dental topography. Overall, results show that there might be more than one modality of hard food cracking. They also point toward a strong influence of average enamel thickness over ETSD. Still, assessing ETSD with dental topography offers multiple possibilities for deciphering dental evolution of extant and extinct primates.

6.1. Introduction

L'émail dentaire des primates se compose d'un grand nombre de cristaux d'hydroxyapatite arrangés en un réseau doté d'une microstructure complexe (Osborn, 1981 ; Koenigswald et Clemens, 1992 ; Maas et Dumont, 1999 ; Martin et al., 2003). Il est initialement sécrété sous la forme d'un tissu mou, partiellement minéralisé et composé à environ 70% d'eau et de matière organique (Robinson et al., 1995). Pendant le développement, cette tendance s'inverse et l'émail se minéralise massivement, parfois à plus de 90% (Robinson et al., 1995 ; Lucas, 2004).

L'épaisseur de l'émail est déterminée durant la phase de sécrétion de l'amélogenèse (Athanassiou-Papaefthymiou et al., 2011). Elle dépend du taux de croissance apicale (en mm/jour) multiplié par la durée de la phase de sécrétion et varie en fonction de l'angle de croissance des cristaux d'émail par rapport à la jonction émail-dentine (JED) (Grine and Martin, 1988; Dean, 2000; Simmer et al., 2010). L'épaisseur de l'émail est un caractère plastique dépendant de plusieurs facteurs de transcription (Cobourne et Sharpe, 2003 ; Lezot et al., 2008 ; Simmer et al., 2010 ; Athanassiou-Papaefthymiou et al., 2011 ; Lacruz et al., 2012 ; Horvath et al., 2014) et susceptible d'évoluer en un très court laps de temps (Daubert et al., 2016). Cette plasticité permettrait à la dent de s'adapter en quelques milliers d'années aux changements environnementaux (Le Luyer et al., 2014 ; Ungar et Hlusko, 2016).

En termes de propriétés mécaniques, l'émail est plus cassant que la dentine, mais il est aussi plus anisotrope (Spears et al., 1993) et environ 10 fois plus dur (Marshall et al., 2001 ; Cuy et al., 2002 ; Lucas et al., 2004). Un émail épais permettrait de diminuer la

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail

déformation en cas de stress (Lucas et al., 2008) et d'augmenter la résistance de la dent face au stress, notamment pendant la consommation d'aliments durs (Molnar et Gantt, 1977 ; Kay 1981 ; Martin, 1983 ; 1985 ; Dumont, 1995 ; Shellis et al., 1998 ; Lambert et al., 2004 ; Vogel et al., 2008 ; Constantino et al., 2011 ; McGraw et al., 2012 ; Strait et al., 2013; Smith et al., 2015 ; voir cependant Pampush et al., 2013). L'épaisseur de l'émail peut également être liée à l'abrasivité des aliments. Plusieurs espèces consommant des aliments très abrasifs présentent un émail particulièrement épais, par exemple *Daubentonia madagascariensis* ou *Cebus apella* (Rabenold et Pearson, 2011). Un émail épais prolonge la durée de vie de la dent en limitant l'usure (Maas, 1991 ; Teaford et al., 1996) et en retardant l'exposition de la dentine, plus fragile (Osborn, 1981 ; Macho et Spears, 1999 ; Rabenold et Pearson, 2011). Par ailleurs, Olejniczak et al. (2008b) ont émis l'hypothèse qu'un émail épais pourrait être une adaptation à une nourriture coriace.

En plus de l'épaisseur absolue de l'émail, la distribution de l'épaisseur de l'émail à la surface de la dent pourrait porter un signal adaptatif (Schwartz, 2000 ; Lucas et al., 2008). L'émail épais est distribué préférentiellement sur les cuspides dites « fonctionnelles » des molaires chez les hominoïdes, c'est à dire les cuspides linguales pour les molaires supérieures et les cuspides buccales pour les molaires inférieures (Macho et Berner, 1993 ; Schwartz, 2000 ; Kono et al., 2002). Cette hétérogénéité de l'épaisseur de l'émail peut s'expliquer par des différences d'implication entre les cuspides, notamment lors des actions de cracking. Berthaume et al. (2013) ont montré au travers de simulations biomécaniques que la configuration des cuspides joue un rôle important dans la distribution du stress à la surface de la dent. En particulier, les structures en contact avec un objet dur et cassant sont soumises à un grand stress. Ce stress est mieux dissipé

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail lorsque la dent est composée d'une combinaison de cuspides mousses et tranchantes : les cuspides mousses dissipent alors la tension tandis que les cuspides tranchantes exercent davantage de pression sur la nourriture à fracturer. Un émail plus épais permettrait aux cuspides dites « fonctionnelles » de mieux résister en augmentant leur résistance au stress, en diminuant leur courbure (Guy et al., 2015) et en améliorant leur résilience à l'usure. Les cuspides dites « non fonctionnelles », au contraire, seraient plus tranchantes, un phénomène amplifié par un émail fin (Rosenberger, 1992).

Chez plusieurs espèces de primates, les facettes mésiales ont également un émail moins épais que les facettes distales (Macho et Berner, 1993 ; Schwartz, 2000; voir cependant Spencer, 1998 ; Kono et al., 2002). Lorsqu'il est présent, ce gradient mésio-distal peut être interprété comme une adaptation à l'augmentation des contraintes à mesure que l'on se déplace vers l'extrémité distale de la rangée dentaire, où le stress imposé à la dent est maximal (Osborn and Baragar, 1985; Koolstra et al., 1988).

Dans le Chapitre 4, l'étude de l'épaisseur relative de l'émail de *Mesopithecus pentelicus* indique un régime folivore. Les autres aspects de la dent i.e., relief, tranchant et complexité indiquent plutôt une consommation d'aliments durs. *M. pentelicus* présente un émail relativement fin, tout comme les colobes consommant des graines dures en appoint de leur régime folivore (Dasilva, 1992; Guo et al., 2007 ; Wright et Willis, 2012 ; Ehlers-Smith et al., 2013). Cependant, la distribution de l'émail chez ces colobes n'a pas encore été étudiée et pourrait porter un signal lié à la durophagie.

A partir de la distribution de l'émail, ce chapitre évalue l'aptitude de plusieurs primates actuels ainsi que celle de *M. pentelicus* à consommer des aliments durs au travers des actions de cracking (note : ce terme n'a pas de traduction satisfaisante en français

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail

puisque l'écrasement désigne déjà le *grinding*, j'ai donc choisi de conserver le terme anglais). Le cracking permet d'accéder à une source de nourriture en fracturant sa protection. Tout comme les actions d'écrasement (*crushing*, Hiimae et Kay, 1974 ; Kay, 1975) ou de perçage (*puncturing*, cf. Chapitre 3), le cracking correspond à l'exercice d'une forte pression orthale au niveau de l'aliment consommé. Contrairement au *crushing* qui intervient pendant la mastication, c'est à dire au cours d'un cycle d'occlusions répétées entre les dents et dont l'objectif est la fragmentation de la nourriture, le cracking n'est pas impliqué dans la mastication. Le stress exercé sur la dent pendant les actions de cracking n'est pas localisé sur les facettes d'écrasement, comme c'est le cas lors de la mastication d'aliments durs, mais au niveau des structures les plus hautes du bassin occlusal (sommet des cuspides, crêtes, crénulations).

Le cracking diffère également des actions de perçage par la façon dont la nourriture est fracturée. Le perçage a pour objectif de créer un trou dans une protection (e.g., la cuticule d'un insecte) pour accéder aux ressources qu'elle protège. La dent écarte les pans de la protection, provoquant des fractures de mode I (Lucas, 2004). Au contraire, le cracking exerce un stress sur l'objet jusqu'à ce que ce dernier cède, provoquant essentiellement des fractures de mode II (Lucas, 2004).

A quel point la distribution de l'émail permet-elle de discriminer les champs mécaniques de cracking ? Afin d'apporter des éléments de réponse à cette question, ce chapitre teste les hypothèses suivantes :

1. Hypothèse nulle : La distribution de l'émail ne dépend pas du champ d'aptitude au cracking.

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail

- 2. Hypothèse de concentration de l'émail : les zones de la dent les plus sollicitées pendant les actions de craquage, par exemple le sommet des crêtes et des cuspides, ont un émail significativement plus épais par rapport au reste de la dent. Cette différence est significativement plus grande chez les espèces de primates fracturant des aliments durs et/ou coriaces.
- 3. Hypothèse de distribution homogène de l'émail : chez les espèces de primates fracturant des aliments durs et/ou coriaces, l'émail ne se concentre pas au niveau des structures sollicitées pendant le craquage, mais se disperse sur toute la surface de la dent, augmentant sa résistance globale au détriment des structures.

Afin de tester ces hypothèses, la variation de l'épaisseur de l'émail a été évaluée au sein de l'échantillon. Pour cela, l'épaisseur moyenne (AET, pour *average enamel thickness*) et l'épaisseur relative de l'émail (RET, pour *relative enamel thickness*) ont été calculées selon deux approches, une approche géométrique et une volumétrique (cf. Chapitre 1). L'AET géométrique mesure l'épaisseur de l'émail en tant que distance euclidienne la plus courte entre la surface externe de l'émail (SEE) et la JED (Kono et al., 2002 ; Guy et al., 2013 ; 2015), tandis que l'AET volumétrique estime l'épaisseur moyenne de l'émail à partir du volume de la capsule d'émail divisé par la surface 3D de la JED (Kono, 2004 ; Olejniczak et al., 2008a).

D'autre part, des outils topographiques inédits ont été développés afin d'évaluer la distribution spatiale de l'épaisseur de l'émail de façon quantitative :

 L'épaisseur moyenne par incrément d'orientation (AETPI) se calcule en combinant l'épaisseur moyenne géométrique de l'émail avec un indice de réseau : l'orientation par rapport à l'axe mésio-distal dans le plan occlusal (Guy et al., 2013).
Concrètement, l'orientation permet de définir huit incréments de 45° correspondant à une orientation mésio-linguale, linguo-mésiale, etc. dans le sens des aiguilles d'une montre. L'AETPI se calcule en faisant la moyenne de l'épaisseur géométrique des triangles de même incrément d'orientation. L'AETPI permet de déterminer si l'une des orientations présente un émail significativement plus épais que les autres, ce qui pourrait indiquer que la mastication et/ou le cracking d'aliments résistants exerce une contrainte plus importance dans cette direction.

- L'épaisseur relative par incrément d'orientation (RETPI) est une standardisation de l'AETPI par la racine cubique du volume de dentine compris dans la capsule d'émail, ce volume étant pris dans son intégralité au dessus du point le plus bas du bassin occlusal. Cette standardisation permet de comparer l'épaisseur par incrément d'orientation entre espèces de tailles différentes.
- L'épaisseur moyenne de haut relief (HR-AET) correspond à la moyenne de l'épaisseur géométrique de l'émail pour tous les triangles de haut relief, c'est à dire dont l'élévation correspond à >50 % de l'élévation maximale de la surface occlusale. De la même façon, l'épaisseur moyenne de bas relief (BR-AET) correspond à la moyenne de l'épaisseur géométrique de l'émail pour tous les triangles de bas relief, c'est à dire dont l'élévation correspond à <50 % de l'élévation maximale de la surface occlusale. L'intérêt de cette variable est de discriminer l'épaisseur de l'émail au sommet des cuspides de l'épaisseur de l'émail dans les vallées de la dent.
- L'épaisseur relative de haut relief (HR-RET) et de bas relief (BR-RET), calculées en divisant respectivement l'HR-AET et la BR-RET par la racine cubique du volume de dentine compris dans la capsule d'émail, ce volume étant pris dans son intégralité

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail au dessus du point le plus bas du bassin occlusal.

6.2. Distribution spatiale de l'épaisseur de l'émail

6.2.1 Description anatomique

Les cartes morphométriques de l'épaisseur géométrique de l'émail permettent de visualiser la distribution de l'épaisseur à la surface de la dent (Fig. 6.1). Quelle que soit l'espèce étudiée, la distribution de l'émail épais est visiblement hétérogène. Ainsi, chez les platyrrhiniens, l'émail épais est essentiellement situé au niveau des cuspides et des crêtes d'émail. Plus particulièrement, ce sont les cuspides linguales qui portent l'émail le plus épais. En revanche, le gradient d'épaisseur mésio-distal n'est pas présent chez toutes les espèces (Fig. 6.1B et C).

Les cercopithecoïdes présentent eux aussi un émail plus épais du côté lingual, à l'exception notoire des colobes qui sont caractérisés par un émail modérément épais sur le mur externe à la fois du côté lingual et du côté buccal. Chez tous les cercopithecoïdes de l'échantillon, l'émail est particulièrement épais au niveau du protocone et de la posthypocrista. De plus, les lophes sont généralement dotés d'un émail très épais (Fig. 6.1 D et F).

Conformément à de précédentes études, l'émail est distribué préférentiellement sur les cuspides dites « fonctionnelles » des molaires supérireures chez les grands singes, c'est à dire sur les cuspides linguales (Macho et Berner, 1993 ; Schwartz, 2000 ; Kono et al., 2002). De plus, le gradient d'épaisseur mésio-distal est bien visible chez *Pongo* et *Pan*, mais pas chez *Hylobates* (Fig. 6.1G, H et I). L'émail est également épais au niveau des crêtes, en particulier de la crista obliqua. Enfin, il convient de noter que l'émail au niveau des crénulations est épais chez *Pongo*, mais pas chez *Pan* ou *Pithecia* (Fig. 6.1B, G et H).



Figure 6.1. Cartes morphométriques de la distribution de l'épaisseur géométrique de l'émail au sein des différents groupes étudiés. Afin de localiser les zones d'émail épais au sein de chaque dent malgré les différences d'échelle, l'épaisseur est représentée à l'aide d'une échelle relative. A, *Cebus capucinus*; B, *Pithecia pithecia*; C, *Ateles* sp.; D, *Cercocebus torquatus*; E, *Cercopithecus diana*; F, *Piliocolobus badius*; G, *Pongo pygmaeus*; H, *Pan troglodytes*; I, *Hylobates* sp. Barre d'échelle, 1 mm.

6.2.2. Variation de l'épaisseur de l'émail

L'AET volumétrique permet d'estimer l'épaisseur de l'émail moyenne et semble donc peu adaptée à l'étude de la variation de l'épaisseur de l'émail. L'AET géométrique permet au contraire de détailler les statistiques descriptives de l'épaisseur de l'émail moyenne (Table 6.1) et relative (Table 6.2). En outre, l'AET géométrique et l'AET volumétrique présentent une corrélation linéaire modérée (R=0,18 ; p<10⁻⁵) (Fig. 6.2A). En revanche, la RET géométrique et la RET volumétrique montrent une faible corrélation (R=0,04 ; p<10⁻⁵) (Fig.

6.2B).

Table 6.1.	Variation	de l'épaisseur	de l'émail moyen	ne (AET).

Ecnàco						
Espece	moy	max	min	sd	CV	AET VUI.
Alouatta sp	0,3293	0,5132	0,0712	0,0595	0,1807	0,2620
Ateles sp	0,2997	0,5132	0,0887	0,0882	0,2943	0,1692
Callicebus cupreus	0,2254	0,3398	0,0634	0,0387	0,1717	0,1249
Callithrix jacchus	0,1169	0,2057	0,0197	0,0359	0,3071	0,0838
Cebus apella	0,4646	0,7304	0,2271	0,0994	0,2139	0,2476
Cebus capucinus	0,4873	0,7576	0,2377	0,0989	0,2030	0,3418
Cercocebus sp	0,6768	1,0960	0,0985	0,1680	0,2482	0,5601
Cercocebus galeritus	0,6918	1,0015	0,2107	0,1622	0,2345	0,5709
Cercocebus torquatus	0,7449	1,0801	0,2158	0,1837	0,2466	0,5523
Cercopithecus campbelli	0,5120	0,7604	0,0631	0,1266	0,2473	0,3588
Cercopithecus cephus	0,4573	0,7417	0,0374	0,0937	0,2049	0,3665
Cercopithecus diana	0,5674	0,8149	0,1634	0,1262	0,2224	0,3817
Cercopithecus nictitans	0,4461	0,6921	0,0584	0,1245	0,2791	0,3135
Cercopithecus pogonias	0,5481	0,8430	0,0966	0,1296	0,2365	0,4132
Colobus angolensis	0,5014	0,7735	0,0961	0,1137	0,2268	0,4004
Colobus guereza	0,5204	0,8661	0,0238	0,0985	0,1893	0,5205
Colobus polykomos	0,4852	0,8238	0,1469	0,0958	0,1974	0,4114
Erythrocebus patas	0,5295	0,7184	0,1940	0,0995	0,1879	0,3922
Gorilla gorilla	1,0831	1,5458	0,5388	0,1966	0,1815	0,7294
<i>Hylobates</i> sp	0,5292	0,7618	0,2637	0,1106	0,2090	0,4568
Lagothrix lagotricha	0,4649	0,7239	0,1334	0,0972	0,2091	0,4640
Lophocebus albigena	0,7670	1,0887	0,1197	0,1648	0,2149	0,5517
Lophocebus atterimus	0,7016	1,0348	0,1303	0,1518	0,2164	0,5336
Pan paniscus	0,7999	1,1608	0,2810	0,1778	0,2223	0,6123
Pan troglodytes	0,8272	1,2843	0,2669	0,1987	0,2402	0,7281
Papio anubis	1,0730	1,4985	0,2190	0,1826	0,1702	0,7931
Papio cynocephalus	1,1960	1,5726	0,6437	0,1610	0,1346	0,9826
Piliocolobus badius	0,5084	0,7368	0,1319	0,1035	0,2036	0,4119
Pithecia pithecia	0,2660	0,4224	0,0734	0,0518	0,1947	0,1959
Pongo pygmaeus	1,1402	1,6936	0,4919	0,2130	0,1868	0,6945
Procolobus verus	0,3187	0,4748	0,0228	0,0798	0,2504	0,2528
Semnopithecus entellus	0,6333	0,9143	0,0243	0,1326	0,2094	0,3443

AET vol., épaisseur volumétrique moyenne de l'émail ; cv, coefficient de variation ; Sd, écart-type.

Ecnàco						
Lopece	moy	max	min	sd	CV	
Alouatta sp	0,1329	0,2071	0,0287	0,0240	0,1806	0,1309
Ateles sp	0,1146	0,1902	0,0374	0,0315	0,2749	0,0890
Callicebus cupreus	0,0821	0,1241	0,0218	0,0144	0,1754	0,0962
Callithrix jacchus	0,0600	0,1056	0,0101	0,0184	0,3067	0,1063
Cebus apella	0,3445	0,5416	0,1684	0,0737	0,2139	0,1956
Cebus capucinus	0,6228	0,9683	0,3038	0,1264	0,2030	0,2483
Cercocebus sp	0,3071	0,4973	0,0447	0,0762	0,2481	0,2500
Cercocebus galeritus	0,2491	0,3606	0,0759	0,0584	0,2344	0,2541
Cercocebus torquatus	0,2124	0,3080	0,0615	0,0524	0,2467	0,2095
Cercopithecus campbelli	0,2625	0,3897	0,0318	0,0650	0,2476	0,1585
Cercopithecus cephus	0,3391	0,5500	0,0277	0,0695	0,2050	0,1358
Cercopithecus diana	0,5732	0,8263	0,1546	0,1302	0,2271	0,1754
Cercopithecus nictitans	0,2016	0,3128	0,0264	0,0563	0,2793	0,1625
Cercopithecus pogonias	0,2462	0,3655	0,0362	0,0541	0,2197	0,1931
Colobus angolensis	0,1274	0,1975	0,0246	0,0280	0,2198	0,1582
Colobus guereza	0,1393	0,2319	0,0064	0,0264	0,1895	0,1701
Colobus polykomos	0,1430	0,2428	0,0433	0,0282	0,1972	0,1529
Erythrocebus patas	0,1566	0,2125	0,0574	0,0294	0,1877	0,1419
Gorilla gorilla	0,2692	0,3828	0,1333	0,0484	0,1798	0,1388
<i>Hylobates</i> sp	0,1560	0,2246	0,0777	0,0326	0,2090	0,1701
Lagothrix lagotricha	0,3674	0,5721	0,1054	0,0768	0,2090	0,2097
Lophocebus albigena	0,2226	0,3157	0,0348	0,0476	0,2138	0,2300
Lophocebus atterimus	0,3123	0,4606	0,0580	0,0676	0,2165	0,2609
Pan paniscus	0,2714	0,3932	0,0960	0,0605	0,2229	0,1826
Pan troglodytes	0,3515	0,5462	0,1143	0,0844	0,2401	0,2186
Papio anubis	0,4070	0,5684	0,0831	0,0693	0,1703	0,1879
Papio cynocephalus	0,4424	0,5817	0,2381	0,0596	0,1347	0,2450
Piliocolobus badius	0,2430	0,3531	0,0621	0,0499	0,2053	0,1513
Pithecia pithecia	0,1637	0,2589	0,0442	0,0316	0,1930	0,1446
Pongo pygmaeus	0,4242	0,6344	0,1691	0,0820	0,1933	0,1703
Procolobus verus	0,1309	0,1954	0,0097	0,0332	0,2536	0,1116
Semnopithecus entellus	0,2374	0,3429	0,0087	0,0501	0,2110	0,1095

Table 6.2. Variation de l'épaisseur de l'émail relative (RET).

RET vol., épaisseur volumétrique relative de l'émail ; cv, coefficient de variation ; Sd, écart-type.



Figure 6.2. Diagrammes bivariés de l'épaisseur de l'émail géométrique en fonction de l'épaisseur de l'émail volumétrique. A, AET ; B, RET. En bleu, droites de régression linéaire.

La variation de l'AET géométrique est représentée à l'aide de profils dits « pachymétriques » (Fig. 6.3). Il s'agit d'une forme de diagramme bivarié traçant l'épaisseur de l'émail en fonction de sa fréquence cumulée. Si aucun profil durophage ne semble se distinguer, les cercopithecidés présentent des profils globalement plus concaves (Fig. 6.3D-F). Cela est vraisemblablement dû à la lophodontie, plus ou moins développée chez les espèces présentant ce profil. En effet, la présence de lophes dont l'émail apical est épais déporte le profil pachymétrique vers le haut, un phénomène accentué par le fait que cette partie de la dent présente généralement un émail peu épais chez les formes non-lophodontes.

A l'inverse, le profil de *Cebus capucinus* est majoritairement convexe. Chez cette espèce, la majorité de la surface est moins épaisse que l'AET. Cela s'explique d'une part par le fait que l'AET de *C. capucinus* est relativement élevée, d'autre part parce que la dent présente une épaisseur peu contrastée sur la majeure partie de sa surface (Fig. 6.1A).



Figure 6.3. Profils « pachymétriques » représentant l'épaisseur géométrique de l'émail en fonction de sa fréquence cumulée pour chaque spécimen. Le point figuré sur les profils a pour image l'AET géométrique.



Figure 6.4. Distribution de l'épaisseur moyenne de l'émail par incrément d'orientation (AETPI) en vue occlusale, exprimée en pourcentage de la plus haute valeur d'épaisseur parmi les huit incréments, en moyenne pour chaque espèce de primate actuel de l'échantillon. En pointillé, épaisseur maximale par incrément (échelle par rapport à l'AETPI non respectée).



Figure 6.5. Diagrammes bivariés représentant la variation de l'épaisseur de l'émail en fonction des incréments d'élévation. A, HR-AET vs LR-AET ; B, LR-AET vs AET globale ; C, HR-AET vs AET globale ; D, HR-RET vs LR-RET ; E, LR-RET vs RET globale ; F, HR-RET vs RET globale. Les cartes morphométriques d'épaisseur de l'émail montrent le découpage d'une dent de *Semnopithecus entellus* par incrément de haut relief (cuspides seules), de bas relief (vallée et fossae seules) ou sans incrément (dent complète). En bleu, droites de régression linéaire.

6.2.3. Épaisseur de l'émail par incréments

L'épaisseur moyenne de l'émail ne présente pas de différence significative entre les différents incréments d'orientation (Kruskal-Wallis = 0,6222 ; p=0,99). Graphiquement, l'épaisseur moyenne de l'émail est distribuée de manière homogène entre les huit incréments d'orientation et aucune différence notoire n'est visible (Fig. 6.4). C'est aussi le cas de l'épaisseur maximale de l'émail. Cela traduit vraisemblablement une indépendance de l'épaisseur de l'émail et de l'orientation par rapport à l'axe mésio-distal.

La HR-RET et la LR-RET présentent une corrélation linéaire significative (R=0,32, p<10⁻⁵). De plus, la RET géométrique globale est significativement corrélée à la RET par incrément de relief, que ce soit pour la LR-RET (R=0,90, p<10⁻⁵) ou la HR-RET (R=0,49, p<10⁻⁵). Ces corrélations sont visibles graphiquement (Fig. 6.5).

6.3. Influence du régime alimentaire et du champ d'aptitude au craquage sur la distribution de l'épaisseur de l'émail

La RETPI permet de distinguer les catégories alimentaires pour chacun des huit incréments d'orientation (test de Kruskal-Wallis ; p<0,005). Plus précisément, l'émail des espèces omnivores est significativement plus épais que celui des espèces folivores (Fig. 6.6). Il n'y a aucune autre différence significative entre les catégories alimentaires.

En ce qui concerne le champ d'aptitude au cracking, la RETPI permet de distinguer les catégories de cracking pour chacun des huit incréments (test de Kruskal-Wallis ; p<0,005).



Figure 6.6. Diagrammes en boîte de la RETPI pour chaque incrément d'orientation, avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de courbure moyenne entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 6.7. Diagrammes en boîte de la RETPI pour chaque incrément d'orientation, avec le champ d'aptitude au cracking comme facteur. Les incréments pour lesquels la différence de courbure moyenne entre les catégories est significative (test non paramétrique de Kruskal-Wallis) sont indiqués en rouge sur le diagramme circulaire, et les différences significatives au sein de chaque incrément sont indiquées par un astérisque.



Figure 6.8. Diagrammes en boîte de la RET pour chaque incrément d'élévation, avec comme facteurs le régime alimentaire (A, C) et le champ d'aptitude au cracking (B, D). Légende : cf. Fig. 6.6 et 6.7.

Les espèces fracturant des aliments tendres ont un émail significativement plus fin que celui des espèces fracturant des aliments durs et des espèces fracturant des aliments durs et coriaces. (Fig 6.7).

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail En outre, la RET géométrique ne présente aucune différence significative avec la HR-RET (test de Kruskal-Wallis ; p<10⁻⁵) et la BR-RET (test de Kruskal-Wallis ; p<10⁻⁵). L'émail des espèces omnivores est plus épais que celui des autres espèces, que le relief soit haut ou bas (Fig. 6.8). En ce qui concerne le champ de cracking, les espèces fracturant des aliments tendres montrent également un émail significativement plus fin que celui des espèces fracturant des aliments durs ou des aliments durs et coriaces (Fig. 6.8).

6.4. (Ré)évaluation du champ d'aptitude au cracking de Mesopithecus pentelicus

6.4.1. Corrélation entre les variables

Lorsque la phylogénie est prise en compte, la RET géométrique est significativement corrélée à toutes les expressions de l'épaisseur de l'émail et de sa distribution, y compris la RET volumétrique (Table 6.3). Cela veut vraisemblablement dire que toutes ces variables évaluant la RET ou sa distribution mesurent un signal morphologique similaire. La RET géométrique n'est corrélée à aucune variable mesurant un autre aspect que l'épaisseur de l'émail.

En dehors des variables mesurant l'épaisseur de l'émail, l'indice de relief (RFI) *sensu* Boyer (2008) présente une corrélation significative avec la courbure et l'inclinaison. De plus, l'énergie normale de Dirichlet (DNE) et le comptage des patchs d'orientation (OPC) présentent aussi une forte corrélation. La courbure est très faiblement anti-corrélée à l'inclinaison, à la DNE et à l'OPC. Les autres variables ne sont pas corrélées entre elles.

Table 6.3. Analyse phylogénétique généralisée des moindres carrés (PGLS) détaillant la corrélation entre les variables.

Variables	Correlation	SE	Р	t-value	AIC	AICC	logL	Lambda
RETgeo~Courbure	-0,0433	0,2642	0,8711	-0,1640	-23,6828	-23,1828	13,8414	0,7950
RETgeo~DNE	<10-5	0,0003	0,9044	0,1214	-23,6697	-23,1697	13,8348	0,7950
RETgeo~Inclinaison	0,0015	0,0072	0,8416	0,2020	-23,6978	-23,1978	13,8489	0,7950
RETgeo~RFI	-0,2095	0,6337	0,7437	-0,3306	-23,7716	-23,2716	13,8858	0,7950
RETgeo~RFI	0,0003	0,0005	0,5184	0,6551	-24,1134	-23,6134	14,0567	0,7950
Courbure~DNE	-0,0005 *	0,0002	0,0121	-2,7066	-45,6591	-45,1591	24,8296	0,7950
Courbure~Inclinaison	-0,0153 *	0,0045	0,0022	-3,4195	-49,0991	-48,5991	26,5496	0,8863
Courbure~RFI	1,4568 *	0,3740	0,0006	3,8948	-51,5255	-51,0255	27,7628	0,9088
Courbure~OPC	-0,0010 *	0,0003	0,0041	-3,1573	-47,7810	-47,2810	25,8905	0,7950
DNE~Inclinaison	-8,8613	4,5155	0,0609	-1,9624	330,8262	331,3262	-163,4131	0,9921
DNE~RFI	688,2592	411,4306	0,1068	1,6728	331,1607	331,6607	-163,5803	0,9874
DNE~OPC	1,8141 *	0,0996	<10-5	18,2089	263,4511	263,9511	-129,7255	0,8759
Inclinaison~RFI	-85,8305 *	4,1856	<10-5	-20,5059	78,1757	78,6757	-37,0879	0,7950
Inclinaison~OPC	0,0027	0,0132	0,8402	0,2037	155,8742	156,3742	-75,9371	0,8127
RFI~OPC	<10-5	0,0001	0,8436	-0,1993	-86,0864	-85,5864	45,0432	0,7950
RETgeo~RETvol	1,7717 *	0,4961	0,0015	3,5716	-37,8301	-37,3301	20,9151	0
RETgeo~HR-RET	0,9723 *	0,0250	<10-5	38,9340	-132,8775	-132,3775	68,4388	0,9913
RETgeo~LR-RET	1,0144 *	0,0154	<10-5	65,7183	-162,9004	-162,4004	83,4502	0,7965
RETgeo~CPI045	0,9987 *	0,0156	<10-5	64,1861	-161,2371	-160,7371	82,6186	0,8497
RETgeo~CPI4590	0,9880 *	0,0155	<10-5	63,9043	-161,4078	-160,9078	82,7039	0,7950
RETgeo~CPI90135	1,0111 *	0,0124	<10-5	81,4842	-174,4677	-173,9677	89,2339	0,7950
RETgeo~CPI135180	0,9568 *	0,0141	<10-5	68,0635	-164,4662	-163,9662	84,2331	0,8401
RETgeo~CPI180225	0,9650 *	0,0115	<10-5	84,1384	-176,1924	-175,6924	90,0962	0,7950
RETgeo~CPI225270	0,9989 *	0,0166	<10-5	60,0954	-157,8482	-157,3482	80,9241	0,8320
RETgeo~CPI270315	0,9643 *	0,0201	<10-5	47,9303	-146,0027	-145,5027	75,0014	0,7950
RETgeo~CPI315360	1,0268 *	0,0111	<10-5	92,5019	-181,2933	-180,7933	92,6467	0,7950

AIC, Critère d'Akaike ; AICC, critère ajusté d'Akaike ; logL, log de la vraisemblance du modèle ; SE, erreur standard. Le lambda est un indicateur de signal phylogénétique, un score de 1 indique une parfaite correspondance entre les données et un modèle Brownien des changements au cours de l'évolution, et 0 indique une absence de structure phylogénétique. Les paires de variables significativement corrélées sont indiquées par un astérisque.

Table 6.4. Taux de prédiction des analyses linéaires discriminantes effectuées sur l'ensemble de l'échantillon.

Variables	Régime alimentaire	Catégories de cracking
RET(geo)	0,6087	0,6667
RET(geo)+RFI_Boyer+OPC	0,6087	0,6232
RET(geo)+RFI_Boyer+DNE	0,5797	0,6377
RET(geo)+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5652	0,6522
RET(geo)+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5652	0,6667
RET	0,6377	0,6377
RET+RFI_Boyer+OPC	0,6232	0,6232
RET+RFI_Boyer+DNE	0,6232	0,6232
RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6377	0,6232
RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0,6377	0,6667
HR-RET	0,5942	0,6667
HR-RET+RFI_Boyer+OPC	0,5652	0,6087
HR-RET+RFI_Boyer+DNE	0,5797	0,6087
HR-RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5797	0,6377
HR-RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5797	0,6377
LR-RET	0,6232	0,6667
LR-RET+RFI_Boyer+OPC	0,6232	0,6667
LR-RET+RFI Boyer+DNE	0,6232	0,6812
LR-RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5797	0,6667
LR-RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5797	0,6812
RETPI045	0,6087	0,6667
RETPI045+RFI Boyer+OPC	0,5942	0,6232
RETPI045+RFI Boyer+DNE	0,5942	0,6522
RETPI045+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5797	0,6522
RETPI045+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5652	0,6667
RETPI4590	0,6087	0,6522
RETPI4590+RFI Boyer+OPC	0,5942	0,6087
RETPI4590+RFI Boyer+DNE	0,5942	0,6087
RETPI4590+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5507	0,6377
RETPI4590+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5507	0,6522
RETPI90135	0,5942	0,6667
RETPI90135+RFI Boyer+OPC	0,6087	0,6232
RETPI90135+RFI Boyer+DNE	0,5942	0,6377
RETPI90135+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5652	0,6522
RETPI90135+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5362	0,6667
RETPI135180	0,6232	0,6667
RETPI135180+RFI Boyer+OPC	0,5797	0,6232
RETPI135180+RFI Boyer+DNE	0,5797	0,6377
RETPI135180+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5507	0,6377
RETPI135180+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5507	0,6667

Table 6.4. Taux de prédiction des analyses linéaires discriminantes effectuées sur l'ensemble de l'échantillon (suite).

Variables	Régime alimentaire	Catégories de cracking
RETPI180225	0,5942	0,6522
RETPI180225+RFI_Boyer+OPC	0,6087	0,6377
RETPI180225+RFI_Boyer+DNE	0,5797	0,6522
RETPI180225+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5942	0,6812
RETPI180225+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5797	0,6667
RETPI225270	0,6232	0,6667
RETPI225270+RFI_Boyer+OPC	0,6377	0,6232
RETPI225270+RFI_Boyer+DNE	0,5942	0,6232
RETPI225270+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5942	0,6522
RETPI225270+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5797	0,6667
RETPI270315	0,6377	0,6667
RETPI270315+RFI_Boyer+OPC	0,6377	0,6377
RETPI270315+RFI_Boyer+DNE	0,6377	0,6667
RETPI270315+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5942	0,6522
RETPI270315+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5942	0,6522
RETPI315360	0,6232	0,6667
RETPI315360+RFI_Boyer+OPC	0,6232	0,6377
RETPI315360+RFI_Boyer+DNE	0,5942	0,6522
RETPI315360+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5797	0,6812
RETPI315360+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5797	0,6667

Table 6.5. Taux de prédiction des analyses discriminantes effectuées sur le souséchantillon des cercopithecoïdes.

Variables	Régime alimentaire	Catégories de cracking
RET(geo)	0,5484	0,7742
RET(geo)+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RET(geo)+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6774
RET(geo)+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6129	0,7097
RET(geo)+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RET	0,5806	0,7742
RET+RFI_Boyer+OPC	0,5806	0,7097
RET+RFI_Boyer+DNE	0,5161	0,7097
RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0,5806	0,7097
RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0,5484	0,7097
HR-RET	0,5484	0,7742
HR-RET+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
HR-RET+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6774
HR-RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6452	0,7097
HR-RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774

Table 6.5. Taux de prédiction des analyses discriminantes effectuées sur le souséchantillon des cercopithecoïdes (suite).

Variables	Régime alimentaire	Catégories de cracking
LR-RET	0,5484	0,7742
LR-RET+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
LR-RET+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6452
LR-RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6129	0,7097
LR-RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI045	0,5484	0,7742
RETPI045+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI045+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6452
RETPI045+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6129	0,7097
RETPI045+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI4590	0,5484	0,7742
RETPI4590+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI4590+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6774
RETPI4590+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6452	0,7097
RETPI4590+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI90135	0,5484	0,7742
RETPI90135+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI90135+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6774
RETPI90135+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6129	0,7097
RETPI90135+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI135180	0,5806	0,7742
RETPI135180+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI135180+RFI_Boyer+DNE	0,3548	0,6452
RETPI135180+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6452	0,7097
RETPI135180+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI180225	0,5806	0,7742
RETPI180225+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI180225+RFI_Boyer+DNE	0,3548	0,6452
RETPI180225+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6452	0,7097
RETPI180225+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774

Table 6.5. Taux de prédiction des analyses discriminantes effectuées sur le souséchantillon des cercopithecoïdes (suite).

Variables	Régime alimentaire	Catégories de cracking
RETPI225270	0,5806	0,7742
RETPI225270+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI225270+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6774
RETPI225270+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6129	0,7097
RETPI225270+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI270315	0,5806	0,7742
RETPI270315+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI270315+RFI_Boyer+DNE	0,3871	0,6774
RETPI270315+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6452	0,7097
RETPI270315+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774
RETPI315360	0,5806	0,7742
RETPI315360+RFI_Boyer+OPC	0,6129	0,6774
RETPI315360+RFI_Boyer+DNE	0,4194	0,6774
RETPI315360+Inclinaison+Courbure+OPC	0,6452	0,7097
RETPI315360+Inclinaison+Courbure+DNE	0,4839	0,6774

Figure 6.9. Analyses discriminantes permettant de caractériser l'aptitude au cracking de *Mesopithecus pentelicus*. A, HR-RET, inclinaison, courbure moyenne standardisée et OPC avec les catégories alimentaires traditionnelles comme facteur ; B, RET géométrique, inclinaison, courbure moyenne standardisée et OPC avec le champ d'aptitude au cracking comme facteur. Pour chaque fonction discriminante (LD1 et LD2), le pourcentage de variance expliquée est exprimé entre parenthèses. La position de *Mesopithecus pentelicus* est indiquée en bleu (*Mp*). Les cartes morphométriques représentent l'épaisseur de l'émail géométrique pour les espèces qui définissent l'espace de variation morphologique de la LDA.



6.4.2. Analyses discriminantes

Les taux de prédictions correctes de plusieurs analyses linéaires discriminantes (LDA) utilisant différentes combinaisons de variables ont été calculés pour l'échantillon total (Table 6.4) ainsi que sur le sous-échantillon de cercopithecoïdes (Table 6.5). Les taux de prédiction correcte du régime alimentaire sont relativement bas, ne dépassant pas les 63,8 % pour l'échantillon total et les 64,5 % pour les cercopithécidés. En ce qui concerne l'aptitude au cracking, le taux de prédiction atteint 68,1 % pour l'échantillon global et dépasse les 77 % chez les cercopithécidés. Par ailleurs, les meilleurs taux de prédiction du champ d'aptitude au cracking chez les cercopithécidés sont obtenus lorsque l'épaisseur de l'émail géométrique n'est pas combinée aux autres aspects (Table 6.5).

Parmi les combinaisons de trois variables ou plus, plusieurs combinaisons pour lesquelles la LDA présente un taux de prédiction correcte élevé ont été utilisées pour évaluer le régime alimentaire et l'aptitude au cracking de *Mesopithecus pentelicus* (Table 6.6). Lorsque la totalité de l'échantillon comparatif est utilisée, aucune tendance ne se dégage au sein des prédictions du régime alimentaire pour *M. pentelicus*. En revanche, *M. pentelicus* est classé parmi les espèces fracturant des aliments durs dans plus de 65 % des prédictions (Table 6.6). Cette tendance se confirme lorsque l'échantillon comparatif est restreint aux cercopithécidés, puisque *M. pentelicus* est classé parmi les granivores dans plus de 98 % des prédictions et parmi les espèces fracturant des aliments durs dans plus de 99 % des cas (Table 6.6). Ces résultats sont aussi confirmés par la représentation graphique de ces LDAs, qui classe visiblement *M. pentelicus* au sein des cercopithèques granivores. D'autre part, *M. pentelicus* se place au niveau des valeurs négatives pour chacun des axes LD1 et LD2 de l'analyse, ce qui correspond aux espèces fracturant des

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail aliments durs (Fig. 6.9). Le régime alimentaire est bien caractérisé au sein des espèces actuelles et les catégories alimentaires ne se chevauchent pas en dehors des omnivores, qui sont difficiles à séparer des granivores (Fig. 6.9B). Les champs d'aptitude au cracking se chevauchent légèrement (Fig. 6.9B).

Table 6.6. Taux de prédiction du régime alimentaire et de l'aptitude au cracking de *Mesopithecus pentelicus*.

Variables	Moyenne des prédictions (%)				
		Cercopitheco	oidea		
Régime alimentaire	Folivore	Frugivore	Omnivore	Granivore	
HR-RET+Inclinaison+Courbure+OPC RETPI4590+Inclinaison+Courbure	0.0059	0,0005	0.0043	0.9893	
+OPC DETDI125190+Inclinaison+Courburg	0.0079	0,0004	0.0041	0.9876	
+OPC	0.0078	0,0002	0.0034	0.9886	
Champ d'aptitude au cracking	Dur	Dur et Coriace	Tendre		
HR-RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0.9946	0.001	0.0044		
+OPC	0.9944	0,0009	0.0047		
+OPC	0.9941	0,0009	0.0051		
		Échantillon	total		
Régime alimentaire	Folivore	Frugivore	Omnivore	Granivore	
RET+Inclinaison+Courbure+OPC	0.2742	0.4524	0.2116	0.0618	
RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0.2597	0.3624	0.3236	0.0544	
RETPI270315+RFI_Boyer+DNE	0.1543	0.286	0.3466	0.2131	
Champ d'aptitude au cracking	Dur	Dur et Coriace	Tendre		
LR-RET+RFI_Boyer+DNE	0.65	0.0384	0.3116		
LR-RET+Inclinaison+Courbure+DNE	0.6702	0.0335	0.2963		
RETPI180225+Inclinaison+Courbure					
+OPC	0.7248	0.0262	0.249		

6.5. Discussion et conclusions

6.5.1. Mesure de la variation et de la distribution de l'épaisseur de l'émail

Les résultats obtenus suggèrent que la RET volumétrique ne mesure pas le même signal morphologique que la RET géométrique. Les deux variables présentent une corrélation très faible (R=0,04 ; p<10⁻⁵) (Fig. 6.2B). Par ailleurs, avec un lambda de 0, le score de corrélation élevé obtenu avec la PGLS est difficile à interpréter. Cette faible corrélation entre les RET géométrique et volumétrique peut s'expliquer par la différence de direction de l'épaisseur mesurée. En effet, l'épaisseur géométrique est estimée à partir de la distance la plus courte entre la SEE et la JED. Cette distance présente un large spectre d'orientations par rapport à la JED. A l'inverse, l'AET volumétrique se calcule en divisant le volume d'émail par l'aire de la JED, ce qui revient à calculer la hauteur moyenne de l'émail perpendiculairement à la JED.

L'AET permet d'obtenir une bonne approximation de l'épaisseur moyenne de l'émail (Kono, 2004). Cependant, la dispersion des valeurs, l'épaisseur maximale ou encore l'épaisseur minimale de l'émail ne peuvent être obtenus qu'à l'aide d'une approche géométrique. Contrairement à l'épaisseur de l'émail volumétrique, l'épaisseur géométrique permet d'étudier la variation de l'épaisseur de l'émail à la surface de la dent. Au vu des différences observées entre les profils pachymétriques, il pourrait s'agir d'une piste à explorer afin de comprendre comment la variation de l'épaisseur de l'émail varie en fonction de la phylogénie ou de l'alimentation.

Les paramètres développés pour évaluer la distribution de l'épaisseur de l'émail i.e., l'AETPI, la HR-AET et la BR-AET, ne détectent pas de différence d'épaisseur de l'émail

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail entre les incréments d'orientation ou de hauteur. La RETPI, la HR-RET et la BR-RET présentent toutes une forte corrélation avec la RET géométrique. En d'autres termes, l'épaisseur moyenne de l'émail est distribuée de manière homogène entre les incréments. Cette haute corrélation se retrouve dans la PGLS, ce qui permet d'écarter un effet de la phylogénie.

L'explication la plus parcimonieuse de ces résultats serait que les variables croisées choisies pour évaluer la distribution de l'émail mesurent en fait le même signal que l'AET géométrique globale. Cependant, la distribution de l'épaisseur de l'émail semble hétérogène sur les cartes morphométriques de l'épaisseur de l'émail (Fig. 6.1). En particulier, les structures apicales présentent un émail relatif visiblement plus épais chez certaines espèces, comme *Cebus capucinus* (Fig. 6.1A). Le signal morphologique entre émail de haut et de bas relief n'est donc pas complètement le même, ce qui permet de rejeter cette explication.

6.5.2. Implications biomécaniques

Alternativement, l'absence de différence d'épaisseur moyenne de l'émail entre les incréments pourrait indiquer une distribution homogène de l'émail non pas de manière absolue, mais en moyenne :

- en fonction de l'orientation de la SEE par rapport à l'axe disto-lingual ;
- en fonction de l'élévation, qu'il s'agisse de la partie basse ou de la partie haute du bassin occlusal

En termes de sélection naturelle, une répartition homogène en moyenne de l'émail quelle que soit l'orientation de la SEE pourrait permettre d'éviter que la dent ne se fracture dans une direction donnée. En effet, la dent doit résister au stress exercé par la nourriture et les

dents opposées dans une direction globalement orthale – en particulier chez les espèces durophages (Berthaume et al., 2010 ; Lee et al., 2010). Une zone dont l'émail est plus fin en moyenne serait plus propice à l'accumulation des micro fractures ce qui, à long terme, pourrait conduire à la fracture de la dent (Lee et al., 2011 ; Constantino et al., 2016). Tout changement dans la distribution de l'émail qui fragilise la dent dans un contexte compressif serait donc contre-sélectionné : l'évolution de la dent suivrait le « chemin de moindre résistance » (Ungar et Hlusko, 2016).

La distribution homogène en fonction de la hauteur est plus délicate à interpréter. Il pourrait s'agir d'un signal développemental, lié à la géométrie de la croissance de la capsule d'émail. Une étude approfondie du comportement de la HR-RET en fonction de l'usure est nécessaire pour comprendre à quelle point le fait que les dents de l'échantillon soient peu ou pas usées peut influencer cette variable.

Au vu des résultats obtenus, il est impossible de rejeter l'hypothèse nulle i.e., la distribution de l'émail dentaire au sein de la dent est homogène et ne dépend pas du champ d'aptitude au cracking. Cela n'invalide pas pour autant l'hypothèse de concentration de l'émail ni celle de distribution homogène de l'émail. L'émail pourrait par exemple se distribuer préférentiellement le long d'autres réseaux e.g., en fonction des incréments de tranchant (Guy et al., 2013). Ces problématiques seront explorées dans de prochaines études (Thiery, Guy et Lazzari, en préparation).

6.5.3. Le champ d'aptitude au cracking chez les colobes actuels et fossiles

Certaines espèces de colobes sont classées dans le champ d'aptitude au cracking d'aliments durs. Plus particulièrement, les colobes fracturant des aliments durs utilisent les

6. Champ de cracking, variation et distribution de l'épaisseur de l'émail lophes de leurs molaires comme des coins afin de fracturer l'endocarpe dur des graines qu'ils consomment (Happel, 1988; Lucas and Teaford, 1994; Butler, 2007). Cette classification est confirmée par les analyses multivariées à partir de l'épaisseur relative de l'émail, de l'indice de relief, de la complexité et de l'énergie normale de Dirichlet (cf. Chapitre 4). Or, tous les colobes – y compris les espèces fracturant des aliments durs – ont un émail significativement peu épais. La variation de l'épaisseur de l'émail présente un comportement similaire, et tous les colobes ont un écart-type du RET proche de celui d'autres espèces fracturant des aliments tendres (Table 6.2). Pourtant, leurs dents n'en demeurent pas moins résistantes au stress exercé par de grandes charges orthales. De plus, les colobes fracturant des aliments durs sont séparés des colobes fracturant des aliments tendres sur les DFAs (Fig. 6.9).

Ces résultats semblent indiquer que la structure générale de la dent, son schéma occlusal et son relief permettent de compenser un émail fin mais dont la répartition moyenne est homogène. En effet, Constantino et al. (2016) ont démontré que pour pour des dent de même épaisseur de l'émail, la localisation des points de contact et la hauteur des cuspides étaient impliquées dans la résistance de la dent aux fractures. Chez les colobes, cela se traduit par une plus grande variation des autres aspects, ce qui explique peut-être pourquoi les DFAs totales ont un taux de prédiction de l'aptitude au cracking plus bas.

Dans tous les cas, les analyses mutlivariées portant sur la topographie des cercopithecoïdes indiquent que *M. pentelicus* était adapté à la consommation d'aliments durs. Ce résultat est cohérent avec le signal environnemental observé à partir de l'analyse des micro-usures dentaires en 2D (Merceron et al., 2009a), de l'analyse texturale des micro-usures en 2.5D (Merceron et al., 2009b) ainsi qu'avec de précédents résultats

(Thiery et al., en révision ; cf. Chapitre 4). Ce résultat devrait être confirmé par l'étude biomécanique de la morphologie dentaire mais aussi de la mâchoire de *M. pentelicus*, par exemple au travers d'analyses en éléments finis (Berthaume et al., 2010 ; 2013 ; Benazzi et al., 2011; 2013).

CONCLUSIONS

i. Caractérisation du champ mécanique d'aptitude

La dent et l'aliment sont engagés dans un véritable « combat à mort » (Ungar, 2010) et les propriétés mécaniques des aliments peuvent dicter l'issue de ce combat (Marsh, 2003 ; Cuozzo et Sauther, 2012 ; Godfrey et al., 2012). En complément des catégories alimentaires traditionnelles, dont l'intérêt n'est pas remis en question, l'interprétation des données topographiques doit donc également tenir compte des propriétés mécaniques des aliments (Rosenberger et Kinzey, 1976 ; Lucas, 1979 ; Lucas et Luke, 1984 ; Kinzey et Norconk, 1990 ; Rosenberger, 1992 ; Yamashita, 1996 ; Lucas, 2004 ; Marshall et Wrangham, 2007 ; Vogel et al ;, 2009 ; Yamashita et al., 2009 ; 2012 ; Coiner-Collier et al., 2016).

Plusieurs auteurs ont utilisé les propriétés mécaniques des aliments en tant que variable pour comparer plusieurs populations de la même espèce (e.g., Yamashita et al., 2012 ; 2015). D'autre part, les aliments peuvent être classés au sein de catégories mécaniques, e.g., des feuilles tendres et coriaces ou des graines dures et cassantes (Lucas et Luke, 1984 ; Yamashita, 1996 ; Vogel et al., 2008). Cependant, toutes les espèces de primates consomment des aliments appartenant à différentes catégories mécaniques, parfois caractérisés par des propriétés mécaniques aux effets antagonistes. C'est le cas par

Conclusions

exemple de plusieurs espèces de colobes, qui consomment principalement des feuilles tendres et coriaces mais se rabattent saisonnièrement sur d'autres ressources, comme des graines dures et plus ou moins coriaces (Guo et al., 2007 ; Koyabu et Endo, 2010 ; Wright et Willis, 2012 ; Ehlers-Smith et al., 2013). Les effets des ressources secondaires comme les FBFs ne doivent pas être négligés car ils peuvent exercer une pression de sélection sur la dent et sa morphologie (Kinzey, 1978 ; Marshall et Wrangham, 2007 ; Constantino et al., 2009; Lambert, 2009). Comment rendre compte de cette diversité mécanique en attribuant chaque espèce à une unique catégorie ?

Le Chapitre 3 propose d'étudier séparément les propriétés mécaniques des aliments consommés au travers d'une action donnée. La façon dont les primates utilisent leurs dents est importante pour comprendre les relations morpho-fonctionnelles entre les outils dentaires et les aliments. Une action dentaire donnée s'applique seulement à une partie du spectre des aliments consommés. Par exemple, les actions de cisaillement (*shearing*) peuvent s'appliquer aux feuilles (Kay, 1975 ; Kay et Hylander, 1978), aux insectes (Lucas et Luke, 1984) et à tous les aliments qui présentent la même structure et les mêmes propriétés physiques, comme les fleurs (Yamashita, 2008). En revanche, les primates ne cisaillent pas les objets durs et cassants comme les graines, qui sont d'abord fracturés pour accéder à leur contenu (*cracking*) puis écrasés et broyés pendant la mastication (*crushing* et *grinding*).

Caractériser des champs mécaniques d'action permet principalement d'utiliser les propriétés mécaniques des aliments comme facteur, ce qui permet d'étudier les propriétés mécaniques des aliments consommés à l'aide de nouveaux outils statistiques. En effet,

plusieurs outils (analyses de variance, analyses factorielles) nécessitent l'utilisation d'un facteur pour trier les données. Auparavant, ces outils statistiques n'étaient appliqués que sur des facteurs non mécaniques, tels que l'appartenance à une espèce, à une population ou à une catégorie alimentaire parfois non informative (e.g., omnivore). Il s'agit donc d'un apport majeur à l'étude des outils dentaires des mammifères. C'est ce que démontrent les chapitre 3, 4, 5 et 6.

Par ailleurs, la topographie dentaire et les champs d'aptitude mécanique peuvent être utilisés pour étudier les comportements alimentaires des espèces fossiles. Le Chapitre 4 applique ces méthodologies à *Mesopithecus pentelicus*, un colobe fossile du Miocène supérieur d'Europe (Pikermi, Grèce). L'analyse de la topographie dentaire de *M. pentelicus* révèle une aptitude au cracking et à l'écrasement intermédiaire entre les espèces consommant des aliments durs et celles consommant des aliments tendres et cassant. En revanche, les catégories classiques classent *M. pentelicus* parmi les folivores, un résultat qui peut être dû au fait que tous les colobes actuels sont folivores.

ii. Indices de réseau et détection des outils dentaires

Inférer le régime alimentaire des primates fossiles est essentiel pour comprendre la façon dont les espèces actuelles ont évolué. Parce qu'elle est hyper-minéralisée et qu'elle se conserve généralement bien, la dent constitue le principal objet d'étude du régime alimentaire des primates fossiles (e.g., Kirk et Simons, 2001 ; Ungar, 2004 ; Merceron et al., 2006 ; Boyer, 2008). La dent est directement confrontée à la nourriture et porte donc un signal environnemental lié aux propriétés mécaniques des aliments (e.g., Fortelius et Solounias, 2000 ; Kirk et Simons, 2001 ; Merceron et al., 2006 ; 2009a ; 2009b ; Merceron

et al., 2016). Les structures qui composent la dent, en particulier les dents jugales, peuvent être assimilées à des « outils dentaires ». Ces outils dentaires portent un signal adaptatif lié aux propriétés mécaniques des aliments principaux, mais aussi des aliments secondaires et des ressources de repli (ou *fallback foods*) mécaniquement résistants (Marshall et Wragham, 2007).

L'objectif principal de ce mémoire est de caractériser les outils dentaires portés par les molaires supérieures des anthropoïdes et de déterminer si leur morphologie permet de déduire les propriétés mécaniques d'aliments ayant joué un rôle dans l'évolution des primates actuels fossiles. Parmi les méthodes d'étude de la dent, la topographie dentaire est adaptée à cette problématique. Les variables topographiques permettent d'obtenir un signal quantitatif de la morphologie dentaire afin de tester des hypothèses morphofonctionnelles de manière statistique. Les variables topographiques permettent de quantifier la variation morphologique quel que soit le degré d'usure (Ungar et Williamson, 2000 ; Yamashita et al., 2015 ; Glowacka et al., 2016), là où d'autres méthodes comme les quotients de cisaillement ne sont pas adaptées à l'étude des dents usées (Kay, 1975 ; Antony et Kay, 1993 ; Ungar, 2007).

Le Chapitre 1 propose d'étendre la classification des indices topographiques de Delahaye (2005) aux variables utilisées en topographie dentaire. Cela permet de suggérer quelques pistes pour le développement de nouvelles variables, permettant notamment de tester les hypothèses morpho-fonctionnelles formulées dans ce mémoire. L'idée proposée est de combiner les variables utilisées en topographie dentaire à des indices de réseau i.e., qui sélectionnent une partie de la surface (Delahaye, 2005). Cela permet de sélectionner les outils dentaires tout en minimisant la part de subjectivité qui caractérise les méthodes

basées sur le positionnement de points-repères, comme le quotient de cisaillement (Ungar, 2015).

Parmi les indices de réseau testés dans ce mémoire, l'orientation se combine bien à la courbure moyenne standardisée. La méthode de standardisation de la courbure moyenne présentée dans ce mémoire permet de quantifier le tranchant indépendamment de la taille ou de l'orientation, tout en conservant une polarisation qui permet de distinguer les crêtes des fissures (Thiery, Guy et Lazzari, en préparation). La courbure (moyenne standardisée) par incrément d'orientation (CPI) permet de mesurer le tranchant des crêtes d'une orientation donnée. Il s'agit donc d'une variable adaptée à l'étude des outils dentaires. Le Chapitre 5 montre qu'elle permet de distinguer les primates anthropoïdes folivores, mais aussi les champs d'aptitude au cisaillement d'aliments de coriacité croissante.

En revanche, l'orientation ne permet pas de distinguer d'outils dentaires lorsqu'elle est combinée à l'énergie normale de Dirichlet (EPI), à l'indice de relief (RPI), à l'inclinaison de la surface dentaire (IPI) ou à l'épaisseur de l'émail moyenne. Les moyennes de ces variables sont homogènes entre les différents incréments d'orientation. Ce résultat suggère que les aspects morphologiques qu'elles mesurent sont soumis à une sélection sur l'ensemble de la surface de la dent. De la même façon, l'épaisseur de l'émail moyenne ne change pas entre les cuspides (haut relief) et les vallées de la dent (bas relief). Alternativement, ces variables peuvent ne pas être adaptées à la détection d'outils dentaires.

Globalement, une étude approfondie des variables croisées utilisant des indices de réseau est nécessaire afin de déterminer si ces variables sont adaptées à la détection des outils dentaires.

iii. Perspectives

Le champ d'aptitude mécanique est un outil d'interprétation des données morphofonctionnelles prometteur. Cependant, le codage du champ d'aptitude des espèces est délicat pour plusieurs raisons. La première est aussi la plus importante : les données sur les propriétés mécaniques des aliments sont très parcellaires. L'étude des propriétés mécaniques des aliments est un travail de longue haleine, mais nécessaire pour pouvoir assigner correctement le champ mécanique d'aptitude des espèces. Ce travail est d'autant plus urgent que de nombreuses espèces de primates sont menacées ou vivent dans un environnement dégradé.

Deuxièmement, le seuil entre les différentes catégories est difficile à déterminer. Par exemple, à partir de quand une espèce est-elle classée dans l'une ou l'autre des catégories de cracking ? Pour résoudre ce dilemme, le Chapitre 3 propose d'utiliser les propriétés mécaniques des aliments de repli chez des espèces de taille comparable.

Troisièmement, le champ d'aptitude mécanique doit intégrer davantage de propriétés mécaniques des aliments. Si la dureté et la coriacité permettent de distinguer la plupart des aliments, la morphologie dentaire est vraisemblablement influencée par d'autres types de propriétés mécaniques. Par exemple, l'abrasivité semble exercer une pression de sélection importante sur l'épaisseur de l'émail (Lucas et al., 2008 ; Rabenold & Pearson, 2011; Pampush et al., 2013). Déterminer le champ d'aptitude à la consommation d'aliments abrasifs au travers d'actions liées à la mastication permettrait de quantifier les effets de cette pression de sélection.

Le champ mécanique d'aptitude est un outil d'interprétation, mais il ne mesure pas réellement l'aptitude à effectuer une action sur des aliments mécaniquement résistants.

Dans un deuxième temps, il est important de tester l'aptitude au cracking, au cisaillement, etc. des morphologies dentaires à l'aide de méthodes empiriques et de modélisations. Les outils d'analyse biomécanique, tels que les analyses en éléments finis (Benazzi et al., 2011; 2013 ; Constantino et al., 2016) semblent particulièrement adaptés à ce genre de problématique. Effectuer des tests empiriques sur des dents par exemple à l'aide de *chewing machines* (Salles et al., 2007 ; Karme et al., 2016) ou en étudiant les modalités de fracture de l'émail (Chai, 2009 ; Lee et al., 2011 ; Constantino et al., 2012 ; 2016) permettrait également d'en apprendre davantage sur les champs mécaniques d'aptitude des molaires chez les primates.

Le champ d'aptitude mécanique s'inspire de la notion de *dental toolkit* i.e., la présence de plusieurs outils dentaires au sein d'une même dent. Cette idée n'est pas neuve et de nombreux chercheurs l'ont mentionnée d'une manière ou d'une autre (e.g., Kay, 1975 ; Rosenberger et Kinzey, 1976 ; Rosenberger, 1992 ; Lucas et al., 2000 ; Lucas, 2004 ; Ungar, 2012 ; 2015). Cependant, les résultats des Chapitres 5 et 6 montrent que certains aspects de la dent sont distribués de manière homogène à la surface de l'émail e.g., l'EPI, le RPI ou l'IPI. L'hypothèse selon laquelle la pression de sélection exercée par un type d'aliment ne concerne que les outils impliqués dans sa consommation doit donc être testée de manière exhaustive. En particulier, il est important de déterminer dans quels cas la dent est effectivement composée d'outils dentaires. Plusieurs méthodes sont adaptées à cette problématique, y compris les quotients de cisaillement et la topographie dentaire.

En ce qui concerne la topographie dentaire, ce mémoire montre que le potentiel de développement de cette méthodologie est encore grand. La Table 1.1 présente quelques pistes inexplorées pour les quatre aspects étudiés dans ce mémoire. En particulier, la

courbure pourrait être utilisée comme indice de réseau (Thiery et al., en préparation). Les indices de forme sont également peu représentés excepté pour la mesure du relief dentaire. Par ailleurs, l'étude d'autres aspects de la morphologie dentaire est envisageable. Par exemple, les modalités d'écoulement des fluides à la surface de la dent sont encore relativement peu explorées (Ungar et Williamson, 2000).

Combinée à d'autres approches mesurant un signal environnemental, telles que l'analyse des micro-usures dentaires (Merceron et al., 2009 ; Scott et al., 2012) ou des isotopes stables (Sponheimer et al., 2006; Crowley, 2012), la topographie dentaire permet d'inférer le régime alimentaire des primates fossiles avec une grande précision. Dans le cas de *Mesopithecus*, l'analyse des micro-usures en 2D (Merceron et al., 2009a) et en 2.5D (Merceron et al., 2009b) apporte le recul nécessaire pour interpréter les résultats obtenus. La combinaison de ces méthodes avec la topographie dentaire pourrait aussi permettre de détecter les divergences entre le régime alimentaire auquel la dent d'une espèce est adaptée et le régime alimentaire observé dans son milieu de vie. Ce phénomène, appelé « paradoxe de Liem » (Liem, 1980), se traduit souvent par la consommation d'aliments moins résistants et reste difficile à mettre en évidence dans le registre fossile (Tütken et al., 2013).

Pour terminer, le facteur environnemental majeur qu'est l'usure dentaire a été volontairement négligé dans ce mémoire. Il est néanmoins nécessaire de tester les effet du façonnage de la morphologie dentaire par l'usure sur la mesure des variables topographiques présentées dans les chapitres 5 et 6. En effet, les outils dentaires des primates sont avant tout caractérisés par une remarquable résilience à l'usure, conséquence adaptative d'une durée de vie relativement longue, d'une denture diphyodonte et de l'absence de croissante continue au sein de ce groupe.

RÉFÉRENCES

- Agrawal, K.R., Lucas, P.W., 2003. The mechanics of the first bite. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. 270, 1277–1282.
- Agrawal, K.R., Lucas, P.W., Bruce, I.C., 2000. The effects of food fragmentation index on mandibular closing angle in human mastication. Archives of Oral Biology. 45, 577–584.
- Agrawal, K.R., Lucas, P.W., Bruce, I.C., Prinz, J.F., 1998. Food properties that influence neuromuscular activity during human mastication. Journal of Dental Research. 77, 1931–1938.
- Agrawal, K.R., Lucas, P.W., Prinz, J.F., Bruce, I.C., 1997. Mechanical properties of foods responsible for resisting food breakdown in the human mouth. Archives of Oral Biology. 42, 1–9.
- Alba, D.M., Montoya, P., Pina, M., Rook, L., Abella, J., Morales, J., Delson, E., 2015. First record of *Mesopithecus* (Cercopithecidae, Colobinae) from the Miocene of the Iberian Peninsula. Journal of Human Evolution. 88, 1–14.
- Allen, K.L., Cooke, S.B., Gonzales, L.A., Kay, R.F., 2015. Dietary inference from upper and lower molar morphology in platyrrhine primates. PLoS ONE. 10, e0118732.
- Alonso, C., Langguth, A., 1989. Ecologia e comportamento de *Callithrix jacchus* (Primates: Callitrichidae) numa ilha de Floresta Atlântica. Revista Nordestina de Biologia. 6, 105–137.
- Altmann, S.A., 1998. Foraging for survival. Chicago University Press, Chicago.
- Anderson, P.S.L., 2009. The effects of trapping and blade angle of notched dentitions on fracture of biological tissues. Journal of Experimental Biology. 212, 3627–3632.
- Anderson, P.S.L., Rayfield, E.J., 2012. Virtual experiments, physical validation: dental morphology at the intersection of experiment and theory. Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society. 9, 1846–1855.
- Andrews, P., Aiello, L., 1984. An evolutionary model for feeding and positional behavior. In: Chivers, D.J.,Wood, B.A., Bilsborough, A. (Eds.), Food Acquisition and Processing in Primates. Plenum Press, NewYork, pp. 429–466.
- Andrews, P., Harrison, T., Delson, E., Bernor, R.L., Martin, L., 1996. Distribution and biochronology of European and southwest Asian Miocene catarrhines. In: Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittman, H.W. (Eds.), The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas. Columbia University Press, New York, pp. 168–207.
- Anthony, M.R.L., Kay, R.F., 1993. Tooth form and diet in ateline and alouattine primates: reflections on the comparative method. Journal of Vertebrate Paleontology. 11, 356–382.
- Arnold, C., Matthews, L.J., Nunn, C.L., 2010. The *10kTrees Website*: a new online resource for primate phylogeny. Evolutionary Anthropology. 19, 114–118.
- Ashby, M.F., 1999. Materials selection in mechanical design, Second. ed. Butterworth-Heinemann, Oxford.
- Athanassiou-Papaefthymiou, M., Kim, D., Harbron, L., Papagerakis, S., Schnell, S., Harada, H., Papagerakis, P., 2011. Molecular and circadian controls of ameloblasts. European Journal of Oral Sciences. 119, 35–40.
- Barton, R.A., 1993. Sociospatial mechanisms of feeding competition in female olive baboons, *Papio anubis*. Animal Behaviour. 46, 791–802.
- Bearder, S.K., Martin, R.D., 1980. Acacia gum and its use by bushbabies, *Galago senegalensis* (Primates: Lorisidae). International Journal of Primatology. 1, 103–128.
- Beaudet, A., Dumoncel, J., Thackeray, J.F., Bruxelles, L., Duployer, B., Tenailleau, C., Bam, L., Hoffman, J., de Beer, F., Braga, J., 2016. Upper third molar internal structural organization and semicircular canal morphology in Plio-Pleistocene South African cercopithecoids. Journal of Human Evolution. 95, 104–120.
- Benazzi, S., Bailey, S.E., Mallegni, F., 2013. Brief communication: A morphometric analysis of the neandertal upper second molar Leuca I. American journal of physical anthropology. 152, 300–305.
- Benazzi, S., Kullmer, O., Grosse, I.R., Weber, G.W., 2011. Using occlusal wear information and finite element analysis to investigate stress distributions in human molars. Journal of anatomy. 219, 259–272.
- Benefit, B.R., 2000. Old World monkey origins and diversification: an evolutionary study of diet and dentition. In: Whitehead, P.F., Jolly, C.J. (Eds.), Old World Monkeys. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 133–179.
- Benefit, B.R., Pickford, M., 1986. Miocene fossil cercopithecoids from Kenya. American Journal of Physical Anthropology. 69, 441–464.
- Berthaume, M., Grosse, I.R., Patel, N.D., Strait, D.S., Wood, S., Richmond, B.G., 2010. The effect of early hominin occlusal morphology on the fracturing of hard food items. The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology. 293, 594–606.
- Berthaume, M.A., 2016. Food mechanical properties and dietary ecology. American Journal of Physical Anthropology. 159, 79–104.
- Berthaume, M.A., Dumont, E.R., Godfrey, L.R., Grosse, I.R., 2013. How does tooth cusp radius of curvature affect brittle food item processing? Journal of The Royal Society Interface. 10, 20130240.
- Bessa, J., Sousa, C., Hockings, K.J., 2015. Feeding ecology of chimpanzees (*Pan troglodytes verus*) inhabiting a forest-mangrove-savanna-agricultural matrix at Caiquene-Cadique, Cantanhez National

Park, Guinea-Bissau. American Journal of Primatology. 77, 651–665.

- Blondel, C., Merceron, G., Andossa, L., Taisso, M.H., Vignaud, P., Brunet, M., 2010. Dental mesowear analysis of the late Miocene Bovidae from Toros-Menalla (Chad) and early hominid habitats in Central Africa. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 292, 184–191.
- Blue, K.T., McCrossin, M.L., Benefit, B.R., 2006. Terrestriality in a Middle Miocene context: *Victoriapithecus* from Maboko, Kenya. In: Ishida, H., Tuttle, R., Pickford, M., Ogihara, N., Nakatsukasa, M. (Eds.), Human Origins and Environmental Backgrounds. Springer, New York, pp. 45–58.
- Bock, W.J., Wahlert, G. von, 1965. Adaptation and the Form-Function Complex. Evolution. 19, 269–299.
- Bodmer, R.E., 1989. Frugivory in Amazonian Artiodactyla: evidence for the evolution of the ruminant stomach. Journal of Zoology, London. 219, 457–467.
- Bodmer, R.E., 1991. Strategies of seed dispersal and seed predation in Amazonia ungulates. Biotropica. 23, 255–261.
- Bowler, M., Bodmer, R.E., 2011. Diet and food choice in Peruvian red uakaris (*Cacajao calvus ucayalii*): selective or opportunistic seed predation? International Journal of Primatology. 32, 1109–1122.
- Boyer, D.M., 2008. Relief index of second mandibular molars is a correlate of diet among prosimian primates and other euarchontan mammals. Journal of Human Evolution. 55, 1118–1137.
- Boyer, D.M., Evans, A.R., Jernvall, J., 2010. Evidence of dietary differentiation among late Paleocene-early Eocene plesiadapids (Mammalia, primates). American journal of physical anthropology. 142, 194– 210.
- Boyer, D.M., Winchester, J., Kay, R.F., 2015. The effect of differences in methodology among some recent applications of shearing quotients. American Journal of Physical Anthropology. 156, 166–178.
- Bravo, S.P., Sallenave, A., 2003. Foraging Behavior and Activity Patterns of *Alouatta caraya* in the Northeastern Argentinean Flooded Forest. International Journal of Primatology. 24, 825–846.
- Brugiere, D., Gautier, J.-P., Moungazi, A., Gautier-Hion, A., 2002. Primate diet and biomass in relation to vegetation composition and fruiting phenology in a rain forest in Gabon. International Journal of Primatology. 23, 999–1024.
- Bunn, J.M., Boyer, D.M., Lipman, Y., St Clair, E.M., Jernvall, J., Daubechies, I., 2011. Comparing Dirichlet normal surface energy of tooth crowns, a new technique of molar shape quantification for dietary inference, with previous methods in isolation and in combination. American journal of physical anthropology. 145, 247–261.
- Bunn, J.M., Ungar, P.S., 2009. Dental topography and diets of four old world monkey species. American Journal of Primatology. 71, 466–477.

- Butler, P.M., 1952. The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. Proceedings of the Zoological Society of London. 121, 777–817.
- Butler, P.M., 1956. The Ontogeny of Molar Pattern. Biological Reviews. 31, 30-69.
- Butler, P.M., 2007. The evolution of tooth shape and tooth function in primates. In: Butler, P.M., Smith, M.M., Ferguson, M.W.J. (Eds.), Development, Function and Evolution of Teeth. Cambridge University Press, New York, pp. 201–211.
- Butynski, T.M., 1990. Comparative ecology of blue monkeys (*Cercopithecus Mitis*) in high- and low-density subpopulations. Ecological Monographs. 60, 1–26.
- Buzzard, P.J., 2006. Ecological Partitioning of *Cercopithecus campbelli*, *C. petaurista*, and *C. diana* in the Taï Forest. International Journal of Primatology. 27, 529–558.
- Cant, J.G.H., 1990. Feeding ecology of spider monkeys (*Ateles geoffroyi*) at Tikal, Guatemala. Human Evolution. 5, 269–281.
- Castro, C.S.S., Araujo, A., 2007. Diet and feeding behavior of marmoset, *Callithrix jacchus*. Revista Brasileira de Ecologia. 107, 14–19.
- Chai, H., Lee, J.J.-W., Constantino, P.J., Lucas, P.W., Lawn, B.R., 2009. Remarkable resilience of teeth. Proceedings of the National Academy of Sciences. 106, 7289–7293.
- Chaimanee, Y., Lazzari, V., Benammi, M., Euriat, A., Jaeger, J.-J., 2015. A new small pliopithecoid primate from the Middle Miocene of Thailand. Journal of Human Evolution. 88, 15–24.
- Chalk, J., 2011. The effects of feeding strategies and food mechanics on the ontogeny of masticatory function in the *Cebus libidinosus* cranium (Ph. D. thesis). George Washington University, Washington.
- Chancellor, R.L., Rundus, A.S., Nyandwi, S., 2011. The influence of seasonal variation on chimpanzee (*Pan troglodytes schweinfurthii*) fallback food consumption, nest group size, and habitat use in Gishwati, a montane rain forest fragment in Rwanda. International Journal of Primatology. 33, 115–133.
- Chapman, C., 1987. Flexibility in diets of three species of Costa Rican primates. Folia Primatologica. 49, 90–105.
- Chapman, C.A., Chapman, L.J., 1990. Dietary variability in primate populations. Primates. 31, 121–128.
- Charles-Dominique, P., 1971. Eco-éthologie des prosimiens du Gabon. Biologica Gabonica. 7, 121–128.
- Chiarello, A.G., 1999. Effects of fragmentation of the Atlantic forest on mammal communities in southeastern Brazil. Biological Conservation. 89, 71–82.
- Chism, J., Wood, C.S., 1994. Diet and feeding behavior of patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in Kenya. American Journal of Physical Anthropology. 18, 67.
- Chivers, D.J., Hladik, C.M., 1980. Morphology of the gastrointestinal tract in primates: comparisons with

other mammals in relation to diet. Journal of morphology. 166, 337–386.

- Clutton-Brock, T.H., Harvey, P.H., 1977. Primate ecology and social organization. Journal of Zoology. 183, 1–39.
- Cobourne, M.T., Sharpe, P.T., 2003. Tooth and jaw: molecular mechanisms of patterning in the first branchial arch. Archives of Oral Biology. 48, 1–14.
- Codron, D., Luyt, J., Lee-Thorp, J.A., Sponheimer, M., Ruiter, D.D., Codron, J., 2005. Utilization of savanna-based resources by Plio-Pleistocene baboons: research letter. South African Journal of Science. 101, 245–248.
- Coillot, T., Yaowalak, C., Cyril, C., Helder, G.-R., Jacques, M., Paul, T., Monique, V.-L., Laurent, V., Vincent, L., 2013. Correlated Changes in Occlusal Pattern and Diet in Stem Murinae During the Onset of the Radiation of Old World Rats and Mice. Evolution. 67, 3323–3338.
- Coimbra-Filho, A., 1972. Aspectos inéditos do comportamento de sagüis do gênero *Callithrix* (Callithricidae, Primates). Revista Brasileira de Biologia. 32, 505–512.
- Coiner-Collier, S., Scott, R.S., Chalk-Wilayto, J., Cheyne, S.M., Constantino, P., Dominy, N.J., Elgart, A.A., Glowacka, H., Loyola, L.C., Ossi-Lupo, K., Raguet-Schofield, M., Talebi, M.G., Sala, E.A., Sieradzy, P., Taylor, A.B., Vinyard, C.J., Wright, B.W., Yamashita, N., Lucas, P.W., Vogel, E.R., 2016. Primate dietary ecology in the context of food mechanical properties. Journal of Human Evolution. 98, 103–118.
- Conklin-Brittain, N.L., Knott, C.D., Wrangham, R., 2001. The feeding ecology of apes. Presented at the Conference Proceedings. The Apes: Challenges for the 21st Century, pp. 167–174.
- Conklin-Brittain, N.L., Wrangham, R.W., Hunt, K.D., 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. II. Macronutrients. International Journal of Primatology. 19, 971–998.
- Constantino, P.J., Bush, M.B., Barani, A., Lawn, B.R., 2016. On the evolutionary advantage of multi-cusped teeth. Journal of The Royal Society Interface. 13, 20160374.
- Constantino, P.J., Lee, J.J.-W., Gerbig, Y., Hartstone-Rose, A., Talebi, M., Lawn, B.R., Lucas, P.W., 2012. The role of tooth enamel mechanical properties in primate dietary adaptation. American Journal of Physical Anthropology. 148, 171–177.
- Constantino, P.J., Lee, J.J.-W., Morris, D., Lucas, P.W., Hartstone-Rose, A., Lee, W.-K., Dominy, N.J., Cunningham, A., Wagner, M., Lawn, B.R., 2011. Adaptation to hard-object feeding in sea otters and hominins. Journal of human evolution. 61, 89–96.
- Constantino, P.J., Wright, B.W., 2009. The importance of fallback foods in primate ecology and evolution. American Journal of Physical Anthropology. 140, 599–602.

- Cooke, C., McGraw, W.S., 2010. Diet, food hardness, and tooth use in red-capped mangabeys (*Cercocebus torquatus*) from Sette Cama, Gabon. In: American Journal of Primatology. p. 38.
- Cooke, C.A., 2012. The feeding, ranging, and positional behavior of *Cercocebus torquatus* (the red-capped mangabey) in Sette Cama, Gabon: a phylogenetic perspective (Ph. D. thesis). The Ohio State University, Columbus.
- Cope, E.D., 1883. On the trituberculate type of molar tooth in the Mammalia. Paleontological Bulletin No. 37, Proceedings of the American Philosophical Society. 2, 324–326.
- Corbin, G.D., Schmid, J., 1995. Insect secretions determine habitat use patterns by a female lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). American Journal of Primatology. 37, 317–324.
- Cords, M., 1986. Interspecific and intraspecific variation in the diet of two forest guenons, *Cercopithecus ascanius* and *Cercopithecus mitis*. Journal of Animal Ecology. 55, 811–827.
- Covert, H.H., Kay, R.F., 1981. Dental microwear and diet: Implications for determining the feeding behaviors of extinct primates, with a comment on the dietary pattern of *Sivapithecus*. American Journal of Physical Anthropology. 55, 331–336.
- Crowley, B.E., 2012. Stable Isotope Techniques and Applications for Primatologists. International Journal of Primatology. 33, 673–701.
- Cunha, A.A., Vieira, M.V., Grelle, C.E.V., 2006. Preliminary observations on habitat, support use and diet in two non-native primates in an urban Atlantic forest fragment: The capuchin monkey (*Cebus sp.*) and the common marmoset (*Callithrix jacchus*) in the Tijuca forest, Rio de Janeiro. Urban Ecosystems. 9, 351–359.
- Cuozzo, F.P., Head, B.R., Sauther, M.L., Ungar, P.S., O'Mara, M.T., 2014. Sources of tooth wear variation early in life among known-aged wild ring-tailed lemurs (*Lemur catta*) at the Bezà Mahafaly Special Reserve, Madagascar. American Journal of Primatology. 76, 1037–1048.
- Cuozzo, F.P., Sauther, M.L., 2012. What is dental ecology? American journal of physical anthropology. 148, 163–170.
- Curtin, S.H., 2004. Diet of the Roloway monkey, *Cercopithecus diana roloway*, in Bia National Park, Ghana. In: Glenn, M.E., Cords, M. (Eds.), The Guenons: Diversity and Adaptation in African Monkeys. Kluwer Academic Publishers, New York, pp. 351–371.
- Cuy, J.L., Mann, A.B., Livi, K.J., Teaford, M.F., Weihs, T.P., 2002. Nanoindentation mapping of the mechanical properties of human molar tooth enamel. Archives of Oral Biology. 47, 281–291.
- Daegling, D.J., McGraw, W.S., 2001. Feeding, diet, and jaw form in West African *Colobus* and *Procolobus*. International Journal of Primatology. 22, 1033–1055.
- Daegling, D.J., McGraw, W.S., Ungar, P.S., Pampush, J.D., Vick, A.E., Bitty, E.A., 2011. Hard-object

feeding in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*) and interpretation of early hominin feeding ecology. PLoS ONE. 6, e23095.

- Dammhahn, M., Kappeler, P.M., 2008. Small-scale coexistence of two mouse lemur species (*Microcebus berthae* and *M. murinus*) within a homogeneous competitive environment. Oecologia. 157, 473–483.
- Dasilva, G.L., 1992. The western black-and-white colobus as a low-energy strategist: activity budgets, energy expenditure and energy intake. Journal of Animal Ecology. 61, 79–91.
- Dasilva, G.L., 1994. Diet of *Colobus polykomos* on Tiwai Island: Selection of food in relation to its seasonal abundance and nutritional quality. International Journal of Primatology. 15, 655–680.
- Daubert, D.M., Kelley, J.L., Udod, Y.G., Habor, C., Kleist, C.G., Furman, I.K., Tikonov, I.N., Swanson, W.J., Roberts, F.A., 2016. Human enamel thickness and ENAM polymorphism. International Journal of Oral Science. 8, 93–97.
- Davies, G., Oates, J., 1994. Colobine monkeys: their ecology, behaviour and evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- Davis, D.D., 1962. Mammals of the lowland rain-forest of North Borneo. Bulletin of the National Museum of Singapore. 31, 1–129.
- Davis, M., Pineda Munoz, S., 2016. The temporal scale of diet and dietary proxies. Ecology and Evolution. 6, 1883–1897.
- Dean, C., 2000. Progress in understanding hominoid dental development. Journal of Anatomy. 197, 77–101.
- Deane, A. s., Kremer, E. p., Begun, D. r., 2005. New approach to quantifying anatomical curvatures using high-resolution polynomial curve fitting (HR-PCF). American Journal of Physical Anthropology. 128, 630–638.
- Deane, A.S., 2009. Early Miocene catarrhine dietary behaviour: the influence of the Red Queen Effect on incisor shape and curvature. Journal of Human Evolution. 56, 275–285.
- Defler, T.R., Defler, S.B., 1996. Diet of a group of *Lagothrix lagothricha lagothricha* in southeastern Colombia. International Journal of Primatology. 17, 161–190.
- Delahaye, D., 2005. Modélisation d'un système spatial complexe : le bassin versant. In: Guermond, Y. (Ed.), Modélisations En Géographie – Déterminismes et Complexités. Hermès-Lavoisier, Paris, pp. 235–359.
- Delson, E., 1973. Fossil colobine monkeys of the circum-Mediterranean region and the evolutionary history of the Cercopithecidae (Primates, Mammalia) (Ph. D. thesis). Columbia University, New York.
- Dennis, J.C., Ungar, P.S., Teaford, M.F., Glander, K.E., 2004. Dental topography and molar wear in *Alouatta palliata* from Costa Rica. American Journal of Physical Anthropology. 125, 152–161.
- Dew, J.L., 2005. Foraging, Food Choice, and Food Processing by Sympatric Ripe-Fruit Specialists:

Lagothrix lagotricha poeppigii and *Ateles belzebuth belzebuth*. International Journal of Primatology. 26, 1107–1135.

- Di Fiore, A., 2004. Diet and feeding ecology of wooly monkeys in a western amazonian rain forest. International Journal of Primatology. 25, 767–801.
- Dirks, W., 2000. The relationship of life history variables to dental development in catarrhines. American Journal of Physical Anthropology. S, 140.
- Dirks, W., 2003. Effect of diet on dental development in four species of catarrhine primates. American Journal of Physical Anthropology. 26, 801–823.
- Dominy, N.J., Vogel, E.R., Yeakel, J.D., Constantino, P., Lucas, P.W., 2008. Mechanical properties of plant underground storage organs and implications for dietary models of early hominins. Evolutionary Biology. 35, 159–175.
- Doran, D.M., Greer, D., n.d. The influence of swamp use and fruit consumption on western lowland gorilla *(Gorilla gorilla gorilla)* ranging behavior at Mondika Research Center. American Journal of Physical Anthropology. 34, 64–65.
- Doran, D.M., McNeilage, A., Greer, D., Bocian, C., Mehlman, P., Shah, N., 2002. Western lowland gorilla diet and resource availability: new evidence, cross-site comparisons, and reflections on indirect sampling methods. American Journal of Primatology. 58, 91–116.
- Dubost, G., 1984. Comparison of the diets of frugivorous forest ruminants of Gabon. Journal of Mammalogy. 65, 298–316.
- Dumont, E.R., 1995. Enamel thickness and dietary adaptation among extant primates and chiropterans. Journal of Mammalogy. 76, 1127–1136.
- Dunbar, R.I.M., 1977. Feeding ecology of gelada baboons: a preliminary report. In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), Primate Ecology. Academic Press, London, pp. 251–273.
- Dutton, P., Chapman, H., 2015. Dietary preferences of a submontane population of the rare Nigerian-Cameroon chimpanzee (*Pan troglodytes ellioti*) in Ngel Nyaki Forest Reserve, Nigeria. American Journal of Primatology. 77, 86–97.
- Ehlers Smith, D.A., Husson, S.J., Ehlers Smith, Y.C., Harrison, M.E., 2013. Feeding ecology of red langurs in Sabangau tropical peat-swamp forest, Indonesian Borneo: extreme granivory in a non-masting forest. American Journal of Primatology. 75, 848–859.
- Elgart-Berry, A., 2004. Fracture toughness of mountain gorilla (*Gorilla gorilla beringei*) food plants. American Journal of Primatology. 62, 275–285.
- Eronen, J.T., Rook, L., 2004. The Mio-Pliocene European primate fossil record: dynamics and habitat tracking. Journal of Human Evolution. 47, 323–341.

- Evans, A.R., 2003. Functional Dental Morphology of Insectivorous Microchiropterans: Spatial Modelling and Functional Analysis of Tooth Form and the Influence of Tooth Wear and Dietary Properties (Ph. D. thesis). Monash University, Melbourne.
- Evans, A.R., 2013. Shape descriptors as ecometrics in dental ecology. Hystrix. 24.
- Evans, A.R., Janis, C.M., 2014. The Evolution of High Dental Complexity in the Horse Lineage. Annales Zoologici Fennici. 51, 73–79.
- Evans, A.R., Sanson, G.D., 1998. The effect of tooth shape on the breakdown of insects. Journal of Zoology. 246, 391–400.
- Evans, A.R., Wilson, G.P., Fortelius, M., Jernvall, J., 2007. High-level similarity of dentitions in carnivorans and rodents. Nature. 445, 78–81.
- Fashing, P.J., Mulindahabi, F., Gakima, J.-B., Masozera, M., Mununura, I., Plumptre, A.J., Nguyen, N., 2007. Activity and ranging patterns of *Colobus angolensis ruwenzorii* in Nyungwe Forest, Rwanda: possible costs of large group size. International Journal of Primatology. 28, 529–550.
- Felton, A.M., Felton, A., Wood, J.T., Lindenmayer, D.B., 2008. Diet and Feeding Ecology of *Ateles chamek* in a Bolivian Semihumid Forest: The Importance of *Ficus* as a Staple Food Resource. International Journal of Primatology. 29, 379–403.
- Fiorenza, L., Benazzi, S., Kullmer, O., 2011a. Para-masticatory wear facets and their functional significance in hunter–gatherer maxillary molars. Journal of Archaeological Science. 38, 2182–2189.
- Fiorenza, L., Benazzi, S., Tausch, J., Kullmer, O., Bromage, T.G., Schrenk, F., 2011b. Molar Macrowear Reveals Neanderthal Eco-Geographic Dietary Variation. PLoS ONE. 6, e14769.
- Fortelius, M., Eronen, * Jussi, Jernvall, J., Liu, L., Pushkina, D., Rinne, J., Tesakov, A., Vislobokova, I., Zhang, Z., Zhou, L., 2002. Fossil mammals resolve regional patterns of Eurasian climate change over 20 million years. Evolutionary Ecology Research. 4, 1005–1016.
- Fortelius, M., Solounias, N., 2000. Functional characterization of ungulate molars using the abrasionattrition wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. American Museum Novitates. 1– 36.
- Fox, E.A., Sitompul, A., Van Schaik, C.P., 1999. Intelligent tool use in wild Sumatran orangutans. In: Parker, S.T., Mitchell, R.W., Miles, H.L. (Eds.), The Mentalities of Gorillas and Orangutans: Comparative Perspectives. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 97–116.
- Fox, E.A., van Schaik, C.P., Sitompul, A., Wright, D.N., 2004. Intra-and interpopulational differences in orangutan (*Pongo pygmaeus*) activity and diet: implications for the invention of tool use. American Journal of Physical Anthropology. 125, 162–174.
- Frazzetta, T.H., 1988. The mechanics of cutting and the form of shark teeth (Chondrichthyes,

Elasmobranchii). Zoomorphology. 108, 93–107.

- Freeman, P., 1988. Frugivorous and animalivorous bats (Microchiroptera): dental and cranial adaptations. Mammalogy Papers: University of Nebraska State Museum.
- Freeman, P.W., 1984. Functional cranial analysis of large animalivorous bats (Microchiroptera). Biological Journal of the Linnean Society. 21, 387–408.
- Freeman, P.W., Lemen, C.A., 2009. Puncture-Resistance of Gloves for Handling Bats. Journal of Wildlife Management. 73, 1251–1254.
- Freese, C.H., Oppenheimer, J.R., 1981. The capuchin monkeys, genus *Cebus*. In: Coimbra-Filho, A., Mittermeier, R.A. (Eds.), Ecology and Behavior of Neotropical Primates. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, pp. 331–390.
- Galat, G., Galat-Luong, A., 1985. La communauté de primates diurnes de la forêt de Taï, Côte-d'Ivoire. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 40, 3–32.
- Galetti, M., Pedroni, F., 1994. Seasonal diet of capuchin monkeys (<i>Cebus apella<i/>) in a semideciduous forest in south-east Brazil. Journal of Tropical Ecology. 10, 27–39.
- Garber, P.A., 1980. Locomotor behavior and feeding ecology of the panamanian tamarin (*Saguinus oedipus geoffroyi*, callitrichidae, primates). International Journal of Primatology. 1, 185–201.
- Gautier-Hion, A., Emmons, L.H., Dubost, G., 1980. A comparison of the diets of three major groups of primary consumers of Gabon (primates, squirrels and ruminants). Oecologia. 45, 182–189.
- Georgiev, A.V., Thompson, M.E., Lokasola, A.L., Wrangham, R.W., 2011. Seed predation by bonobos (*Pan paniscus*) at Kokolopori, Democratic Republic of the Congo. Primates; Journal of Primatology. 52, 309–314.
- Glowacka, H., McFarlin, S.C., Catlett, K.K., Mudakikwa, A., Bromage, T.G., Cranfield, M.R., Stoinski, T.S., Schwartz, G.T., 2016. Age-related changes in molar topography and shearing crest length in a wild population of mountain Gorillas from Volcanoes National Park, Rwanda. American Journal of Physical Anthropology. n/a-n/a.
- Godfrey, L.R., Winchester, J.M., King, S.J., Boyer, D.M., Jernvall, J., 2012. Dental topography indicates ecological contraction of lemur communities. American journal of physical anthropology. 148, 215–227.
- Grine, F.E., Martin, L.B., 1988. Enamel thickness and development in *Australopithecus* and *Paranthropus*. In: Grine, F.E. (Ed.), Volutionary History of the "Robust" Australopithecines. Aldine de Gruyter, New York, pp. 3–42.
- Grine, F.E., Sponheimer, M., Ungar, P.S., Lee-Thorp, J., Teaford, M.F., 2012. Dental microwear and stable isotopes inform the paleoecology of extinct hominins. American journal of physical anthropology.

148, 285–317.

- Grubb, P.J., 1986. Sclerophylls, pachyphylls and pycnophylls: the nature and significance of hard leaf surfaces. In: Juniper, B., Southwood, R. (Eds.), Insects and the Plant Surface. Edward Arnold, London, pp. 137–150.
- Guo, S., Li, B., Watanabe, K., 2007. Diet and activity budget of *Rhinopithecus roxellana* in the Qinling Mountains, China. Primates. 48, 268–276.
- Guy, F., Gouvard, F., Boistel, R., Euriat, A., Lazzari, V., 2013. Prospective in (primate) dental analysis through tooth 3D topographical quantification. PLoS ONE. 8, e66142.
- Guy, F., Lazzari, V., Gilissen, E., Thiery, G., 2015. To what extent is primate second molar enamel occlusal morphology shaped by the enamel-dentine junction? PLoS ONE. 10, e0138802.
- Happel, R., 1988. Seed-eating by West African cercopithecines, with reference to the possible evolution of bilophodont molars. American Journal of Physical Anthropology. 75, 303–327.
- Happel, R.E., 1982. Ecology of Pithecia hirsuta in Peru. Journal of Human Evolution. 11, 581–590.
- Harris, T.R., Chapman, C.A., 2007. Variation in diet and ranging of black and white colobus monkeys in Kibale National Park, Uganda. Primates; Journal of Primatology. 48, 208–221.
- Harrison, M.E., Marshall, A.J., 2011. Strategies for the use of fallback foods in apes. International Journal of Primatology. 32, 531–565.
- Harrison, M.E., Morrogh-Bernard, H.C., Chivers, D.J., 2010. Orangutan energetics and the influence of fruit availability in the nonmasting peat-swamp forest of Sabangau, Indonesian Borneo. International Journal of Primatology. 31, 585–607.
- Harvati, K., 2000. Dental eruption sequence among colobine primates. American Journal of Physical Anthropology. 112, 69–85.
- Harvati, K., Frost, S.R., 2007. Dental eruption sequences in fossil colobines and the evolution of primate life histories. International Journal of Primatology. 28, 705–728.
- Harvey, P.H., Kavanagh, M., Clutton-Brock, T.H., 1978. Sexual dimorphism in primate teeth. Journal of Zoology. 186, 475–485.
- Heymann, E.W., 2011. Florivory, nectarivory, and pollination a review of primate-flower interactions. Ecotropica. 17, 41–52.
- Heymann, E.W., Nadjafzadeh, M.N., 2013. Insectivory and prey foraging techniques in *Callicebus*? a case study of *Callicebus cupreus* and a comparison to other pitheciids. In: Evolutionary Biology and Conservation of Titis, Sakis and Uacaris. Cambridge University Press, New York.
- Hill, D.A., 1997. Seasonal variation in the feeding behavior and diet of Japanese macaques (Macaca fuscata

yakui) in lowland forest of Yakushima. American journal of primatology. 43, 305–322.

- Hill, R.A., Dunbar, R.I.M., 2002. Climatic determinants of diet and foraging behaviour. Evolutionary Ecology. 16, 579–593.
- Hladik, A., Hladik, C.M., 1969. Rapports trophiques entre vegetation et primates dans la foret de Barro Colorado (Panama). Terre Vie. 1, 25–117.
- Hladik, C.M., 1973. Alimentation et activité d'un groupe de chimpanzés réintroduits en forêt Gabonaise. La Terre et la Vie. 3, 343–413.
- Hladik, C.M., 1978. Adaptive strategies of primates in relation to leaf eating. In: The Ecology of Arboreal Folivores. Smithsonian Institute Press, Washington, pp. 373–395.
- Hladik, C.M., Charles-Dominique, P., Petter, J.-J., 1980. Feeding strategies of five nocturnal prosimians in the dry forest of the West Coast of Madagascar. In: P. CHARLES-DOMINIQUE, J.J.P. et A.S., H.M. COOPER, A. HLADIK, C.M. HLADIK, E. PAGES, G.F. PARIENTE, A. PETTER-ROUSSEAUX (Ed.), Nocturnal Malagasy Primates. Ecology, Physiology, and Behavior. Academic Press, New York, pp. 41–73.
- Hladik, C.M., Hladik, A., 1972. Disponibilités alimentaires et domaines vitaux des Primates à Ceylan. La Terre et la Vie. 26, 149–215.
- Horvath, J.E., Ramachandran, G.L., Fedrigo, O., Nielsen, W.J., Babbitt, C.C., St Clair, E.M., Pfefferle, L.W., Jernvall, J., Wray, G.A., Wall, C.E., 2014. Genetic comparisons yield insight into the evolution of enamel thickness during human evolution. Journal of Human Evolution. 73, 75–87.
- Hunter, J.P., Jernvall, J., 1995. The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. Proceedings of the National Academy of Sciences. 92, 10718–10722.
- Inogwabini, B.-I., Matungila, Bewa, 2009. Bonobo food items, food availability and bonobo distribution in the Lake Tumba swampy forests, Democratic Republic of Congo. The Open Conservation Biology Journal. 3.
- Isbell, L.A., 1998. Diet for a small primate: insectivory and gummivory in the (large) patas monkey (*Erythrocebus patas pyrrhonotus*). American journal of primatology. 45, 381–398.
- Iwamoto, T., 1979. Ecological and sociological studies of gelada baboons. Feeding ecology. Contributions to Primatology. 16, 279–330.
- Jablonski, N., 2002. Fossil Old World monkeys: The late Neogene radiation. In: Hartwig, W.C. (Ed.), The Primate Fossil Record. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 255–299.
- Jablonski, N.G., Su, D.F., Flynn, L.J., Ji, X., Deng, C., Kelley, J., Zhang, Y., Yin, J., You, Y., Yang, X., 2014. The site of Shuitangba (Yunnan, China) preserves a unique, terminal Miocene fauna. Journal of Vertebrate Paleontology. 34, 1251–1257.

- Janis, C.M., 2000. Patterns in the evolution of herbivory of large terrestrial mammals: the Paleogene of North America. In: Sues, H.-D. (Ed.), Evolution of Herbivory in Terrestrial Vertebrates: Perspectives from the Fossil Record. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 168–222.
- Janis, C.M., 2007. Artiodactyl paleoecology and evolutionary trends. In: Prothero, D.R., Foss, S.E. (Eds.), The Evolution of Artiodactyls. John Hopkins University Press, Baltimore, pp. 292–302.
- Jernvall, J., Hunter, J.P., Fortelius, M., 1996. Molar tooth diversity, disparity, and ecology in Cenozoic ungulate radiations. Science (New York, N.Y.). 274, 1489–1492.
- Jernvall, J., Selänne, L., 1999. Laser confocal microscopy and geographic information systems in the study of dental morphology. Palaeontologia Electronica. 2.
- Ji, X., Jablonski, N.G., Su, D.F., Deng, C., Flynn, L.J., You, Y., Kelley, J., 2013. Juvenile hominoid cranium from the terminal Miocene of Yunnan, China. Chinese Science Bulletin. 58, 3771–3779.
- Johns, A.D., 1986. Notes on the ecology and current status of the buffy saki, *Pithecia albicans*. Primate Conservation. 7, 26–29.
- Johnson, C.A., Swedell, L., Rothman, J.M., 2012. Feeding ecology of olive baboons (*Papio anubis*) in Kibale National Park, Uganda: preliminary results on diet and food selection. African Journal of Ecology. 50, 367–370.
- Jones, D., Evans, A.R., Siu, K.K.W., Rayfield, E.J., Donoghue, P.C.J., 2012. The sharpest tools in the box? Quantitative analysis of conodont element functional morphology. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 279, 2849–2854.
- Kajuna, S.T.A.R., Bilanski, W.K., Mittal, G.S., 1997. Textural changes of banana and plantain pulp during ripening. Journal of the Science of Food and Agriculture. 75, 244–250.
- Kamilar, J.M., Pokempner, A.A., 2008. Does body mass dimorphism increase male–female dietary niche separation? A comparative study of primates. Behaviour. 145, 1211–1234.
- Kane, E.E., 2012. The context of dietary variation in *Cercopithecus diana* in the Ivory Coast's Tai National Park (Ph. D. thesis). The Oahio State University, Columbus.
- Kangas, A.T., Evans, A.R., Thesleff, I., Jernvall, J., 2004. Nonindependence of mammalian dental characters. Nature. 432, 211–214.
- Karme, A., Rannikko, J., Kallonen, A., Clauss, M., Fortelius, M., 2016. Mechanical modelling of tooth wear. Journal of the Royal Society, Interface. 13.
- Kay, R.F., 1977. The evolution of molar occlusion in the Cercopithecidae and early Catarrhines. American Journal of Physical Anthropology. 46, 327–352.
- Kay, R.F., 1981. The nut-crackers a new theory of the adaptations of the Ramapithecinae. American Journal of Physical Anthropology. 55, 141–151.

- Kay, R.F., 1984. On the use of anatomical features to infer foraging behavior in extinct primates. In: Cant, J.G.H., Rodman, P.S. (Eds.), Adaptations for Foraging in Nonhuman Primates. Columbia University Press, New York, pp. 21–53.
- Kay, R.F., Covert, H.H., 1984. Anatomy and behaviour of extinct primates. In: Chivers, D.J., Wood, B.A., Bilsborough, A. (Eds.), Food Acquisition and Processing in Primates. Plenum Publishing, New York, pp. 467–508.
- Kay, R.F., Hiiemae, K.M., 1974. Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. American Journal of Physical Anthropology. 40, 227–256.
- Kay, R.F., Hylander, W.L., 1978. The dental structure of mammalian folivores wiht special reference to primates and Phalangeroidea (Marsupialia). In: Montgomery, G.G. (Ed.), The Ecology of Arboreal Folivores. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 173–191.
- Kay, R.N.B., Davies, A.G., 1994. Digestive physiology. In: Davies, A.G., Oates, J.F. (Eds.), Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 285–310.
- Kibaja, M., 2014. Diet of the ashy red colobus (*Piliocolobus tephrosceles*) and crop-raiding in a forest-farm mosaic, Mbuzi, Rukwa Region, Tanzania. Primate Conservation. 28, 109–116.
- Kim, S., Lappan, S., Choe, J.C., 2011. Diet and ranging behavior of the endangered Javan gibbon (*Hylobates moloch*) in a submontane tropical rainforest. American Journal of Primatology. 73, 270–280.
- Kimura, O., Dykes, E., Fearnhead, R.W., 1977. The relationship between the surface area of the enamel crowns of human teeth and that of the dentine-enamel junction. Archives of Oral Biology. 22, 677– 683.
- Kinzey, W.G., 1978. Feeding behavior and molar features in two species of titi monkey. In: Chivers, D.J., Herbert, J. (Eds.), Recent Advances in Primatology. Academic Press, London, pp. 373–385.
- Kinzey, W.G., Norconk, M.A., 1990. Hardness as a basis of fruit choice in two sympatric primates. American journal of physical anthropology. 81, 5–15.
- Kinzey, W.G., Norconk, M.A., 1993. Physical and chemical properties of fruit and seeds eaten by *Pithecia* and *Chiropotes* in Surinam and Venezuela. International Journal of Primatology. 14, 207–227.
- Kirk, E.C., Simons, E.L., 2001. Diets of fossil primates from the Fayum Depression of Egypt: a quantitative analysis of molar shearing. Journal of Human Evolution. 40, 203–229.
- Klein, L.L., Klein, D.J., 1977. Feeding behavior of the Colombian spider monkey. In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), Primate Ecology. Academic Press, London, pp. 154–181.
- Klukkert, Z.S., Teaford, M.F., Ungar, P.S., 2012. A dental topographic analysis of chimpanzees. American

Journal of Physical Anthropology. 148, 276–284.

- Koenigswald, W. v, 1992. Tooth enamel of the cave bear (*Ursus spelaeus*) and the relationship between diet and enamel structures. Annales Zoologici Fennici. 28, 217–227.
- Koenigswald, W. von, Anders, U., Engels, S., Schultz, J.A., Kullmer, O., 2013. Jaw movement in fossil mammals: analysis, description and visualization. Paläontologische Zeitschrift. 87, 141–159.
- Kono, R.T., 2004. Molar enamel thickness and distribution patterns in extant great apes and humans: new insights based on a 3-dimensional whole crown perspective. Anthropological Science. 112, 121–146.
- Kono, R.T., Suwa, G., Tanijiri, T., 2002. A three-dimensional analysis of enamel distribution patterns in human permanent first molars. Archives of oral biology. 47, 867–875.
- Koolstra, J.H., van Eijden, T.M., Weijs, W.A., Naeije, M., 1988. A three-dimensional mathematical model of the human masticatory system predicting maximum possible bite forces. Journal of Biomechanics. 21, 563–576.
- Koufos, G.D., 2006. The Neogene localities of Greece: faunas, chronology and biostratography. Hellenic Journal of Geosciences. 41, 183–214.
- Koufos, G.D., 2009a. The genus *Mesopithecus* (Primates, Cercopithecidae) in the late Miocene of Greece. Bolletino della Società Paleontologica Italiana. 48, 157–166.
- Koufos, G.D., 2009b. The Neogene cercopithecids (Mammalia, Primates) of Greece. Geodiversitas. 31, 817–850.
- Koyabu, D.B., Endo, H., 2010. Craniodental mechanics and diet in Asian colobines: morphological evidence of mature seed predation and sclerocarpy. American Journal of Physical Anthropology. 142, 137–148.
- Kuhn, H.J., 1964. Zur kenntnis von bau und funktion des magens der schlankaff en (Colobinae). Folia Primatologica. 2, 193–221.
- Kullmer, O., Benazzi, S., Fiorenza, L., Schulz, D., Bacso, S., Winzen, O., 2009. Technical note: occlusal fingerprint analysis: quantification of tooth wear pattern. American Journal of Physical Anthropology. 139, 600–605.
- Kullmer, O., Schulz, D., Benazzi, S., 2012. An experimental approach to evaluate the correspondence between wear facet position and occlusal movements. Anatomical Record (Hoboken, N.J.: 2007). 295, 846–852.
- Kulp, J., Heymann, E.W., 2015. Ranging, activity budget, and diet composition of red titi monkeys (*Callicebus cupreus*) in primary forest and forest edge. Primates; Journal of Primatology. 56, 273–278.
- Lacruz, R.S., Ramirez Rozzi, F.V., Wood, B.A., Bromage, T.G., 2012. Brief communication: molar development and crown areas in early *Australopithecus*. American journal of physical anthropology. 148, 632–640.

- Laden, G., Wrangham, R., 2005. The rise of the hominids as an adaptive shift in fallback foods: plant underground storage organs (USOs) and australopith origins. Journal of Human Evolution. 49, 482–498.
- Lambert, J.E., 1998. Primate digestion: Interactions among anatomy, physiology, and feeding ecology. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews. 7, 8–20.
- Lambert, J.E., 2009. Summary to the symposium issue: Primate fallback strategies as adaptive phenotypic plasticity—Scale, pattern, and process. American Journal of Physical Anthropology. 140, 759–766.
- Lambert, J.E., Chapman, C.A., Wrangham, R.W., Conklin-Brittain, N.L., 2004. Hardness of cercopithecine foods: implications for the critical function of enamel thickness in exploiting fallback foods. American Journal of Physical Anthropology. 125, 363–368.
- Lazzari, V., Charles, C., Tafforeau, P., Vianey-Liaud, M., Aguilar, J.-P., Jaeger, J.-J., Michaux, J., Viriot, L., 2008. Mosaic convergence of rodent dentitions. PLoS ONE. 3, e3607.
- Lazzari, V., Guy, F., 2014. Quantitative three-dimensional topography in taxonomy applied to the dental morphology of catarrhines. BMSAP. 26, 140–146.
- Le Luyer, M., Rottier, S., Bayle, P., 2014. Brief communication: Comparative patterns of enamel thickness topography and oblique molar wear in two early neolithic and medieval population samples. American Journal of Physical Anthropology. n/a-n/a.
- Lee, J.J.-W., Constantino, P.J., Lucas, P.W., Lawn, B.R., 2011. Fracture in teeth: a diagnostic for inferring bite force and tooth function. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. 86, 959–974.
- Lees, S., Barber, F.E., 1968. Looking into teeth with ultrasound. Science (New York, N.Y.). 161, 477–478.
- Leigh, S.R., 1994. Ontogenetic correlates of diet in anthropoid primates. American Journal of Physical Anthropology. 94, 499–522.
- Lézot, F., Thomas, B., Greene, S.R., Hotton, D., Yuan, Z.-A., Castaneda, B., Bolaños, A., Depew, M., Sharpe, P., Gibson, C.W., Berdal, A., 2008. Physiological implications of DLX homeoproteins in enamel formation. Journal of Cellular Physiology. 216, 688–697.
- Liem, K.F., 1980. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. American Zoologist. 20, 295–314.
- Link, A., Galvis, N., Marquez, M., Guerrero, J., Solano, C., Stevenson, P.R., 2012. Diet of the critically endangered brown spider monkey (*Ateles hybridus*) in an inter-Andean lowland rainforest in Colombia. American Journal of Primatology. 74, 1097–1105.
- Lomakin, J., Huber, P.A., Eichler, C., Arakane, Y., Kramer, K.J., Beeman, R.W., Kanost, M.R., Gehrke, S.H., 2011. Mechanical properties of the beetle elytron, a biological composite material.

Biomacromolecules. 12, 321–335.

- Lowe, A., Sturrock, G., 1998. Behaviour and diet of *Colobus angolensis palliatus* Peters, 1868, in relation to seasonality in a Tanzanian dry coastal forest. Folia Primatologica. 69, 121–128.
- Lowman, M.D., Box, J.D., 1983. Variation in leaf toughness and phenolic content among five species of Australian rain forest trees. Australian Journal of Ecology. 8, 17–25.
- Lucas, P., Constantino, P., Wood, B., Lawn, B., 2008. Dental enamel as a dietary indicator in mammals. BioEssays: News and Reviews in Molecular, Cellular and Developmental Biology. 30, 374–385.
- Lucas, P.W., 1979. The dental-dietary adaptations of mammals. Neu es Jarhbuch für Geologie und Paleontologie. 8, 486–512.
- Lucas, P.W., 1982. Basic principles of tooth design. In: Kurtén, B. (Ed.), Teeth: Form, Function and Evolution. Columbia University Press, New York, pp. 154–162.
- Lucas, P.W., 2004. Dental functional morphology: how teeth work. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lucas, P.W., Gaskins, J.T., Lowrey, T.K., Harrison, M.E., Morrogh-Bernard, H.C., Cheyne, S.M., Begley, M.R., 2012. Evolutionary optimization of material properties of a tropical seed. Journal of The Royal Society Interface. 9, 34–42.
- Lucas, P.W., Luke, D.A., 1984. Chewing it over: basic principles of food breakdown. In: Chivers, D.J., Wood, B.A., Bilsborough, A. (Eds.), Food Acquisition and Processing in Primates. Plenum Press, New York, pp. 283–301.
- Lucas, P.W., Omar, R., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Henry, A.G., Michael, S., Thai, L.A., Watzke, J., Strait, D.S., Atkins, A.G., 2013. Mechanisms and causes of wear in tooth enamel: implications for hominin diets. Journal of The Royal Society Interface. 10, 20120923.
- Lucas, P.W., Teaford, M.F., 1994. Functional morphology of colobine teeth. In: Davies, G., Oates, J. (Eds.), Colobine Monkeys: Their Ecology, Behaviour and Evolution. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 173–203.
- Lucas, P.W., Turner, I.M., Dominy, N.J., Yamashita, N., 2000. Mechanical defences to herbivory. Annals of Botany. 86, 913–920.
- Lucas, P.W., van Casteren, A., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Henry, A.G., Michael, S., Watzke, J., Reed, D.A., Diekwisch, T.G.H., Strait, D.S., Atkins, A.G., 2014. The role of dust, grit and phytoliths in tooth wear. Annales Zoologici Fennici. 51, 143–152.
- Ludwig, G., Aguiar, L.M., Svoboda, W.K., Hilst, C.L.S., Navarro, I.T., Vitule, J.R.S., Passos, F.C., 2008. Comparison of the diet of *Alouatta caraya* (Primates: Atelidae) between a riparian island and mainland on the Upper Parana River, southern Brazil. Revista Brasileira de Zoologia. 25, 419–426.

Macho, G.A., Berner, M.E., 1993. Enamel thickness of human maxillary molars reconsidered. American

Journal of Physical Anthropology. 92, 189–200.

- Macho, G.A., Spears, I.R., 1999. Effects of loading on the biomechanical [correction of biochemical] behavior of molars of *Homo*, *Pan*, and *Pongo*. American Journal of Physical Anthropology. 109, 211–227.
- MacKinnon, J.R., MacKinnon, K.S., 1980. Niche differentiation in a primate community. In: Chivers, D.D.J. (Ed.), Malayan Forest Primates. Plenum Press, New York, pp. 167–190.
- Malaivijitnond, S., Lekprayoon, C., Tandavanittj, N., Panha, S., Cheewatham, C., Hamada, Y., 2007. Stonetool usage by Thai long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*). American Journal of Primatology. 69, 227–233.
- Marsh, C.W., 1981. Diet Choice among Red Colobus (*Colobus badius rufomitratus*) on the Tana River, Kenya. Folia Primatologica. 35, 147–178.
- Marsh, L.K., 2003. Primates in fragments: ecology and conservation. Kluwer Academic Publishers, New York.
- Marshall, A.J., Wrangham, R.W., 2007. Evolutionary consequences of fallback foods. International Journal of Primatology. 28, 1219–1235.
- Marshall, G.W., Balooch, M., Gallagher, R.R., Gansky, S.A., Marshall, S.J., 2001. Mechanical properties of the dentinoenamel junction: AFM studies of nanohardness, elastic modulus, and fracture. Journal of Biomedical Materials Research. 54, 87–95.
- Martin, L., 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. Nature. 314, 260–263.
- Martin, L.B., Olejniczak, A.J., Maas, M.C., 2003. Enamel thickness and microstructure in pitheciin primates, with comments on dietary adaptations of the middle Miocene hominoid *Kenyapithecus*. Journal of Human Evolution. 45, 351–367.
- Martin, R.D., 1972. A preliminary field study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1977). In: Zeitschrift Für Tierpsychologie. pp. 43–89.
- Martin, R.D., 1990. Primate origins and evolution: a phylogenetic reconstruction. Plenum Press, New York.
- Martins, M.M., Setz, E.Z.F., 2000. Diet of buffy tufted-eared marmosets (*Callithrix aurita*) in a forest fragment in Southeastern Brazil. International Journal of Primatology. 21, 467–476.
- Matsuda, I., Tuuga, A., Higashi, S., 2009. The feeding ecology and activity budget of proboscis monkeys. American journal of primatology. 71, 478–492.
- McConkey, K.R., Ario, A., Aldy, F., Chivers, D.J., 2003. Influence of forest seasonality on gibbon food choice in the rain forests of Barito Ulu, Central Kalimantan. International Journal of Primatology. 24, 19–32.

- McGraw, W.S., Daegling, D.J., 2012. Primate feeding and foraging: integrating studies of behavior and morphology. Annual Review of Anthropology. 41, 203–219.
- McGraw, W.S., Vick, A.E., Daegling, D.J., 2014. Dietary variation and food hardness in sooty mangabeys (*Cercocebus atys*): implications for fallback foods and dental adaptation. American Journal of Physical Anthropology. 154, 413–423.
- McGrew, W.C., 1992. Chimpanzee material culture: implications for human evolution. Cambridge University Press, Cambridge.
- McGrew, W.C., Marchant, L.F., Beuerlein, M.M., Vrancken, D., Fruth, B., Hohmann, G., 2007. Prospects for bonobo insectivory: Lui Kotal, Democratic Republic of Congo. International Journal of Primatology. 28, 1237–1252.
- McKey, D.B., Gartlan, J.S., Waterman, P.G., Choo, G.M., 1981. Food selection by black colobus monkeys (*Colobus satanas*) in relation to plant chemistry. Biological Journal of the Linnean Society. 16, 115–146.
- McLennan, M.R., 2013. Diet and feeding ecology of chimpanzees (*Pan troglodytes*) in Bulindi, Uganda: foraging strategies at the forest–farm interface. International Journal of Primatology. 34, 585–614.
- Meldrum, D.J., Kay, R.F., 1997. *Nuciruptor rubricae*, a new pitheciin seed predator from the Miocene of Colombia. American journal of physical anthropology. 102, 407–427.
- Ménard, N., 1985. Le régime alimentaire de *Macaca sylvanus* dans différents habitats d'Algérie: I- régime en chênaie décidue. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie). 40, 51–466.
- Merceron, G., Koufos, G.D., Valentin, X., 2009a. Feeding habits of the first European colobine, *Mesopithecus* (Mammalia, Primates): evidence from a comparative dental microwear analysis with modern cercopithecids. Geodiversitas. 31, 865–878.
- Merceron, G., Ramdarshan, A., Blondel, C., Boisserie, J.-R., Brunetiere, N., Francisco, A., Gautier, D., Milhet, X., Novello, A., Pret, D., 2016. Untangling the environmental from the dietary: dust does not matter. Proc. R. Soc. B. 283, 20161032.
- Merceron, G., Scott, J., Scott, R.S., Geraads, D., Spassov, N., Ungar, P.S., 2009b. Folivory or fruit/seed predation for *Mesopithecus*, an earliest colobine from the late Miocene of Eurasia? Journal of Human Evolution. 57, 732–738.
- Merceron, G., Taylor, S., Scott, R., Chaimanee, Y., Jaeger, J.-J., 2006. Dietary characterization of the hominoid *Khoratpithecus* (Miocene of Thailand): evidence from dental topographic and microwear texture analyses. Die Naturwissenschaften. 93, 329–333.
- Milton, K., 1979. Factors influencing leaf choice by howler monkeys: a test of some hypotheses of food selection by generalist herbivores. The American Naturalist. 114, 362–378.

- Milton, K., 1999. Nutritional characteristics of wild primate foods: do the diets of our closest living relatives have lessons for us? Nutrition (Burbank, Los Angeles County, Calif.). 15, 488–498.
- Mitani, M., 1989. *Cercocebus torquatus*: Adaptive feeding and ranging behaviors related to seasonal fluctuations of food resources in the tropical rain forest of south-western Cameroon. Primates. 30, 307–323.
- M'kirera, F., Ungar, P.S., 2003. Occlusal relief changes with molar wear in *Pan troglodytes troglodytes* and *Gorilla gorilla*. American journal of primatology. 60, 31–41.
- Molnar, S., Gantt, D.G., 1977. Functional implications of primate enamel thickness. American Journal of Physical Anthropology. 46, 447–454.
- Moreno-Black, G., Maples, W.R., 1977. Differential habitat utilization of four Cercopithecidae in a Kenyan forest. Folia Primatologica; International Journal of Primatology. 27, 85–107.
- Morita, W., Yano, W., Nagaoka, T., Abe, M., Ohshima, H., Nakatsukasa, M., 2014. Patterns of morphological variation in enamel-dentin junction and outer enamel surface of human molars. Journal of Anatomy. 224, 669–680.
- Mosdossy, K., 2013. Insect abundance in relation to capuchin (*Cebus capucinus*) foraging: fallback foods in a Costa Rican tropical dry forest (Ph. D. thesis). University of Calgary, Calgary.
- Mosdossy, K.N., Melin, A.D., Fedigan, L.M., 2015. Quantifying seasonal fallback on invertebrates, pith, and bromeliad leaves by white-faced capuchin monkeys (*Cebus capucinus*) in a tropical dry forest. American Journal of Physical Anthropology.
- Nakagawa, N., 2000. Foraging energetics in patas monkeys (*Erythrocebus patas*) and tantalus monkeys (*Cercopithecus aethiops tantalus*): Implications for reproductive seasonality. American Journal of Primatology. 52, 169–185.
- Nantes, R. dos S., Rímoli, J., 2008. Ecologia e comportamento de bugios-pretos (<i>Alouatta caraya<i/>, Primates, Atelidae) em fragmentos florestais em Aquidauana, Mato Grosso do Sul. Relatório Final. 1–21.
- Newton, P., 1992. Feeding and ranging patterns of forest hanuman langurs (*Presbytis entellus*). International Journal of Primatology. 13, 245–285.
- Niemitz, C., 1984. Taxonomy and distribution of the genus *Tarsius* Storr, 1780. In: Niemitz, C. (Ed.), Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, pp. 1–16.
- Norconk, M.A., 1996. Seasonal variation in the diets of white-faced and bearded sakis (*Pithecia pithecia* and *Chiropotes satanas*) in Guri Lake, Venezuela. In: Norconk, M.A., Rosenberger, A., Garber, P.A. (Eds.), Adaptive Radiations of Neotropical Primates. Plenum Press, New York, pp. 403–423.
- Norconk, M.A., 2011. Sakis, uakaris and titi monkeys. In: Campbell, C.J., Fuentes, A., MacKinnon, K.C.,

Bearder, S.K., Stumpf, R.M. (Eds.), Primates in Perspective. Oxford University Press, Oxford, pp. 122–139.

- Norconk, M.A., Wright, B.W., Conklin-Brittain, N.L., Vinyard, C.J., 2009. Mechanical and nutritional properties of food as factors in platyrrhine dietary adaptations. In: Garber, P.A., Estrada, A., Bicca-Marques, J.C., Heymann, E.W., Strier, K.B. (Eds.), South American Primates. Springer, New York, pp. 279–319.
- Nunes, A., 1995. Foraging and ranging patterns in white-bellied spider monkeys. Folia primatologica; international journal of primatology. 65, 85–99.
- Oates, J.F., 1974. The ecology and behaviour of the black-and-white colobus monkey (*Colobus guereza* Ruppell) in East Africa (Ph. D. thesis). University of London, London.
- Odalia-Rímoli, A., Valdivino, E.M., Rímoli, J., Ferrari, S.F., 2008. Behavior patterns of a group of black howler monkeys *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812) in a forest fragment in Terenos, Mato Grosso do Sul: a seasonal analysis. In: Ferrari, S.F., Rímoli, J. (Eds.), A Primatologia No Brasil. Sociedade Brasileira de Primatologia, Aracaju, SE, Brasil.
- Oftedal, O.T., Whiten, A., Southgate, D.A.T., Soest, P.V., 1991. The nutritional consequences of foraging in primates: the relationship of nutrient intakes to nutrient requirements. Philosophical Transactions: Biological Sciences. 334, 161–170.
- Okecha, A.A., Newton-Fisher, N.E., 2006. The diet of olive baboons (*Papio anubis*) in the Budongo Forest Reserve, Uganda. In: Newton-Fisher, N.E., Notman, H., Paterson, J.D., Reynolds, V. (Eds.), Primates of Western Uganda. Springer, New York, pp. 61–73.
- Olejniczak, A.J., Grine, F.E., 2006. Assessment of the accuracy of dental enamel thickness measurements using microfocal X-ray computed tomography. The Anatomical Record. Part A, Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology. 288, 263–275.
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Skinner, M.M., Grine, F.E., Feeney, R.N.M., Thackeray, J.F., Hublin, J.-J., 2008. Three-dimensional molar enamel distribution and thickness in *Australopithecus* and *Paranthropus*. Biology Letters. 4, 406–410.
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Wang, W., Potts, R., Ciochon, R., Kullmer, O., Schrenk, F., Hublin, J.-J., 2008. Molar enamel thickness and dentine horn height in *Gigantopithecus blacki*. American journal of physical anthropology. 135, 85–91.
- Olupot, W., Chapman, C.A., Waser, P.M., Isabirye-Basuta, G., 1997. Mangabey (*Cercocebus albigena*) ranging patterns in relation to fruit availability and the risk of parasite infection in Kibale National Park, Uganda. American journal of primatology. 43, 65–78.
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P.B., Choong, A.M.F., Clissold, F.J., Cornelissen, J.H.C., Díaz, S., Dominy, N.J., Elgart, A., Enrico, L., Fine, P.V.A., Howard, J.J., Jalili, A., Kitajima, K., Kurokawa, H.,

McArthur, C., Lucas, P.W., Markesteijn, L., Pérez-Harguindeguy, N., Poorter, L., Richards, L., Santiago, L.S., Sosinski, E.E., Van Bael, S.A., Warton, D.I., Wright, I.J., Joseph Wright, S., Yamashita, N., 2011. Global patterns of leaf mechanical properties. Ecology Letters. 14, 301–312.

- Osborn, H.F., 1895. The history of the cusps of the human molar teeth. International Dental Journal.
- Osborn, H.F., 1902. The law of adaptive radiation. The American Naturalist. 36, 353–363.
- Osborn, J.W., 2008. A model of growth restraints to explain the development and evolution of tooth shapes in mammals. Journal of theoretical biology. 255, 338–343.
- Osborn, J.W., Baragar, F.A., 1985. Predicted pattern of human muscle activity during clenching derived from a computer assisted model: symmetric vertical bite forces. Journal of Biomechanics. 18, 599–612.
- Osborn, J.W., Lumsden, A.G.S., 1978. An alternative to "thegosis" and a reexamination of the ways in which mammalian molars work. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. 156, 371–392.
- Otto, C., 2005. Food intake, nutrient intake, and food selection in captive and semi-free douc langur (Ph. D. thesis). Universität zu Köln, Cologne.
- Palacios, E., Rodríguez, A., Defler, T.R., 1997. Diet of a Group of *Callicebus torquatus lugens* (Humboldt, 1812) during the annual resource bottleneck in amazonian Colombia. International Journal of Primatology. 18, 503–522.
- Pampush, J.D., Daegling, D.J., Vick, A.E., McGraw, W.S., Covey, R.M., Rapoff, A.J., 2011. Technical note: Converting durometer data into elastic modulus in biological materials. American Journal of Physical Anthropology. 146, 650–653.
- Pampush, J.D., Duque, A.C., Burrows, B.R., Daegling, D.J., Kenney, W.F., McGraw, W.S., 2013. Homoplasy and thick enamel in primates. Journal of Human Evolution. 64, 216–224.
- Pampush, J.D., Spradley, J.P., Morse, P.E., Harrington, A.R., Allen, K.L., Boyer, D.M., Kay, R.F., 2016a.Wear and its effects on dental topography measures in howling monkeys (Alouatta palliata). American Journal of Physical Anthropology. 161, 705–721.
- Pampush, J.D., Winchester, J.M., Morse, P.E., Vining, A.Q., Boyer, D.M., Kay, R.F., 2016b. Introducing molaR: a new R package for quantitative topographic analysis of teeth (and other topographic surfaces). Journal of Mammalian Evolution. 23, 397–412.
- Passamani, M., Rylands, A.B., 2000. Feeding behavior of Geoffroy's marmoset (*Callithrix geoffroyi*) in an Atlantic forest fragment of South-eastern Brazil. Primates. 41, 27–38.
- Peres, C.A., 1991. Seed predation of *Cariniana micrantha* (Lecythidaceae) by brown capuchin monkeys in central Amazonia. Biotropica. 23, 262–270.
- Peres, C.A., 1994. Diet and feeding ecology of gray woolly monkeys (Lagothrix lagotricha cana) in central

Amazonia: comparisons with other atelines. International Journal of Primatology. 15, 333–372.

- Perry, J.M.G., St Clair, E.M., Hartstone-Rose, A., 2015. Craniomandibular signals of diet in adapids. American Journal of Physical Anthropology. 158, 646–662.
- Perry, S., Rose, L., 1994. Begging and transfer of coati meat by white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*. Primates. 35, 409–415.
- Peters, C.R., 1993. Shell strength and primate seed predation of nontoxic species in eastern and southern Africa. International Journal of Primatology. 14, 315–344.
- Plavcan, J.M., 2001. Sexual dimorphism in primate evolution. American Journal of Physical Anthropology. 116, 25–53.
- Plyusnin, I., Evans, A.R., Karme, A., Gionis, A., Jernvall, J., 2008. Automated 3D phenotype analysis using data mining. PLoS ONE. 3.
- Popowics, T.E., Fortelius, M., 1997. On the cutting edge: tooth blade sharpness in herbivorous and faunivorous mammals. Annales Zoologici Fennici. 34, 73–88.
- Porter, L.M., 2001. Dietary differences among sympatric Callitrichinae in Northern Bolivia: *Callimico goeldii, Saguinus fuscicollis* and *S. labiatus*. International Journal of Primatology. 22, 961–992.
- Poulsen, J.R., Clark, C.J., Smith, T.B., 2001. Seasonal variation in the feeding ecology of the grey-cheeked mangabey (*Lophocebus albigena*) in Cameroon. American Journal of Primatology. 54, 91–105.
- Prates, H.M., Bicca-Marques, J.C., 2008. Age-sex analysis of activity budget, diet, and positional behavior in *Alouatta caraya* in an Orchard Forest. International Journal of Primatology. 29, 703–715.
- Prinz, J.F., Silwood, C.J.L., Claxson, A.W.D., Grootveld, M., 2003. Simulated digestion status of intact and exoskeletally-punctured insects and insect larvae: a spectroscopic investigation. Folia Primatologica; International Journal of Primatology. 74, 126–140.
- Prufrock, K.A., López-Torres, S., Silcox, M.T., Boyer, D.M., 2016. Surfaces and spaces: troubleshooting the study of dietary niche space overlap between North American stem primates and rodents. Surface Topography: Metrology and Properties. 4, 024005.
- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rabenold, D., Pearson, O.M., 2011. Abrasive, silica phytoliths and the evolution of thick molar enamel in primates, with implications for the diet of *Paranthropus boisei*. PLoS ONE. 6, e28379.
- Rabenold, D., Pearson, O.M., 2014. Scratching the surface: a critique of Lucas et al. (2013)'s conclusion that phytoliths do not abrade enamel. Journal of Human Evolution. 74, 130–133.

Ramdarshan, A., Alloing-Séguier, T., Merceron, G., Marivaux, L., 2011. The primate community of

Cachoeira (Brazilian Amazonia): a model to decipher ecological partitioning among extinct species. PLoS ONE. 6, e27392.

- Ramdarshan, A., Merceron, G., Tafforeau, P., Marivaux, L., 2010. Dietary reconstruction of the Amphipithecidae (Primates, Anthropoidea) from the Paleogene of South Asia and paleoecological implications. Journal of Human Evolution. 59, 96–108.
- Ravosa, M.J., 1996. Jaw morphology and function in living and fossil old world monkeys. International Journal of Primatology. 17, 909–932.
- Redford, K.H., Fonseca, G.A.B. da, Jr, T.E.L., 1984. The relationship between frugivory and insectivory in primates. Primates. 25, 433–440.
- Reed, K.E., 1997. Early hominid evolution and ecological change through the African Plio-Pleistocene. Journal of Human Evolution. 32, 289–322.
- Remis, M.J., 1997. Western lowland gorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) as seasonal frugivores: Use of variable resources. American Journal of Primatology. 43, 87–109.
- Reynolds, S.E., 1975. The mechanical properties of the abdominal cuticle of *Rhodnius larvae*. The Journal of Experimental Biology. 62, 69–80.
- Richard, A., 1970. A comparative study of the activity patterns and behavior of *Alouatta villosa* and *Ateles geoffroyi*. Folia primatologica; international journal of primatology. 12, 241–263.
- Rímoli, J., Nantes, R. dos S., Júnior, A.É.L., 2013. Diet and activity patterns of black howler monkeys *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812, Primates, Atelidae) in ecotone Cerrado-Pantanal in the left bank of Aquidauana River, Mato Grosso do Sul, Brazil. Oecologia Australis. 16, 933–948.
- Robinson, C., Kirkham, J., Brookes, S.J., Bonass, W.A., Shore, S.C., 1995. The chemistry of enamel development. The International Journal of Developmental Biology. 39, 145–152.
- Rodrigues, H.G., Renaud, S., Charles, C., Le Poul, Y., Solé, F., Aguilar, J.-P., Michaux, J., Tafforeau, P., Headon, D., Jernvall, J., Viriot, L., 2013. Roles of dental development and adaptation in rodent evolution. Nature Communications. 4.
- Rook, L., n.d. *Mesopithecus pentelicus* Wagner, 1839 from Pikermi in the collections of the university of Florence. Atti della Società Toscana de Scienze Naturali. A, 41–45.
- Roosmalen, van M.G.M., 1980. Habitat preferences, diet, feeding strategy, and social organization of the black spider monkey (*Ateles p. paniscus* Linnaeus 1758) in Surinam (Ph. D. thesis). Rijksinstituut voor Natuurbeheer, Arnhem.
- Rose, M.R., Lauder, G.V., 1996. Adaptation. Academic Press, New York.
- Rosenberger, A., 1992. Evolution of feeding niches in New World monkeys.

- Rosenberger, A.L., 2013. Fallback foods, preferred foods, adaptive zones, and primate origins. American Journal of Primatology. 75, 883–890.
- Rosenberger, A.L., Kinzey, W.G., 1976. Functional patterns of molar occlusion in platyrrhine primates. American Journal of Physical Anthropology. 45, 281–298.
- Rothman, J.M., Raubenheimer, D., Bryer, M.A.H., Takahashi, M., Gilbert, C.C., 2014. Nutritional contributions of insects to primate diets: implications for primate evolution. Journal of Human Evolution. 71, 59–69.
- Rowe, N., 1996. The pictorial guide to the living primates. Pogonias Press, East Hampton and New York.
- Rudran, R., Salindra K. Dayananda, H.G., Jayamanne, D.D., Sirimanne, D.G.R., 2013. Food habits and habitat use patterns of Sri Lanka's Western purple-faced langur. Primate Conservation. 27, 99–108.
- Rugis, J., Klette, R., 2006. A scale invariant surface curvature estimator. The University of Aucklan Library, Auckland.
- Ruhiyat, Y., 1983. Socio-ecological study of *Presbytis aygula* in West Java. Primates. 24, 344–359.
- Rylands, A.B., 1989. Sympatric Brazilian callitrichids: the black tufted-ear marmoset, *Callithrix kuhli*, and the golden-headed lion tamarin, *Leontopithecus chrysomelas*. Journal of Human Evolution. 18, 679–695.
- Rylands, A.B., Faria, D.S., 1993. Habitats, feeding ecology, and home range size in the genus *Callithrix*. In:Rylands, A.B. (Ed.), Marmosets and Tamarins: Systematics, Behaviour, and Ecology. Oxford University Press, Oxford, pp. 262–272.
- Salles, C., Tarrega, A., Mielle, P., Maratray, J., Gorria, P., Liaboeuf, J., Liodenot, J.-J., 2007. Development of a chewing simulator for food breakdown and the analysis of in vitro flavor compound release in a mouth environment. Journal of Food Engineering. 82, 189–198.
- Sanson, G.D., Kerr, S.A., Gross, K.A., 2007. Do silica phytoliths really wear mammalian teeth? Journal of Archaeological Science. 34, 526–531.
- Santana, S.E., Strait, S., Dumont, E.R., 2011. The better to eat you with: functional correlates of tooth structure in bats. Functional Ecology. 25, 839–847.
- Sauer, E.G.F., Sauer, E.M., 1963. The South West African bushbaby of the *Galago senegalensis* group. South West African scientific society journal. 16, 5–36.
- Sayers, K., Norconk, M.A., 2008. Himalayan *Semnopithecus entellus* at Langtang National Park, Nepal: Diet, Activity Patterns, and Resources. International Journal of Primatology. 29, 509–530.
- Schaik, C.P. van, Pfannes, K.R., 2005. Tropical climates and phenology: a primate perspective. In: Seasonality in Primates, Cambridge Studies in Biological and Evolutionary Anthropology. Cambridge University Press, Cambridge.

- Schultz, A.H., 1935. Eruption and decay of the permanent teeth in primates. American Journal of Physical Anthropology. 19, 489–581.
- Schwartz, G.T., 2000. Taxonomic and functional aspects of the patterning of enamel thickness distribution in extant large-bodied hominoids. American journal of physical anthropology. 111, 221–244.
- Schwartz, G.T., Thackeray, J.F., Reid, C., van Reenan, J.F., 1998. Enamel thickness and the topography of the enamel-dentine junction in South African Plio-Pleistocene hominids with special reference to the Carabelli trait. Journal of human evolution. 35, 523–542.
- Scott, E.C., 1979. Dental wear scoring technique. American Journal of Physical Anthropology. 51, 213–217.
- Scott, R.S., Teaford, M.F., Ungar, P.S., 2012. Dental microwear texture and anthropoid diets. American journal of physical anthropology. 147, 551–579.
- Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Childs, B.E., Teaford, M.F., Walker, A., 2006. Dental microwear texture analysis: technical considerations. Journal of Human Evolution. 51, 339–349.
- Scott, R.S., Ungar, P.S., Bergstrom, T.S., Brown, C.A., Grine, F.E., Teaford, M.F., Walker, A., 2005. Dental microwear texture analysis shows within-species diet variability in fossil hominins. Nature. 436, 693– 695.
- Sen, S., Koufos, G.D., Kondopoulou, D., de Bonis, L., 2000. Magnetostratigraphy of the late Miocene continental deposits of the lower Axios valley, Macedonia, Greece. In: Koufos, G.D., Ioakim, C. (Eds.), Mediterranean Neogene Cyclostratigraphy in Marine-Continental Deposits. Bulletin of the Geological Society of Greece, Athens, pp. 197–206.
- Shellis, R.P., Beynon, A.D., Reid, D.J., Hiiemae, K.M., 1998. Variations in molar enamel thickness among primates. Journal of Human Evolution. 35, 507–522.
- Simmer, J.P., Papagerakis, P., Smith, C.E., Fisher, D.C., Rountrey, A.N., Zheng, L., Hu, J.C.C., 2010. Regulation of dental enamel shape and hardness. Journal of Dental Research. 89, 1024–1038.
- Simpson, G.G., 1933. Paleobiology of jurassic mammals. Paleobiologica. 5, 127–158.
- Simpson, G.G., 1953. The major features of evolution. Columbia University Press, New York.
- Skinner, M.M., Evans, A., Smith, T., Jernvall, J., Tafforeau, P., Kupczik, K., Olejniczak, A.J., Rosas, A., Radovcić, J., Thackeray, J.F., Toussaint, M., Hublin, J.-J., 2010. Brief communication: contributions of enamel-dentine junction shape and enamel deposition to primate molar crown complexity. American Journal of Physical Anthropology. 142, 157–163.
- Skinner, M.M., Gunz, P., Wood, B.A., Hublin, J.-J., 2008a. Enamel-dentine junction (EDJ) morphology distinguishes the lower molars of *Australopithecus africanus* and *Paranthropus robustus*. Journal of human evolution. 55, 979–988.
- Skinner, M.M., Wood, B.A., Boesch, C., Olejniczak, A.J., Rosas, A., Smith, T.M., Hublin, J.-J., 2008b.

Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. Journal of human evolution. 54, 173–186.

- Smith, A.L., Benazzi, S., Ledogar, J.A., Tamvada, K., Pryor Smith, L.C., Weber, G.W., Spencer, M.A., Lucas, P.W., Michael, S., Shekeban, A., Al-Fadhalah, K., Almusallam, A.S., Dechow, P.C., Grosse, I.R., Ross, C.F., Madden, R.H., Richmond, B.G., Wright, B.W., Wang, Q., Byron, C., Slice, D.E., Wood, S., Dzialo, C., Berthaume, M.A., van Casteren, A., Strait, D.S., 2015. The feeding biomechanics and dietary ecology of *Paranthropus boisei*. The Anatomical Record. 298, 145–167.
- Smith, B.H., 2000. "Schultz"s rule' and the evolution of tooth emergence and replacement patterns in primates and ungulate. In: Teaford, M.F., Smith, M.M., Ferguson, M.W.J. (Eds.), Development, Function and Evolution of Teeth. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 212–227.
- Smith, T.M., Olejniczak, A.J., Reid, D.J., Ferrell, R.J., Hublin, J.J., 2006. Modern human molar enamel thickness and enamel-dentine junction shape. Archives of oral biology. 51, 974–995.
- Smits, P.D., Evans, A.R., 2012. Functional constraints on tooth morphology in carnivorous mammals. BMC Evolutionary Biology. 12, 146.
- Soini, P., 1986. A synecological study of a primate community in the Pacaya-Samiria National Reserve, Peru. Primate Conservation. 7, 63–71.
- Soltani, M., Alimardani, R., Omid, M., 2010. Comparison of some chromatic, mechanical and chemical properties of banana fruit at different stages of ripeness. Modern Applied Science. 4, 34–41.
- Souza-Alves, J.P., Fontes, I.P., Chagas, R.R.D., Ferrari, S.F., 2011. Seasonal versatility in the feeding ecology of a group of titis (*Callicebus coimbrai*) in the northern Brazilian Atlantic Forest. American Journal of Primatology. 73, 1199–1209.
- Spassov, N., Geraads, D., 2007. *Dolichopithecus balcanicus* sp. nov., a new Colobinae (Primates, Cercopithecidae) from the early Pliocene of southeastern Europe, with a discussion on the taxonomy of the genus. Journal of Human Evolution. 52, 434–442.
- Spears, I.R., van Noort, R., Crompton, R.H., Cardew, G.E., Howard, I.C., 1993. The effects of enamel anisotropy on the distribution of stress in a tooth. Journal of Dental Research. 72, 1526–1531.
- Spencer, M. a., 2003. Tooth-root form and function in platyrrhine seed-eaters. American Journal of Physical Anthropology. 122, 325–335.
- Sponheimer, M., Passey, B.H., Ruiter, D.J. de, Guatelli-Steinberg, D., Cerling, T.E., Lee-Thorp, J.A., 2006. Isotopic evidence for dietary variability in the early hominin *Paranthropus robustus*. Science. 314, 980–982.
- Stanford, C.B., 1991. The diet of the capped langur (*Presbytis pileata*) in a moist deciduous forest in Bangladesh. International Journal of Primatology. 12, 199–216.

- Stankowich, T., 2012. Armed and dangerous: predicting the presence and function of defensive weaponry in mammals. Adaptive Behavior. 20, 32–43.
- Starin, E.D., 1994. Philopatry and affiliation among red colobus. Behaviour. 130, 253–270.
- Stein, B., 2000. Morphology of subterranean rodents. In: Lacey, E.A., Patton, J.L., Cameron, G.N. (Eds.), Life Underground: The Biology of Subterranean Rodent. University of Chicago Press, Chicago, pp. 19–61.
- Stevenson, P.R., 1992. Diet of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at La Macarena, Colombia. Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia. 14, 3–14.
- Stevenson, P.R., Quinones, M.J., Ahumada, J.A., 1994. Ecological strategies of woolly monkeys (*Lagothrix lagotricha*) at Tinigua National Park, Colombia. American Journal of Primatology. 32, 123–140.
- Stewart, A.-M.E., Gordon, C.H., Wich, S.A., Schroor, P., Meijaard, E., 2008. Fishing in *Macaca fascicularis*: a rarely observed innovative behavior. International Journal of Primatology. 29, 543–548.
- Stone, A.I., 2007. Responses of squirrel monkeys to seasonal changes in food availability in an eastern Amazonian forest. American journal of primatology. 69, 142–157.
- Strait, S.G., 1993. Differences in occlusal morphology and molar size in frugivores and faunivores. Journal of Human Evolution. 25, 471–484.
- Strait, S.G., 2001. Dietary reconstruction of small-bodied omomyoid primates. Journal of Vertebrate Paleontology. 21, 322–334.
- Struhsaker, T.T., 1975. The red colobus monkey. University of Chicago Press, Chicago.
- Sugiyama, Y., 1968. Social organization of chimpanzees in the Budongo Forest, Uganda. Primates. 9, 225–258.
- Suzuki, A., 1969. An ecological study of chimpanzees in a savanna woodland. Primates. 10, 103–148.
- Swindler, D.R., 2003. Primate dentition: an introduction to the teeth of non-human primates. Cambridge University Press, New York.
- Symington, M.M., 1988. Food competition and foraging party size in the black spider monkey (*Ateles paniscus chamek*). Behaviour. 105, 117–134.
- Tafforeau, P., Boistel, R., Boller, E., Bravin, A., Brunet, M., Chaimanee, Y., Cloetens, P., Feist, M., Hoszowska, J., Jaeger, J.-J., Kay, R.F., Lazzari, V., Marivaux, L., Nel, A., Nemoz, C., Thibault, X., Vignaud, P., Zabler, S., 2006. Applications of X-ray synchrotron microtomography for non-destructive 3D studies of paleontological specimens. Applied Physics A. 83, 195–202.
- Talebi, M., Bastos, A., Lee, P.C., 2005. Diet of Southern muriquis in continuous brazilian atlantic forest. International Journal of Primatology. 26, 1175–1187.

- Tan, A., Tan, S.H., Vyas, D., Malaivijitnond, S., Gumert, M.D., 2015. There is more than one way to crack an oyster: identifying variation in burmese long-tailed macaque (*Macaca fascicularis aurea*) stonetool use. PLoS ONE. 10, e0124733.
- Tan, C.L., 1999. Group composition, home range size, and diet of three sympatric bamboo lemur species (genus *Hapalemur*) in Ranomafana National Park, Madagascar. International Journal of Primatology. 20, 547–566.
- Tan, C.L., 2006. Behavior and ecology of gentle lemurs (genus *Hapalemur*). In: Gould, L., Sauther, M.L. (Eds.), Lemurs, Developments in Primatology: Progress and Prospect. Springer, New York, pp. 369–381.
- Teaford, M.F., Lucas, P.W., Ungar, P.S., Glander, K.E., 2006. Mechanical defenses in leaves eaten by Costa Rican howling monkeys (*Alouatta palliata*). American Journal of Physical Anthropology. 129, 99– 104.
- Teaford, M.F., Maas, M.C., Simons, E.L., 1996. Dental microwear and microstructure in early oligocene primates from the Fayum, Egypt: implications for diet. American Journal of Physical Anthropology. 101, 527–543.
- Terborgh, J., 1983. Five New World primates. A study in comparative ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Tirado Herrera, E.R., Heymann, E.W., 2004. Does mom need more protein? Preliminary observations on differences in diet composition in a pair of red titi monkeys (*Callicebus cupreus*). Folia Primatologica; International Journal of Primatology. 75, 150–153.
- Tutin, C.E., Fernandez, M., Rogers, M.E., Williamson, E.A., McGrew, W.C., 1991. Foraging profiles of sympatric lowland gorillas and chimpanzees in the Lopé Reserve, Gabon. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. 334, 179-185-186.
- Tutin, C.E., Ham, R.M., White, L.J., Harrison, M.J., 1997. The primate community of the Lopé Reserve, Gabon: diets, responses to fruit scarcity, and effects on biomass. American journal of primatology. 42, 1–24.
- Tutin, C.E.G., 1999. Fragmented living: Behavioural ecology of primates in a forest fragment in the Lopé Reserve, Gabon. Primates. 40, 249–265.
- Uchida, A., 1998. Variation in tooth morphology of *Gorilla gorilla*. Journal of Human Evolution. 34, 55–70.
- Ulhaas, L., Kullmer, O., Schrenk, F., Henke, W., 2004. A new 3-d approach to determine functional morphology of cercopithecoid molars. Annals of anatomy = Anatomischer Anzeiger: official organ of the Anatomische Gesellschaft. 186, 487–493.
- Ungar, P., 2004. Dental topography and diets of Australopithecus afarensis and early Homo. Journal of

human evolution. 46, 605–622.

- Ungar, P., Sponheimer, M., 2011. Hominin diets. In: Begun, D.R. (Ed.), A Companion to Paleoanthropology. Wiley-Blackwell, New York.
- Ungar, P., Williamson, M., 2000. Exploring the effects of toothwear on functional morphology: a preliminary study using dental topographic analysis. Palaeontologica Electronica. 3, 18.
- Ungar, P.S., 2007. Evolution of the human diet: the known, the unknown, and the unknowable. Oxford University Press, New York.
- Ungar, P.S., 2010. Mammal teeth: origin, evolution, and diversity. The John Hopkins University Press, Baltimore.
- Ungar, P.S., 2012. Dental evidence for the reconstruction of diet in African early *Homo*. Current Anthropology. 53, S318–S329.
- Ungar, P.S., 2015. Mammalian dental function and wear: a review. Biosurface and Biotribology. 1, 25–41.
- Ungar, P.S., Brown, C.A., Bergstrom, T.S., Walkers, A., 2003. Quantification of dental microwear by tandem scanning confocal microscopy and scale-sensitive fractal analyses. Scanning. 25, 185–193.
- Ungar, P.S., Bunn, J.M., 2008. Primate dental topographic analysis and functional morphology. In: Irish, J.D., Nelson, G.C. (Eds.), Technique and Application in Dental Anthropology. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 253–265.
- Ungar, P.S., Grine, F.E., Teaford, M.F., 2008. Dental microwear and diet of the plio-pleistocene hominin *Paranthropus boisei*. PLoS ONE. 3, e2044.
- Ungar, P.S., Hlusko, L.J., 2016. The evolutionary path of least resistance. Science (New York, N.Y.). 353, 29–30.
- Ungar, P.S., Krueger, K.L., Blumenschine, R.J., Njau, J., Scott, R.S., 2012. Dental microwear texture analysis of hominins recovered by the Olduvai Landscape Paleoanthropology Project, 1995-2007. Journal of Human Evolution. 63, 429–437.
- Ungar, P.S., M'Kirera, F., 2003. A solution to the worn tooth conundrum in primate functional anatomy. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 100, 3874–3877.
- Ungar, P.S., Teaford, M.F., Glander, K.E., Pastor, R.F., 1995. Dust accumulation in the canopy: a potential cause of dental microwear in primates. American Journal of Physical Anthropology. 97, 93–99.
- Ushida, K., Fujita, S., Ohashi, G., 2006. Nutritional significance of the selective ingestion of *Albizia zygia* gum exudate by wild chimpanzees in Bossou, Guinea. American Journal of Primatology. 68, 143–151.
- Valkenburgh, B.V., 1988. Trophic diversity in past and present guilds of large predatory mammals. Paleobiology. 14, 155–173.

Van Valen, L., 1960. A functional index of hypsodonty. Evolution. 14, 531–532.

- Van Valen, L., 1971. Adaptive zones and the orders of mammals. Evolution. 25, 420–428.
- Venkataraman, V.V., Glowacka, H., Fritz, J., Clauss, M., Seyoum, C., Nguyen, N., Fashing, P.J., 2014. Effects of dietary fracture toughness and dental wear on chewing efficiency in geladas (*Theropithecus gelada*). American Journal of Physical Anthropology. 155, 17–32.
- Vincent, J.F.V., Wegst, U.G.K., 2004. Design and mechanical properties of insect cuticle. Arthropod Structure & Development. 33, 187–199.
- Vinyard, C.J., Wall, C.E., Williams, S.H., Hylander, W.L., 2003. Comparative functional analysis of skull morphology of tree-gouging primates. American Journal of Physical Anthropology. 120, 153–170.
- Vinyard, C.J., Wall, C.E., Williams, S.H., Mork, A.L., Armfield, B.A., Melo, L.C. de O., Valença-Montenegro, M.M., Valle, Y.B.M., Oliveira, M.A.B. de, Lucas, P.W., Schmitt, D., Taylor, A.B., Hylander, W.L., 2009. The evolutionary morphology of tree gouging in marmosets. In: Ford, S.M., Porter, L.M., Davis, L.C. (Eds.), The Smallest Anthropoids: The Marmoset/Callimico Radiation, Developments in Primatology: Progress and Prospects. Springer, New York, pp. 395–409.
- Vogel, E.R., Haag, L., Mitra-Setia, T., van Schaik, C.P., Dominy, N.J., 2009. Foraging and ranging behavior during a fallback episode: *Hylobates albibarbis* and *Pongo pygmaeus wurmbii* compared. American Journal of Physical Anthropology. 140, 716–726.
- Vogel, E.R., van Woerden, J.T., Lucas, P.W., Utami Atmoko, S.S., van Schaik, C.P., Dominy, N.J., 2008. Functional ecology and evolution of hominoid molar enamel thickness: *Pan troglodytes schweinfurthii* and *Pongo pygmaeus wurmbii*. Journal of human evolution. 55, 60–74.
- Wahungu, G., 1998. Diet and habitat overlap in two sympatric primate species, the Tana crested mangabey *Cercocebus galeritus* and yellow baboon *Papio cynocephalus*. African Journal of Ecology. 36, 159–173.
- Walker, A., Hoeck, H.N., Perez, L., 1978. Microwear of mammalian teeth as an indicator of diet. Science. 201, 908–910.
- Wallace, R.B., 2005. Seasonal variations in diet and foraging behavior of *Ateles chamek* in a southern Amazonian tropical forest. International Journal of Primatology. 26, 1053–1075.
- Waser, P.M., 1977. Fedding, ranging, and group size in the mangabey *Cercocebus albigena*. In: Primate Ecology. Academic Press, London, pp. 183–222.
- Waterman, P.G., McKey, D., 1989. Herbivory and secondary compounds in rain-forest plants. In: Lieth, H., Werger, M.J.A. (Eds.), Tropical Rain Forest Ecosystems. Elsevier, Amsterdam, pp. 513–536.
- Waterman, P.G., Ross, J. a. M., Bennett, E.L., Davies, A.G., 1988. A comparison of the floristics and leaf chemistry of the tree flora in two Malaysian rain forests and the influence of leaf chemistry on

populations of colobine monkeys in the Old World. Biological Journal of the Linnean Society. 34, 1–32.

- Whiten, A., Byrne, R.W., Henzi, S.P., 1987. The behavioral ecology of mountain baboons. International Journal of Primatology. 8, 367–388.
- Wich, S.A., Utami-Atmoko, S.S., Setia, T.M., Djoyosudharmo, S., Geurts, M.L., 2006. Dietary and energetic responses of *Pongo abelii* to fruit availability fluctuations. International Journal of Primatology. 27, 1535–1550.
- Wieczkowski, J., 2009. Brief communication: puncture and crushing resistance scores of Tana river mangabey (*Cercocebus galeritus*) diet items. American Journal of Physical Anthropology. 140, 572– 577.
- Williams, S.H., Wright, B.W., Truong, V. den, Daubert, C.R., Vinyard, C.J., 2005. Mechanical properties of foods used in experimental studies of primate masticatory function. American journal of primatology. 67, 329–346.
- Wilson, G.P., Evans, A.R., Corfe, I.J., Smits, P.D., Fortelius, M., Jernvall, J., 2012. Adaptive radiation of multituberculate mammals before the extinction of dinosaurs. Nature. 483, 457–460.
- Winchester, J.M., 2016. MorphoTester: an open source application for morphological topographic analysis. PLOS ONE. 11, e0147649.
- Winchester, J.M., Boyer, D.M., St. Clair, E.M., Gosselin-Ildari, A.D., Cooke, S.B., Ledogar, J.A., 2014. Dental topography of platyrrhines and prosimians: convergence and contrasts. American Journal of Physical Anthropology. 153, 29–44.
- Wrangham, R.W., Conklin-Brittain, N.L., Hunt, K.D., 1998. Dietary response of chimpanzees and cercopithecines to seasonal variation in fruit abundance. I. Antifeedants. International Journal of Primatology. 19, 949–970.
- Wright, B.W., Willis, M.S., 2012. Relationships between the diet and dentition of Asian leaf monkeys. American Journal of Physical Anthropology. 148, 262–275.
- Xia, J., Zheng, J., Huang, D., Tian, Z.R., Chen, L., Zhou, Z., Ungar, P.S., Qian, L., 2015. New model to explain tooth wear with implications for microwear formation and diet reconstruction. Proceedings of the National Academy of Sciences. 112, 10669–10672.
- Xiang, Z., Huo, S., Xiao, W., Quan, R., Grueter, C.C., 2007. Diet and feeding behavior of *Rhinopithecus bieti* at Xiaochangdu, Tibet: adaptations to a marginal environment. American Journal of Primatology. 69, 1141–1158.
- Yamagiwa, J., Basabose, A.K., 2009. Fallback foods and dietary partitioning among *Pan* and *Gorilla*. American Journal of Physical Anthropology. 140, 739–750.

- Yamashita, N., 1996. Seasonally and site specificity of mechanical dietary patterns in two malagasy lemur families (Lemuridae and Indriidae). International Journal of Primatology. 17, 355–387.
- Yamashita, N., 2002. Diets of two lemur species in different microhabitats in Beza Mahafaly special reserve, Madagascar. International Journal of Primatology. 23, 1025–1051.
- Yamashita, N., 2008. Food physical properties and their relationship to morphology: the curious case of kily.In: Vinyard, C., Ravosa, M.J., Wall, C. (Eds.), Primate Craniofacial Function and Biology,Developments In Primatology: Progress and Prospects. Springer, New York, pp. 387–406.
- Yamashita, N., Cuozzo, F.P., Sauther, M.L., 2012. Interpreting food processing through dietary mechanical properties: a *Lemur catta* case study. American Journal of Physical Anthropology. 148, 205–214.
- Yamashita, N., Cuozzo, F.P., Sauther, M.L., Fitzgerald, E., Riemenschneider, A., Ungar, P.S., 2015. Mechanical food properties and dental topography differentiate three populations of *Lemur catta* in southwest Madagascar. Journal of Human Evolution.
- Yamashita, N., Vinyard, C.J., Tan, C.L., 2009. Food mechanical properties in three sympatric species of *Hapalemur* in Ranomafana National Park, Madagascar. American Journal of Physical Anthropology. 139, 368–381.
- Youlatos, 1999. Etude fonctionnelle multivariée de l'astragale et du calcanéum de *Mesopithecus pentelici*, Wagner 1839 (Cercopithecoidea, Primates). Primatologie. 2, 407–420.
- Youlatos, D., 2003. Calcaneal features of the Greek Miocene primate *Mesopithecus pentelicus* (Cercopithecoidea: Colobinae). Geobios. 36, 229–239.
- Youlatos, D., Koufos, G.D., 2010. Locomotor evolution of *Mesopithecus* (Primates: Colobinae) from Greece: evidence from selected astragalar characters. Primates; Journal of Primatology. 51, 23–35.
- Zapfe, H., 1991. *Mesopithecus pentelicus* Wagner aus dem Turolien von Pikermi bei Athen, Odontologie und Osteologie. Neue Deuksch Revue der Naturhistorisches Museum. 5, 1–203.
- Zuccotti, L.F., Williamson, M.D., Limp, W.F., Ungar, P.S., 1998. Technical note: modeling primate occlusal topography using geographic information systems technology. American journal of physical anthropology. 107, 137–142.
- Zunino, G.E., 1986. Algunos aspectos de la ecología y etología del mono aullador negro (*Alouatta caraya*) en habitat fragmentado (Ph. D. thesis). Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, BA, Argentina.

ANNEXES

Annexe i – Nomenclature de la molaire supérieure des primates anthropoïdes



Figure i. Nomenclature utilisée dans ce mémoire. A, molaire supérieure droite de *Gorilla gorilla*, un hominoïde ; B, molaire supérieure de *Semnopithecus entellus*, un cercopithèque. Barre d'échelle, 1 mm.

Annexe ii – Régime alimentaire et propriétés mécaniques des aliments

chez les primates actuels de l'échantillon

Espàcas	Págima alimentaira	Champ de Champ		Champ de	
Especes	Regime annentare	cracking	d'écrasement	cisaillement	
Gorilla_gorilla	Folivore	SB	ST	T / THV	
Hylobates_sp	Frugivore	SB	ST	Т/Т	
Pan_paniscus	Omnivore	Н	Н	H / THV	
Pan_troglodytes	Omnivore	Н	Н	H / THV	
Pongo_pygmaeus	Omnivore	HT	Н	H / THV	
Cercocebus_galeritus	Granivore	Н	Н	H / SB	
Cercocebus_sp	Granivore	HT	Н	H / SB	
Cercocebus_torquatus	Granivore	HT	Н	H / SB	
Cercopithecus_campbelli	Granivore	Н	Н	H/T	
Cercopithecus_cephus	Frugivore	SB	SB	T/T	
Cercopithecus_diana	Frugivore	Н	Н	H/T	
Cercopithecus_nictitans	Granivore	Н	Н	H/T	
Cercopithecus_pogonias	Granivore	Н	Н	H/T	
Colobus_angolensis	Folivore	SB	SB	T/T	
Colobus_guereza	Folivore	SB	SB	T/T	
Colobus_polykomos	Folivore	Н	Н	H/T	
Erythrocebus_patas	Omnivore	SB	SB	T/T	
Lophocebus_albigena	Granivore	Н	Н	H/T	
Lophocebus_atterimus	Granivore	Н	Н	H/T	
Papio_anubis	Omnivore	HT	Н	H / SB	
Papio_cynocephalus	Omnivore	HT	Н	H / SB	
Piliocolobus_badius	Folivore	SB	SB	T/T	
Piliocolobus_badius	Folivore	SB	SB	Т/Т	
Procolobus_verus	Folivore	Н	Н	H/T	
Semnopithecus_entellus	Folivore	Н	Н	H / THV	
Alouatta_sp	Folivore	SB	SB	T/T	
Ateles_sp	Frugivore	SB	SB	SB / SB	
Callicebus_cupreus	Frugivore	SB	ST	T/T	
Callithrix_jacchus	Omnivore	SB	SB	SB / SB	
Cebus_apella	Omnivore	Н	Н	H/T	
Cebus_capucinus	Omnivore	Н	Н	H/T	
Lagothrix_lagotricha	Frugivore	SB	Т	H/T	
Pithecia_pithecia	Granivore	SB	Т	Н/Т	

Table II.1. Régime alimentaire et champs d'aptitudes au sein des espèces de l'échantillon.

SB, soft and brittle ; ST, soft and tough ; H, hard ; HT, hard and tough ; T, tough ; THV, Terrestrial Herbaceous Vegetation (very tough)

Table II.2. Propriétés mécaniques des aliments consommés par les	es genres et les espèces de l'échantillon.
--	--

Espèce	Localité	Références	Soft, brittle	Hard, brittle	Soft, tough	Hard, tough
Ateles chamek	La Chonta	Felton, 2008				
Ateles chamek	Noel Kempff Mercado	Wallace, 2005				
Ateles paniscus	Raleighvallen-Voltzberg	Kinzey & Norconk, 1990				
Callicebus sp.	?	Kinzey, 1978				
Callicebus torquatus	Caparu	Palacios et al., 1997				
Callithrix jacchus	Nisia Floresta	Castro & Araujo, 2007				_
Cebus capucinus	?	Freese & Oppenheimer, 1981				
Cercocebus galeritus	Tana River	Wieczkowski, 2009				
Cercocebus torquatus	Sette Cama	Cooke, 2012 ; Pampush et al., 2011				
Cercocebus torquatus	Tai Forest	McGraw et al., 2014				
Cercocebus torquatus	Campo	Mitani, 1989 ; Daegling & McGraw, 2001				
Cercopithecus campbelli	Taï Forest	Buzzard, 2006				
Cercopithecus cephus	Makokou	Gauthier-hion et al., 1980				
Cercopithecus cephus	Lopé	Tutin et al., 1997 ; Tutin, 1999				
Cercopithecus diana	Bia	Curtin, 2002				
Cercopithecus diana	Tai Forest	Kane, 2012				
Cercopithecus nictitans	Makandé	Brugière et al., 2002				
Cercopithecus pogonias	Makandé	Brugière et al., 2002				
Chiropotes satanas	Raleighvallen-Voltzberg	Kinzey & Norconk, 1990				
Colobus angolensis	Gendagenda South Forest	Lowe & Sturrock, 1998				
Colobus guereza	Kibale	Harris & Chapman, 2007				
Colobus polykomos	Tiwai Island	Dasilva, 1994				
Colobus polykomos	?	Davies et al., 1999				
Colobus satanas	Makandé	Brugière et al., 2002				
Colobus satanas	Douala-Edea	McKey, 1978				
Erythrocebus patas	Laikipia	Isbell, 1998				
Erythrocebus patas	Kala Maloue	Nakagawa, 2000				

Espèce	Localité	Références	Soft, brittle	Hard, brittle	Soft, tough	Hard, tough
Gorilla gorilla gorilla	Bai Hokou	Remis, 1997				
Gorilla gorilla gorilla	Lopé	Tutin et al., 1997				
Gorilla gorilla graueri	Kahuzi	Yamagiwa & Basabose, 2009				
Hylobates sp		Conklain-Brittain et al., 2001				
Lagothrix lagotricha	Yasuní	Di Fiore, 2004				
Lagothrix lagotricha	Urucu	Peres, 1994				
Lophocebus albigena	Makandé	Brugière et al., 2002				
Lophocebus albigena	Kibale	Lambert et al., 2004				
Lophocebus albigena	Dja	Poulsen et al., 2001				
Pan paniscus		Conklain-Brittain et al., 2001				
Pan paniscus	Kokolopori	Georgiev et al., 2015				
Pan troglodytes	Gishwati Forest Reserve	Chancellor et al., 2011				
Pan troglodytes	Budongo Forest	Sugiyama, 1986				
Pan troglodytes	Western Tanzania	Suzuki, 1969				
Pan troglodytes	Kibale	Vogel et al., 2008				
Papio anubis	Laikipia Plateau	Barton, 1993				
Papio anubis	Kibale	Johnson et al., 2012				
Papio anubis	Budongo Forest	Okesha & Newton-Fisher, 2006				
Piliocolobus badius	Tana River	Marsh, 1981				
Piliocolobus tephrosceles	Mbuzi Forest	Kibaja, 2014				
Pithecia pithecia	Guyana	Norconk & Verres, 2011				
Pongo abelii	Ketambe	Wich et al., 2006				
Pongo pygmaeus	Sabangau	Harrison & Marshall, 2011				
Pongo pygmaeus	Tuanan	Vogel et al., 2008 ; 2009				
Procolobus verus	Tiwai Island	Oates, 1988				
Sapajus apella	?	Terborgh, 1983 ; Spironello, 1991				
Sapajus apella	Santa Genebra	Galetti & Pedroni, 1994				
Sapajus apella	Guyana	Peres, 1991				
Sapajus capucinus	Santa Rosa	Mosdossy, 2013				
Semnopithecus entellus	Langtang	Sayers & Norconk, 2008				

Table II.2. Propriétés mécaniques des aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon (suite).
Genre	Espèce	Régime alimentaire	Feuilles	Fruits	Graines	Exudats	Insectes	Vertébrés	Fleurs	Autres	Références
Alouatta	caraya	Folivore	68,0%	19,0%	-	-	-	-	12,0%	-	Bravo and Sallenave, 2003
Alouatta	caraya	Folivore	49-65%	25-45%	-	-	-	-	10,0%	-	Ludwig et al., 2008
Alouatta	caraya	Folivore	78,3%	6,8%	-	-	-	-	14,8%	-	Nantes and Rimoli, 2008
Alouatta	caraya	Folivore	47,5%	35,5%	-	-	-	-	12,9%	-	Odalia-Rimoli et al., 2008
Alouatta	caraya	Folivore	82,4%	12,3%	-	-	-	-	2,7%	-	Prates and Bicca-Marques, 2008
Alouatta	caraya	Folivore	72,8%	8,2%	-	-	-	-	14,9%	-	Rimoli et al., 2013
Alouatta	caraya	Folivore	76,0%	24,0%	-	-	-	-	-	-	Rowe, 1996
Alouatta	caraya	Folivore	74,2%	23,6%	-	-	-	-	2,2%	-	Zunino, 1986
Alouatta	fusca	Folivore	66-77%	2-29%	-	-	-	-	6-20%	-	Rowe, 1996
Alouatta	palliata	Folivore	70,0%	13,0%	-	-	-	-	18,0%	-	Rowe, 1996
Alouatta	seniculus	Folivore	53,0%	42,0%	-	-	-	-	5,0%	-	Rowe, 1996
Ateles	belzebuth	Frugivore	9,0%	87,0%	-	-	-	-	-	-	Dew, 2005
Ateles	belzebuth	Frugivore	7,0%	83,0%	-	-	-	-	-	10,0%	Klein et Klein, 1977
Ateles	belzebuth	Frugivore	8,3%	88,5%	-	-	-	-	-	-	Nunes, 1998
Ateles	belzebuth	Frugivore	7,0%	83,0%	-	-	-	-	1,0%	-	Rowe, 1996
Ateles	chamek	Frugivore	13,0%	82,0%	-	-	-	-	4,7%	-	Felton et al., 2008
Ateles	chamek	Frugivore	-	75,0%	-	-	-	-	-	-	McFarland Symington, 1988
Ateles	chamek	Frugivore	17,0%	80,0%	-	-	-	-	2,0%	-	Rowe, 1996
Ateles	geoffroyi	Frugivore	III	57,0%	20,0%	-	-	-	-	-	Cant, 1990
Ateles	geoffroyi	Frugivore	14,1%	77,7%	-	-	-	-	9,8%	-	Chapman, 1987
Ateles	geoffroyi	Frugivore	20,0%	80,0%	-	-	-	-	-	-	Hladik & Hladik, 1969
Ateles	geoffroyi	Frugivore	20,0%	80,0%	-	-	-	-	-	-	Richard, 1970
Ateles	geoffroyi	Frugivore	8,0%	78,0%	11,0%	-	1	,0%	13,0%	-	Rowe, 1996
Ateles	hybridus	Frugivore	-	82,0%	-	-	-	-	-	-	Link et al., 2012
Ateles	paniscus	Frugivore	6,0%	83,0%	-	-	-	-	6,0%	-	Rowe, 1996

Table II.3. Proportions relatives des différentes catégories d'aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon.

Les chiffres romains indique le rang de la catégorie parmi les aliments consommés (I, aliment le plus consommé ; II, deuxième aliment le plus consommé, etc.)

Genre	Espèce	Régime alimentaire	Feuilles	Fruits	Graines	Exudats	Insectes	Vertébrés	Fleurs	Autres	Références
Ateles	paniscus	Frugivore	8,0%	83,0%	-	-	-	-	-	6,0%	van Roosmalen, 1980
Ateles	paniscus	Frugivore	7,9%	82,9%	-	-	-	-	6,4%		van Roosmalen, 1985
Callicebus	cupreus	Frugivore	-	I		-	II	-	-	-	Heymann & Nadjafzadeh, 2013
Callicebus	cupreus	Frugivore	-	I	II	-	III	-	-	-	Kulp & Heymann, 2015
Callicebus	cupreus	Frugivore	-	-	-	-	11,7- 14,8%	-	-	-	Nadjafzadeh, 2005
Callicebus	cupreus	Frugivore	-	-	-	-	11,1%	-	-	-	Tirado Herrera & Heymann, 2004
Callithrix	jacchus	Omnivore	-	III	-	II	Ι	-	-	-	Alonso & Langguth, 1989 ; Rylands & Faria, 1993
Callithrix	jacchus	Omnivore	-	25,0%	-	40,0%	-	25,0%	-	-	Cunha et al., 2006
Callithrix	jacchus	Omnivore	-	15-100%) -	0-70%	0-30%	-	-	-	de Castro & Araújo, 2007
Callithrix	jacchus	Omnivore	-	0-90%	-	0-95%		5-35%	-	-	de Castro & Araújo, 2007
Callithrix	jacchus	Omnivore	-	0-77%	-	0-94%		5-55%	-	-	de Castro & Araújo, 2007
Cercocebus	atys	Frugivore (durophage)	-	-	l (52% Sacoglottis gabonensis)	-	13,0%	-	-	-	McGraw et al., 2010
Cercocebus	galeritus	Frugivore (durophage)	11-14%	73-78%	-	-	1-	3 %	1,0%	-	Rowe, 1996
Cercocebus	galeritus	Frugivore (durophage)	-	II	54,0%	-	+	-	+	-	Cooke & McGraw, 2010
Cercocebus	galeritus	Frugivore (durophage)	40% pendant la saisor humide	>80 %	Dont 20 %	-	+	-	+	-	Mitani, 1989
Cercopithecus	campbelli	Frugivore	8,0%	46,0%	-	-	33	3,0%	1,0%	12,0%	Buzzard, 2006
Cercopithecus	cephus	Frugivore	6,0%	78,1%	-	-	12,6%	-	-	-	Gauthier-Hion et al., 1980

Table II.3. Proportions relatives des différentes catégories d'aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon (suite).

Table II.3. Proportions relatives des différentes catégories d'aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon (suite).

Genre	Espèce	Régime alimentaire	Feuilles	Fruits	Graines	Exudats	Insectes	Vertébrés	Fleurs	Autres	Références
Cercopithecus	cephus	Frugivore	7,0%	78,0%	-	-	15	,0%	-	-	Rowe, 1996
Cercopithecus	cephus	Frugivore	-	47,0%	-	-	35,0%		6,0%		Tutin, 1999
Cercopithecus	cephus	Frugivore	11,4%	67,0%	-	-	9,1%	-	-	-	Tutin et al., 1997
Cercopithecus	nictitans	Frugivore (durophage)	10,3%	35,5% (arils 12,8%)	50,2%	-	-	-	-	-	Brugière et al., 2002
Cercopithecus	nictitans	Frugivore	16,6%	70,5%	-	-	9,4%	-	-	-	Gauthier-Hion, 1980
Cercopithecus	nictitans	Frugivore	-	90,0%	-	-	-	-	-	-	Rowe, 1996
Cercopithecus	nictitans	Frugivore	16,0%	59,3%	11,1%	-	-	-	-	-	Tutin et al., 1997
Cercopithecus	nictitans	Frugivore	17,0%	44,0%	-	-	24,0%	-	-	-	Tutin et al., 1997
Cercopithecus	pogonias	Frugivore (durophage)	12,6%	26,9%	49,8%	-	-	-	-	-	Brugière et al. 2002
Cercopithecus	pogonias	Frugivore	-	80,0%	2,5%	-	16,1%	-	-	-	Gauthier-Hion, 1980
Cercopithecus	pogonias	Frugivore	-	68,8%	9,1%	-	-	-	9,1%	-	Tutin et al., 1997
Colobus	angolensis	Folivore	57,0%	32,0%	-	-	-	-	-	-	Moreno-Black & Maples, 1977
Colobus	guereza	Folivore	70,0%	14,0%	-	-	-	-	-	-	Oates, 1974
Colobus	polykomos	Folivore	56,0%	35,0%	-	-	-	-	-	-	Dasilva, 1994
Erythrocebus	patas	Omnivore	-	-	-	I	II	-	-	-	Isbell, 1998
Erythrocebus	patas	Omnivore	-	-	-	II	I	-	-	-	Chism & Wood, 1994
Gorilla	gorilla beringei	Folivore	86,0%	2,0%	-	-	-	-	2,0%	-	Rowe, 1996
Gorilla	gorilla beringei	Omnivore	-	0-2%	-	-	0-	1%	0-3%	Ecorce 0- 6 %, THV 85-96 %	Conklin-Brittain et al., 2001
Gorilla	gorilla gorilla	Omnivore	17,0%	67,0%	-	-	3,	0%	-	-	Rowe, 1996
Gorilla	gorilla gorilla	Omnivore	25,6- 35,6%	36,1- 36,3%	-	-	10- 13,5%	-	-	24,9-28,7%	Doran & Greer, 2002
Gorilla	gorilla gorilla	Folivore	61,0%	37,0%	-	-	-	-	-	-	Doran et al., 2002
Gorilla	gorilla gorilla	Omnivore	6-34%	17-68%	-	-	0-	4%	0-6%	Ecorce 0- 32 %, THV 7-43 %	Conklin-Brittain et al., 2001

Genre	Espèce	Régime alimentaire	Feuilles	Fruits	Graines	Exudats	Insectes Vertébrés	Fleurs	Autres	Références
Gorilla	gorilla graueri	Folivore	17-51%	9-47%	-	-	0,0%	0-3%	Ecorce 0- 29 %, THV 11-33 %	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	agilis	Frugivore	39,0%	58,0%	-	-	1,0%	3,0%	-	Rowe, 1996
Hylobates	agilis	Omnivore	0-62%	38-100%	-	-	0-25%	0-24%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	concolor	Folivore	72,0%	21,0%	-	-		7,0%	-	Rowe, 1996 ; Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	hoolock	Frugivore	13,0%	65,0%	-	-		17,0%	-	Rowe, 1996
Hylobates	hoolock	Omnivore	0-62%	38-100%	-	-	0-25%	0-24%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	klossii	Frugivore	2,0%	70,0%	-	-	25,0%		-	Rowe, 1996
Hylobates	klossii	Omnivore	0-62%	38-100%	-	-	0-25%	0-24%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	lar	Frugivore	29,0%	50,0%	-	-	13,0%	7,0%	-	Rowe, 1996
Hylobates	lar	Omnivore	0-62%	38-100%	-	-	0-25%	0-24%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	moloch	Frugivore	24,0%	63,0%	-	-		12,0%	-	Kim et al., 2011
Hylobates	moloch	Frugivore	32-44%	56-62%	-	-	0-2%	0-4%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	muelleri	Frugivore	32,0%	62,0%	-	-	2,0%	4,0%	-	Rowe, 1996
Hylobates	muelleri	Frugivore	32-44%	56-62%	-	-	0-2%	0-4%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	muelleri x agilis	Frugivore	20,9%	70,8%	-	-		8,3%	-	McConkey et al., 2003
Hylobates	pileatus	Frugivore	11,0%	71,0%	-	-	2,0%	15,0%	-	Rowe, 1996
Hylobates	pileatus	Omnivore	0-62%	38-100%	-	-	0-25%	0-24%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Hylobates	syndactylus	Omnivore	24-70%	6-59%	-	-	5,0%	0-32%	-	Conklin-Brittain et al., 2001
Lagothrix	lagotricha	Frugivore	-	+	-	-		-	-	Defler & Defler, 1996
Lagothrix	lagotricha	Frugivore	10,0%	73,0%	-	-	>6 % -	-	-	Dew, 2005
Lagothrix	lagotricha	Frugivore	-	76,7%	-	-		-	-	Di Fiore, 2004

Table II.3. Proportions relatives des différentes catégories d'aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon (suite).

Genre	Espèce	Régime alimentaire	Feuilles	Fruits	Graines	Exudats	Insectes	Vertébrés	Fleurs	Autres	Références
Lagothrix	lagotricha	Frugivore	Jusqu'à 47 %	66-95%	+	-	-	-	-	-	Peres, 1994
Lagothrix	lagotricha	Frugivore	14,0%	68,0%	7,0%	-	-	-	3,0%	-	Rowe, 1996
Lagothrix	lagotricha	Frugivore	6,0%	74,0%	17,0%	-	-	-	3,0%	-	Soini, 1986
Lagothrix	lagotricha		-	-	-	-	+	-	-	-	Stevenson, 1992
Lagothrix	lagotricha		-	-	-	-	+	-	-	-	Stevenson et al., 1994
Lophocebus	albigena	Frugivore (durophage)	10,6%	26% (arils 11,3%)	57,1%	-	-	-	-	-	Brugière et al., 2002
Lophocebus	albigena	Frugivore (durophage)	5-6%	81-85% avec graines	+	-	2,0%	-	2-7%	Ecorce 5%	Olupot et al., 1997
Lophocebus	albigena	Frugivore	5,0%	59,0%	-	-	11	,0%	3,0%	-	Rowe, 1996
Pan	paniscus	Omnivore	48% avec THV	42,0%	-	-	-	-	9,0%	1,0%	Inogwabini & Matungila, 2009
Pan	paniscus	Omnivore	0-28%	0-100%	-	-	0-	3%	0-7%	Ecorce 0- 11 %, THV 0-100%	Conklin-Brittain et al., 2001
Pan	troglodytes	Frugivore	-	61,2%	-	-	-	-	-	-	Dutton & Chapman, 2015
Pan	troglodytes	Omnivore	0-56%	19-99%	0-30%	-	0-2	28%	0-14%	Ecorce 0- 41 %, THV 0-27 %	Conklin-Brittain et al., 2001
Pan	troglodytes	Frugivore	16,0%	62,5%	-	-	5,0%	-	11,0%	5,5%	Wrangham et al., 1994
Pan	troglodytes	Frugivore	17,7%	65,6%	3,1%	-	-	-	2,1%	11,4%	McLennan, 2014
Pan	troglodytes	Frugivore	17,0%	53,0%	-	-	17	,0%	2,0%	11,0%	Bessa et al., 2015
Pan	troglodytes	Frugivore	9,3%	74,6%	4,0%	-	-	-	0,6%	11,4%	Conklin-Brittain et al., 1998 ; Wrangham et al., 1998
Pan	troglodytes	Frugivore	28,0%	68,0%	+	-	4,0%	-	-	-	Hladik, 1973
Pan	troglodytes	Frugivore	12-45%	45-76%	1-11%	-	0-	5%	1-18%	-	Rowe, 1996
Papio	anubis	Omnivore	13,0%	34,0%	13,0%	-	-	-	-	26,8%	Okecha & Newton-Fisher, 2006
Piliocolobus	badius	Folivore	49,0%	29,0%	?	-	-	-	-	-	Dasilva, 1994

Table II.3. Proportions relatives des différentes catégories d'aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon (suite).

Genre	Espèce	Régime alimentaire	Feuilles	Fruits	Graines	Exudats	Insectes	Vertébrés	Fleurs	Autres	Références
Piliocolobus	badius	Folivore	48,0%	25,0%	?	-	-	-	-	-	Marsh, 1981
Piliocolobus	badius	Omnivore	47,0%	42,0%	?	-	-	-	-	-	Starin, 1991
Piliocolobus	badius	Folivore	74,0%	6,0%	?	-	-	-	-	-	Struhsaker, 1975
Pongo	abelii	Frugivore	15,5- 16,5%	66,2- 67,5%	-	-	8,8- 13,4%	-	-	-	Wich et al., 2006
Pongo	abelii	Omnivore	7-42%	22-98%	-	-	0-	40%		Ecorce 0- 16%	Conklin-Brittain et al., 2001
Pongo	pygmaeus	Omnivore	0-77%	0-100%	-	-	0-	27%	0-60%	Ecorce 0- 73 %, Tiges 0-22 %	Conklin-Brittain et al., 2001
Pongo	pygmaeus	Frugivore	18,0%	68,0%	-	-	12,0%	-	-	Ecorce 1,0 %	Fox et al., 2004
Pongo	pygmaeus	Frugivore (durophage)	-	60,0%	-	-	-	-	-	-	Rowe, 1996
Pongo	pygmaeus	Frugivore	10,8- 29%	7,7- 100%	+	-	-	-	-	Cambium 9,3-14,2%	Wich et al., 2006
Procolobus	verus	Folivore	41-85 %	19,0%	+	-	-	-	-	-	Oates, 1988
Procolobus	verus	Folivore	73,0%	3,0%	14,0%	-	-	-	7,0%	-	Rowe, 1996
Semnopithecus	entellus		-	32% avec graines	-	-	-	-	-	-	Hladik & Hladik, 1972
Semnopithecus	entellus		45,1%	24,4%	-	1,0%	3,0%	-	9,5%	-	Newton, 1992
Semnopithecus	entellus	Folivore	45,0%	24,0%	-	-	3	,0%	20,0%	-	Rowe, 1996
Pithecia	pithecia	Frugivore (durophage)	4,3- 6,0 %	86,8- 94,8% avec graines	I	-	0,2	-5,6%	0,5-4,1%	-	Norconk, 1996

Table II.3. Proportions relatives des différentes catégories d'aliments consommés par les genres et les espèces de l'échantillon (fin).