

Analyse structurale à haute résolution des dents de *Oreopithecus bambolii*.

Clément ZANOLLI*, Lorenzo ROOK** & Roberto MACCHIARELLI*/*

*Département de Préhistoire, UMR 7194, MNHN Paris, France
zanolli@mnhn.fr

**Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Firenze, Italie

***Département Géosciences, Université de Poitiers, France.

Abstract

Firstly described by P. Gervais in 1872, *Oreopithecus bambolii* is a hominoid having populated the Tusco-Sardinian archipelago during the late Miocene, until 7-6,5 million years ago (Ma). Thus, this primate is the only European member of its clade having survived the Vallesian climatic crisis, about 9 Ma ago.

The *Oreopithecus*' phylogenetic history has been a matter of debate all along the 20th century, the central question concerning its taxonomic attribution to the cercopithecoids or to the hominoids. It is currently considered a member of the hominoids, likely related to the Dryopithecinae. Nonetheless, its evolution in an insular context was responsible for the development of a number of morphological peculiarities affecting the cranial and locomotor skeleton as well as its dentition.

An isolated second deciduous molar crown of *Oreopithecus* from the site of Fiume Santo, in Sardinia and one permanent molar from a mandibular fragment from Casteani, in Tuscany, have been detailed by means of synchrotron microtomography (SR- μ CT) at the ESRF of Grenoble, allowing the first 2-3D high-resolution characterization of its inner structural morphology.

Keywords: *Oreopithecus bambolii*, teeth, inner structure, microtomography.

Introduction

Décrit par Paul Gervais en 1872, *Oreopithecus bambolii* est un hominoïde ayant vécu dans la paléorégion insulaire tusco-sarde au Miocène supérieur, jusqu'à 7,0-6,5 millions d'années (Ma) (Bernor *et al.*, 2001). Suite à la crise climatique du Vallésien (9 Ma) qui a causé la disparition des autres hominoïdes sur ce continent (Begun, 2002), à cette période, l'Oréopithèque est le seul représentant connu de son groupe en Europe,

L'évolution en contexte insulaire de *Oreopithecus* est la principale cause responsable du développement de nombreuses particularités squelettiques et dentaires par rapport au registre fossile hominoïde connu à ce jour. En conséquence, la reconstruction de son histoire paléobiologique et phylogénétique a été controversée tout au long du 20^e siècle, le débat se jouant alors principalement sur le sujet de son attribution taxonomique, soit aux cercopithécoïdes, soit aux hominoïdes (Hürzeler,

1958; Delson, 1979). Aujourd'hui, *Oreopithecus* est classé parmi les hominoïdes, dont un représentant des Dryopithecinés pourrait en être un ancêtre (Harrison et Rook, 1997; Moyá-Solá et Köhler, 1997).

Grâce à d'importants progrès dans les techniques analytiques, il est désormais possible d'ouvrir, de façon non invasive et à haute résolution, une fenêtre virtuelle au sein de la structure dentaire interne, qui comprend des informations cruciales de valeur (paléo) biologique (dans Macchiarelli *et al.*, 2008; Olejniczak *et al.*, 2008a; Tafforeau et Smith, 2008; Bondioli *et al.*, 2010). Dans cette perspective, notre nouvelle base de données de type microtomographique de dents d'Oréopithèque vise à apporter des éléments quantitatifs originaux pour la caractérisation bi-(2D) et tridimensionnelle (3D) de leur structure interne, encore mal connue à ce jour (voir Olejniczak *et al.*, 2004; Rossi *et al.*, 2004) et de comparer ces résultats à ceux d'autres hominoïdes, actuels et fossiles.

***Oreopithecus bambolii* (Gervais, 1872): contexte paléoenvironnemental**

Plusieurs localités miocènes de la Maremma, en Toscane (Monte Bamboli, Serrazzano, Baccinello, Casteani, Montemassi, Ribolla), pour la plupart d'anciennes mines de lignite (Gervais, 1872; Hürzeler, 1958; Rook *et al.*, 1996) ont livré des restes d'Oréopithèque. Plus récemment, sa présence a été signalée à Fiume Santo, en Sardaigne (Cordy et Ginesu, 1994).

La faune associée à *Oreopithecus* présente un haut degré d'endémisme et son paléoenvironnement était de type forestier marécageux, plus ou moins ouvert (Rook *et al.*, 1996). Il y a environ 9 Ma, la paléorégion tusco-sarde, incluant la Sardaigne et, peut-être aussi la Corse d'aujourd'hui, a dû se retrouver temporairement isolée, avec des phases intermittentes de contact avec le continent entre le Tortonien final et le Messinien (5,3 Ma), où une intense activité tectonique a fait évoluer cet archipel vers une situation proto-continentale. La formation de ponts continentaux temporaires a induit des migrations de la faune, attestées notamment par la présence de *Stegotrabelodon syrticus* et de taxons bovidés d'origine africaine,

ainsi que de Gliridés et d'Ochotonidés originaires d'Europe (Harrison et Rook, 1997).

Principalement sur la base des affinités morphologiques avec la denture de catarrhiniens du Miocène inférieur et moyen d'Afrique orientale (tel que le *Nyanzapithecus*), la présence de l'Oréopithèque dans la paléorégion tusco-sarde était considérée comme liée à une pulsation depuis l'Afrique (dans Szalay et Delson, 1979). Cependant, la découverte plus récente en Europe continentale de restes dentaires, crâniens et post-crâniens bien conservés de *Dryopithecus* indique une probable relation directe entre ces deux hominoïdes (Harrison et Rook, 1997).

Matériel et méthodes

Dans une phase analytique préliminaire, étant donné la nature et le degré de minéralisation des restes dentaires d'Oréopithèque, nous avons exploré virtuellement la structure interne d'une couronne molaire déciduale inférieure droite (dm₂) provenant du site de Fiume Santo (FS1995#0009), en Sardaigne (Cordy et Ginesu, 1994; Abbazzi *et al.*, 2008), et celle d'une troisième molaire permanente droite (M₃) incluse dans un fragment de mandibule (IGF 4351) venant du site de Casteani, en Toscane (Rook *et al.*, 1996) (Fig. 1).

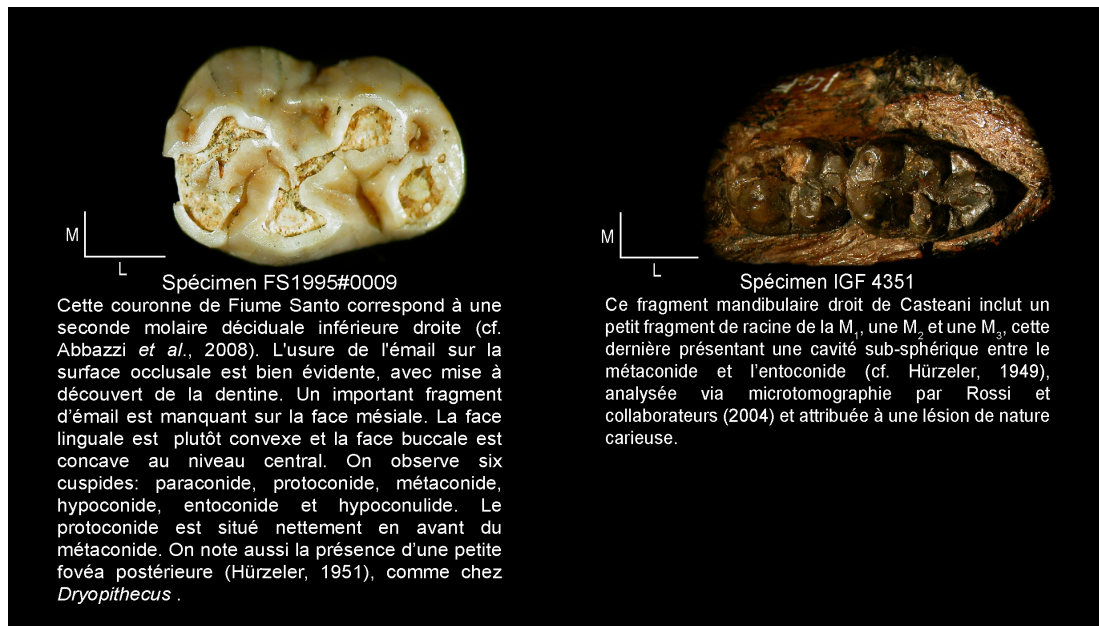


Fig.1. Les éléments dentaires d'Oréopithèque considérés dans cette étude (images non à l'échelle, M: mésial, L: lingual).

Les deux spécimens ont été scannés fin 2005 par microtomographie synchrotron (SR- μ CT) sur la ligne médicale ID 17 du *European Synchrotron Radiation Facility* (ESRF) de Grenoble, en France (experiment SC1749). Les scans ont été effectués à une intensité de 200mA et à des énergies de 51 keV (couronne isolée) et de 70 keV (fragment de mandibule). L'acquisition comprenait 1500 projections/180°, avec un temps d'intégration par projection de 60 ms. La caméra Frelon, de résolution 2048 x 2048 pixels, a enregistré le flux lumineux à une résolution de 45,5 x 45,5 x 45,7 μm^3 (taille du voxel).

Le processus de segmentation, qui vise à séparer les tissus dentaires par rapport aux autres composantes (air, os, remplissage sédimentaire), a été réalisé selon la méthode HMH (Spoor *et al.*, 1993) avec le logiciel Amira 3.1 (Mercury Software, Inc.).

Les variables 2-3D

Dans les cas de la M_3 , les variables 2D listées dans le Tableau 1 ont été mesurées selon la méthodologie développée par Martin (1985) sur une coupe virtuelle passant par le métaconide et le protoconide. Par contre, à cause de sa forte

usure occlusale, aucun de ces paramètres n'a pu être évalué sur la couronne déciduale.

L'erreur estimée pour les mesures des variables b , c et e variant entre 0,46% et 1,81% pour les tests inter-observateurs et entre 0,91% et 4,16% pour les tests intra-observateur. Dans l'ensemble, ces estimations sont cohérentes avec les résultats obtenus dans d'autres analyses d'éléments dentaires actuels et fossiles basées sur des registres microtomographiques de type industriel et/ou synchrotron (e.g., Kono, 2004; Macchiarelli *et al.*, 2004; Suwa et Kono, 2005; Olejniczak et Grine, 2006; Olejniczak *et al.*, 2007a, 2008b).

Les variables de type 3D (Tab. 1) sont directement calculées par le logiciel Amira 3.1. Pour la réalisation de cet ensemble de mesures, nous avons suivi le protocole de Kono (2004; voir aussi Macchiarelli *et al.*, 2008; Olejniczak *et al.*, 2008c).

L'usure occlusale de la dm_2 ne permet pas une estimation correcte des proportions des tissus dentaires mais, pour ce cas, les variables 3D de chaque composante ont été calculées à titre indicatif. Dans l'ensemble, onze variables 2-3D ont été mesurées sur la molaire permanente.

Variables 2D	Abréviation	Unité
Aire de l'émail	c	mm ²
Aire de dentine et pulpe sous la couronne	b	mm ²
Longueur de la jonction émail-dentine	e	mm
Épaisseur moyenne de l'émail (c/e)	AET	mm
Épaisseur relative de l'émail ((AET*100)/b ^{1/2})	RET	adimensionnel
Variables 2-3D		
Volume d'émail	Ve	mm ³
Volume de dentine et pulpe dans la couronne	Vcdp	mm ³
Volume total de la couronne	Vc	mm ³
Surface de la jonction émail-dentine	SJED	mm ²
Épaisseur moyenne de l'émail 3D (Ve/SJED)	AET 3D	mm
Épaisseur relative de l'émail 3D ((AET 3D*100)/Vcdp ^{1/3})	RET 3D	adimensionnel

Tab.1. Les variables bi- et tridimensionnelles considérées dans cette étude.

Résultats

Les résultats obtenus pour les variables mesurées sur les deux éléments dentaires sélectionnés d'Oréopithèque et ayant servi à calculer les valeurs de l'épaisseur moyenne (AET et AET 3D) ainsi que l'épaisseur relative de

l'émail (RET et RET 3D) sont présentés dans le tableau 2.

Dans les deux cas, la possibilité de séparer virtuellement émail et dentine nous permet d'explorer en 3D la morphologie de la jonction émail-dentine (JED) et, donc, de pouvoir apprécier le degré de correspondance entre les structures occlusales (cuspidés et crêtes) et leurs

projections au niveau de la surface de la dentine (Fig. 2) (cf. Macchiarelli *et al.*, 2006; Skinner *et al.*, 2008; Bayle *et al.*, 2010).

vraisemblablement d'origine carieuse (cf. Rossi *et al.*, 2004), présente un volume total de 7,4 mm³ et n'a pas atteint la cavité pulpaire.

	dm ₂ (FS1995#0009)	M ₃ (IGF 4351)
c (mm ²)	nd	11.61
b (mm ²)	nd	24.92
e (mm)	nd	15.31
AET	nd	0.76
RET	nd	15.19
Ve (mm ³)	16.27	126.68
Vcdp (mm ³)	54.63	229.92
Vc (mm ³)	79.37	356.59
SEDJ	55.66	226.72
AET 3D (mm)	0.29	0.56
RET 3D	7.70	9.12

Tab.2. Les valeurs des proportions des tissus mesurées pour les deux couronnes dentaires.

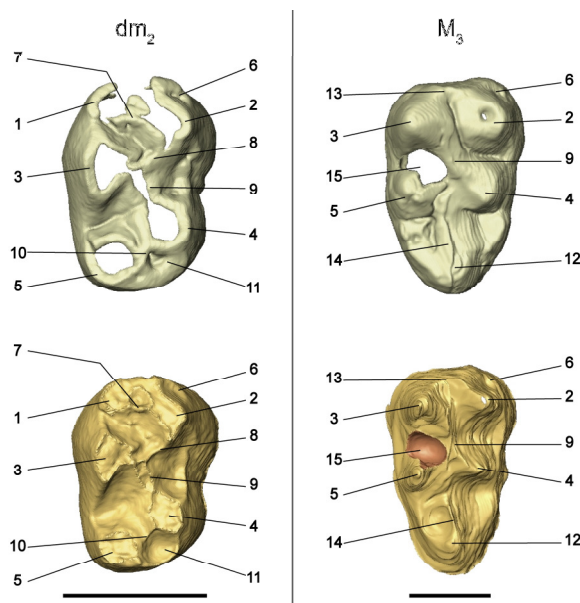


Fig. 2. Comparaison entre les reliefs de la surface externe de l'émail (haut) et de la jonction émail-dentine (bas) de la dm₂ et de la M₃ d'Oréopithèque (vue occlusale, échelle 5 mm); 1: paraconide, 2: protoconide, 3: métaconide, 4: hypoconide, 5: entoconide, 6: faible cingulide, 7: paracristide, 8: protocristide, 9: crête oblique, 10: hypolophide, 11: fovéa postérieure, 12: hypoconulide, 13: crête marginale mésiale, 14: postcristide, 15: probable lésion carieuse (Rossi *et al.*, 2004).

La lésion sub-sphérique de la molaire permanente décrite dans la Fig. 1,

Discussion

Dans le cadre de cette étude préliminaire, l'indice d'épaisseur relative de l'émail (RET) de la molaire permanente, même si légèrement sous-estimé en raison de l'usure de l'apex du protoconide, indique que *Oreopithecus* possédait un émail relativement épais comparé à d'autres primates (Tab. 3). En revanche, concernant l'estimation du RET 3D, dépendant de l'état d'usure globale de la couronne de la M₃, qui est relativement importante sur tout le côté buccal, il n'est pas possible d'obtenir une estimation fiable, et sa valeur, fortement sous-estimée, est ici donnée à simple titre indicatif.

La valeur du paramètre RET, qui vaut ici 15,2 (Tab. 2), est supérieure aux estimations histologiques précédentes fournies par Olejniczak et collaborateurs (2008c; RET = 13), mais proche de celle donnée par Schwartz et collaborateurs (2003; RET = 15,5), les deux correspondant respectivement à la catégorie intermédiaire-fin et intermédiaire-épais définies par Martin (1985). Comme notre analyse sous-estime l'épaisseur relative réelle à cause de l'usure, l'Oréopithèque peut donc être considéré comme un hominoïde à émail intermédiaire-épais, voire même épais.

Ce résultat revêt une certaine importance puisque, sur la base de sa morphologie dentaire externe, l'Oréopithèque est traditionnellement considéré comme plutôt folivore (Szalay et Delson, 1979), comme le gorille actuel qui, au contraire, possède un émail intermédiaire-fin (RET = 11.7). A ce propos, Martin (1985) pensait que la condition ancestrale des hominidés était celle d'un émail épais, avec une formation rapide de ce tissu. Toutefois, malgré la somme importante des données linéaires et 2-3D récoltées jusqu'à présent (e.g., Olejniczak *et al.*, 2008c; Schwartz *et al.*, 2003; Smith *et al.*, 2003), la question de l'épaisseur de l'émail du dernier ancêtre commun entre hominidés et hominidés reste encore ouverte.

Grâce à l'utilisation d'un registre virtuel de type microtomographique comme celui utilisé dans cette étude, il est possible de visualiser la répartition de l'épaisseur de l'émail sur toute la couronne par l'intermédiaire de cartographies en fausses couleurs (Macchiarelli *et al.*, 2007, 2008, 2009). Comme montré dans la Fig. 3, nous avons

appliqué cette nouvelle technique aux deux spécimens de Fiume Santo et de Casteani.

Taxons	RET moyen	Catégories d'épaisseur selon Martin (1985)
<i>Paranthropus robustus</i> ^a	29.6	épais
<i>Ouranopithecus macedoniensis</i> ^a	25,9	épais
<i>Lufengpithecus lufengensis</i> ^b	24.2	épais
<i>Proconsul nyanzae</i> ^a	22.4	épais
<i>Gigantopithecus blacki</i> ^a	21.8	épais
<i>Australopithecus africanus</i> ^c	21.4	épais
<i>Afropithecus turkanensis</i> ^a	21.4	épais
<i>Homo sapiens</i> ^a	20.1	épais
<i>Griphopithecus</i> sp. ^a	19.3	épais
<i>Sivapithecus sivalensis</i> ^a	19.2	épais
<i>Proconsul heseloni</i> ^a	17.0	intermédiaire-épais
<i>Pongo pygmaeus</i> ^a	15.5	intermédiaire-épais
<i>Hylobates muelleri</i> ^a	15.3	intermédiaire-épais
<i>Oreopithecus bambolii</i>	15.1	intermédiaire-épais
<i>Rangwapithecus gordonii</i> ^a	14.9	intermédiaire-épais
<i>Lufengpithecus hudienensis</i> ^a	14.1	intermédiaire-fin
<i>Proconsul major</i> ^a	13.7	intermédiaire-fin
<i>Pan paniscus</i> ^a	13.6	intermédiaire-fin
<i>Pan troglodytes</i> ^a	13.2	intermédiaire-fin
<i>Dryopithecus laietanus</i> ^a	12.7	intermédiaire-fin
<i>Symphalangus syndactylus</i> ^a	12.6	intermédiaire-fin
<i>Gorilla gorilla</i> ^a	11.7	intermédiaire-fin
<i>Proconsul africanus</i> ^a	8.5	fin

^a Olejniczack *et al.*, 2008c; ^b Schwartz *et al.*, 2003; ^c Smith *et al.*, 2003; taxons actuels non en italique.

Tab.3. Comparaison de l'épaisseur relative de l'émail (RET) de la M3 de l'Oréopithèque avec les estimations pour 22 primates fossiles et actuels (ordre décroissant).

Sur la dm_2 , l'usure est importante au niveau des cuspides, masquant le patron de répartition de l'émail apical. Néanmoins, les faces buccale, linguale et distale, bien conservées, montrent une épaisseur d'émail plus importante à la base des cuspides et au niveau de la fovéa postérieure. La M_3 , même si usée et segmentée moins précisément que la couronne déciduale en raison d'une faible différence de contraste entre émail et dentine, présente une meilleure conservation du patron de répartition de l'émail. Ce dernier est plus épais au niveau de la crête marginale mésiale, le long du bord marginal disto-lingual et, plus généralement, à la base des cuspides. Ce modèle, proche de la condition humaine moderne, diffère du modèle *Australopithecus-Paranthropus*, avec un émail apical plus épais

que celui basal (Macchiarelli *et al.*, 2004; Olejniczak *et al.*, 2008d).

La comparaison des modèles de répartition de l'émail entre la molaire déciduale et celle permanente, inconnue jusqu'à présent pour l'Oréopithèque, apporte de nouveaux éléments quantitatifs et qualitatifs pour la compréhension des particularités morphologiques de cet hominoïde et permet, désormais la comparaison avec la condition typique d'autres primates, actuels et fossiles (cf. Macchiarelli *et al.*, 2009).

En ce qui concerne la morphologie de la JED (Fig. 2.), même si la surface occlusale de la dm_2 est partiellement effacée par l'usure, sa projection au niveau de l'interface avec la dentine est bien lisible. En effet, on peut y reconnaître toutes les crêtes, notamment celle oblique, lien

entre métaconide et hypoconide, et la crête hypolophide, entre entoconide et hypoconide. Aussi, toutes les cuspides de l'émail ont une corne de dentine sous-jacente, avec une parfaite adéquation entre la morphologie externe et celle interne.

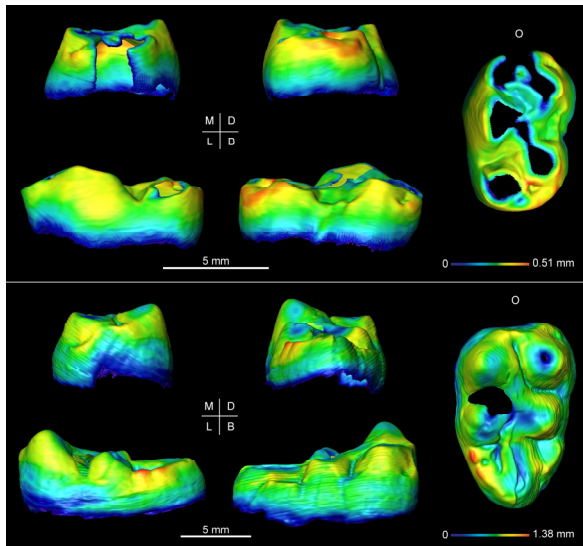


Fig.3. Cartographies des variations de l'épaisseur de l'émail de la dm_2 et de la M_3 d'Oréopithèque (M: mésial, D: distal, L: lingual, B: buccal, O: occlusal).

Au niveau de la JED de la M_3 , les cornes de dentines sont plutôt hautes, les crêtes sont également bien visibles, notamment la crête oblique, ou encore la postcristide. La complexité morphostructurale externe, ici aussi en parfaite adéquation avec la signature endostructurale des molaires de l'Oréopithèque indique une relation forte pendant le développement entre les projets de formation de l'émail et de la dentine.

Dans son ensemble, notre résultat sur la distribution occlusale de l'émail, la hauteur relative des cuspides et la présence de crêtes assez épaisses constatées sur les éléments permanents suggère une adaptation de l'Oréopithèque à un régime alimentaire de type folivore avec intégration d'éléments à texture plus résistante. Les résultats préliminaires sur les proportions entre hauteur, surface et volume des racines de la molaire permanente soutiennent cette interprétation.

Conclusions

L'élaboration d'une base de données microtomographique à haute résolution nous a

permis de caractériser, pour la première fois en 3D et de façon non invasive, l'endostructure dentaire des molaires de *Oreopithecus bambolii*. Il faut tout de même préciser que ce matériel fossile, bien qu'exceptionnel, a souffert de nombreuses altérations liées aux dynamiques taphonomiques (fractures, forte minéralisation) et que, en plus de l'importante usure occlusale, ces facteurs ont affecté la qualité des observations et leurs interprétations. Néanmoins, malgré certaines difficultés d'ordre méthodologique rencontrées pendant cette étude, nous estimons que ces résultats ouvrent de nouvelles perspectives pour la compréhension de cet hominoïde du Miocène terminal.

Par rapport à l'émail occlusal, considéré comme plus dérivé, la jonction émail-dentine des dents des primates garde une signature à forte valeur phylogénétique (Olejniczak *et al.*, 2004; Skinner *et al.*, 2008).

Toutefois, à la différence de notre étude préliminaire de deux dents d'Oréopithèque, aucune information n'est encore disponible sur la condition de *Dryopithecus*, considéré comme son ancêtre le plus vraisemblable (Harrison et Rook, 1997) et des analyses spécifiques devront être réalisées à ce sujet dans le futur. Aussi, la suggestion d'une similarité endostructurale entre *Oreopithecus* et les cercopithécoïdes (Olejniczak *et al.*, 2007b) reste à tester à travers des analyses 3D.

Finalement, sur la base de notre étude, qui intègre la morphologie dentaire externe et interne, la reconstruction du comportement alimentaire de *Oreopithecus* apparaît maintenant moins problématique. En effet, le volume relatif de l'émail, ici apprécié en 2D, et sa distribution topographique en 3D, vraisemblablement en association avec un régime folivore (Carnieri et Mallegni, 2003), sont compatibles avec une adaptation biomécanique à la consommation d'une nourriture à texture plus résistante qu'on l'a estimée jusqu'à aujourd'hui. L'élaboration, actuellement en phase de développement du registre microtomographique de six autres éléments dentaires d'Oréopithèque, permettra d'apporter des précisions sur ce sujet.

Remerciements

Nous sommes reconnaissants envers E. Cioppi pour avoir favorisé cette étude et à A.

Mazurier (ERM, Poitiers) pour avoir réalisé les acquisitions de tous les spécimens d'Oréopithèque à l'ESRF, Grenoble. Nous remercions également P. Bayle, L. Bondioli, A. Bravin, C. Dean, C. Nemoz et F. Sémah pour leur collaboration technique et scientifique. En particulier, C.Z. remercie les équipes de recherche du département de Préhistoire du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (France), de l'Université de Ferrare (Italie) et de l'Université de Florence (Italie) qui l'ont accueilli pour ses recherches dans le cadre du Master Erasmus Mundus Quaternaire et Préhistoire, ainsi que M. Arzarello pour l'avoir invité à synthétiser des premiers résultats dans ce numéro des *Annali dell'Università degli Studi di Ferrara*.

References

- Abbazzi, L., Delfino, M., Gallai, G., Trebini, L., Rook, L., 2008. New data on the vertebrate assemblage of Fiume Santo (north-west Sardinia, Italy), and overview on the Late Miocene Tusco-Sardinian palaeobioprovince. *Palaeontology* 51, 425-451.
- Bayle, P., Macchiarelli, R., Trinkaus, E., Duarte, C., Mazurier, A., Zilhão, J., 2010. Dental maturational pattern and dental tissue proportions in the early Upper Paleolithic child from Abrigo do Lagar Velho, Portugal. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107, 1338-1342.
- Begun, D.R., 2002. European hominoids. In: Hartwig, W.C. (Ed.), *The Primate Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 339-368.
- Bernor, R.L., Fortelius, M., Rook L., 2001. Evolutionary biogeography and paleoecology of the "*Oreopithecus bambolii* Faunal Zone" (late Miocene, Tusco-Sardinian Province). *Bollettino de la Società Paleontologica Italiana* 40, 139-148.
- Bondioli, L., Bayle, P., Dean, C., Mazurier, A., Puymeraill, L., Ruff, C., Stock, J.T., Volpato, V., Zanolli, C., Macchiarelli, R., 2010. Technical Note: Morphometric maps of long bone shafts and dental roots for imaging topographic thickness variation. *American Journal of Physical Anthropology* (sous presse).
- Carnieri, E., Mallegni F., 2003. A new specimen and dental microwear in *Oreopithecus bambolii*. *Homo* 54, 29-35.
- Cordy, J.M., Ginesu, S., 1994. Fiume Santo (Sassari, Sardaigne, Italie) : un nouveau gisement à Oréopithèque (Oreopithecidae, Primates, Mammalia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 318, 697-703.
- Gervais, P., 1872. Sur un singe fossile, d'espèce non encore décrite, qui a été découvert au Monte Bamboli. *Comptes Rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 74, 1217-1223.
- Harrison, T., Rook, L., 1997. Enigmatic anthropoid or misunderstood ape? The phylogenetic status of *Oreopithecus bambolii* reconsidered. In: Begun, D.R., Ward, C.V., Rose, M.D (Eds.) *Function, phylogeny, and fossils. Miocene hominoid evolution and adaptations*. Plenum Press, New York, pp 327-362.
- Hürzeler, J., 1951. Contribution à l'étude de la dentition de lait d'*Oreopithecus bambolii* Gervais. *Eclogae Geologicae Helveticae* 44, 404-411.
- Hürzeler, J., 1958. *Oreopithecus bambolii* Gervais, a preliminary report. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* 69, 1-47.
- 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.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Debénath, A., Mazurier, A., Tournepiche, J.F., Birch, W., Dean, M.C., 2006. How Neanderthal molar teeth grew. *Nature* 444, 748-751.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Falk, D., Faupl, P., Illerhaus, B., Kullmer, O., Richter, W., Said, H., Sandrock, O., Schäfer, K., Urbanek, C., Viola, B.T., Weber, G.W., Seidler, H., 2004. Early Pliocene hominid tooth from Galili, Somali Region, Ethiopia. *Collegium Anthropologicum* 28, 65-76.
- Macchiarelli, R., Bondioli, L., Mazurier, A., 2008. Virtual dentitions: touching the hidden evidence. In: Irish, J.D., Nelson, G.C. (Eds.), *Technique and Application in Dental Anthropology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 426-448.
- Macchiarelli, R., Mazurier, A., Illerhaus, B., Zanolli, C., 2009. *Ouranopithecus macedoniensis* (Mammalia, Primates, Hominoidea): virtual reconstruction and 3D analysis of a juvenile mandibular dentition (RPI-82 and RPI-83). *Geodiversitas* 31, 851-863.
- Macchiarelli, R., Mazurier, A., Volpato, V., 2007. L'apport des nouvelles technologies à l'étude des Néandertaliens. In: Vandermeesch, B., Maureille, B. (Eds.), *Les Néandertaliens. Biologie et Cultures*. Comité des Travaux Historiques et Scientifiques, Paris, pp. 169-179.
- Martin, L.B., 1985. Significance of enamel thickness in hominoid evolution. *Nature* 314, 260-263.
- Moyá-Solá, S., Köhler, M., 1997. The phylogenetic relationship of *Oreopithecus bambolii* Gervais 1872. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 324, 141-148.

- Olejniczak, A.J., Gilbert, C.C., Martin, L.B., Smith, T.M., Ulhaas, L., Grine, F.E., 2007b. Morphology of the enamel-dentine junction in sections of anthropoid primate maxillary molars. *Journal of Human Evolution* 53, 292-301.
- 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* 288, 263-275.
- Olejniczak, A.J., Martin, L., Ulhaas, L., 2004. Quantification of dentine shape in anthropoid primates. *Annals of Anatomy* 186, 479-485.
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Feeney, R.N.M., Macchiarelli, R., Mazurier, A., Bondioli, L., Rosas, A., Fortea, J., de la Rasilla, M., Garcia-Taberner, A., Radovic, J., Skinner, M.M., Toussaint, M., Hublin, J.J., 2008b. Dental tissue proportions and enamel thickness in Neandertal and modern human molars. *Journal of Human Evolution* 55, 12-23.
- Olejniczak, A.J., Smith, T.M., Skinner, M.M., Grine, F.E., Feeney, R.N.M., Thackeray, J.F., Hublin, J.J., 2008d. 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., 2008c. Molar enamel thickness and dentine horn height in *Gigantopithecus blacki*. *American Journal of Physical Anthropology* 135, 85-91.
- Olejniczak, A.J., Tafforeau, P., Feeney, R.N.M., Martin, L. B., 2008a. Three-dimensional primate molar enamel thickness. *Journal of Human Evolution* 54, 187-195.
- Olejniczak, A.J., Tafforeau, P., Smith, T.M., Temming, H., Hublin, J.J., 2007a. Technical note: compatibility of microtomographic imaging systems for dental measurements. *American Journal of Physical Anthropology* 134, 130-134.
- Rook, L., Harrison, T., Engesser, B., 1996. The taxonomic status and biochronological implications of new finds of *Oreopithecus* from Baccinello (Tuscany, Italy). *Journal of Human Evolution* 30, 3-27.
- Rossi, M., Casali, F., Romani, D., Bondioli, L., Macchiarelli, R., Rook, L., 2004. MicroCT scan in paleobiology: application to the study of dental tissues. *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research B* 213, 747-750.
- Schwartz, G.T., Liu, W., Zheng, L., 2003. Preliminary investigation of dental microstructure in the Yuanmou hominoid (*Lufengpithecus huiensis*), Yunnan Province, China. *Journal of Human Evolution* 44, 189-202.
- Skinner, M.M., Wood, B.A., Boesch, C., Olejniczak, A.J., Rosas, A., Smith, T.M., Hublin, J.J., 2008. Dental trait expression at the enamel-dentine junction of lower molars in extant and fossil hominoids. *Journal of Human Evolution* 54, 173-186.
- Smith, T.M., Martin, L.B., Leakey, M.G., 2003. Enamel thickness, microstructure and development in *Afropithecus turkanensis*. *Journal of Human Evolution* 44, 283-306.
- Suwa, G., Kono, R.T., 2005. A micro-CT based study of linear enamel thickness in the mesial cusp section of human molars: reevaluation of methodology and assessment of within-tooth, serial, and individual variation. *Anthropological Science* 113, 273-289.
- Szalay, F.S., Delson, E., 1979. *Evolutionary history of the primates*. Academic Press, New-York.
- Tafforeau, P., Smith, T.M., 2008. Nondestructive imaging of hominoid dental microstructure using phase contrast X-ray synchrotron microtomography. *Journal of Human Evolution* 54, 272-278.