



Available online at www.sciencedirect.com



C. R. Palevol 3 (2004) 27–34



Paléontologie systématique
(Paléontologie des Vertébrés)

Première découverte d'espèces sympatriques de Paromomyidés (Plésiadapiformes, Mammifères) en Europe

Adeline Aumont

Laboratoire de paléontologie, UMR CNRS 5143, département « Histoire de la Terre », Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon,
75005 Paris, France

Reçu le 28 mai 2002 ; accepté le 3 novembre 2003

Présenté par Philippe Taquet

Résumé

Le gisement de Condé (Aisne, France – MP8+9), le plus riche de l'Éocène inférieur du Bassin parisien, permet, pour la première fois, l'étude de la variabilité morphologique et biométrique des Paromomyidés européens. Celle-ci suggère la présence de deux espèces, attribuées, après étude du matériel des localités-types, à *Arcius fuscus* et *A. lapparenti*. La proximité de ces deux espèces est forte, mais dépend de la catégorie dentaire observée. Le phénomène de sympatrie chez les Paromomyidés est pour la première fois mis en évidence en Europe. **Pour citer cet article :** *A. Aumont, C. R. Palevol 3 (2004)*.

© 2003 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

First discovery of sympatric paromomyid species in Europe. The Condé-en-Brie locality (Aisne, France – MP8+9), the richest in the Paris Basin Early Eocene, allows us to study morphological and biometrical variability of the paromomyid assemblage. Their high range of variation suggests the presence of two close species, attributed to *Arcius fuscus* and *A. lapparenti*. This is the first evidence of sympatric paromomyid species in Europe. **To cite this article:** *A. Aumont, C. R. Palevol 3 (2004)*.

© 2003 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Plésiadapiformes ; Paromomyidés ; Variabilité ; Espèces sympatriques ; Condé-en-Brie ; Éocène inférieur ; France

Keywords: Plesiadapiformes; Paromomyidae; Variability; Sympatric species; Condé-en-Brie; Early Eocene; France

Adresse e-mail : aumont@mnhn.fr (A. Aumont).

© 2003 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crpv.2003.11.001

Abridged English version

1. Introduction

The Plesiadapiformes were first interpreted as Primates [4, 15, 17] and then as the sister-group of Euprimates [8, 12]. The discovery of cranial and postcranial elements of the Paromomyids challenged this consensus and some authors proposed Dermoptera as the sister-group of the Plesiadapiformes [2]. But everyone has not accepted this new phylogeny [3, 9].

In 1967, Russell et al. [14] described for the first time two species of Paromomyidae in Europe: *Phenacolemur fuscus* and *P. lapparenti* based on a few isolated teeth (12 and 31) coming from two type-localities, respectively Mutigny and Avenay (Marne, MP8+9). These species have been referred in 1984 to a new genus *Arcius* [7]. Since 1967, the number of specimens collected in the Paris Basin has grown. Condé-en-Brie (Aisne, France) [10] is the richest locality of the Paris Basin Early Eocene (MP8+9). For this reason, the most suitable would be to study the variability of a paromomyid assemblage [1]. The Condé Paromomyids have been first attributed to *Phenacolemur* [10] then to *P. lapparenti* [13]. The biometrical and morphological analysis performed in this study indicate the presence of two species: *Arcius fuscus* and *A. lapparenti*.

2. Biometrical and morphological analysis of the Condé paromomyid assemblage

Two hundred and eighty-one isolated cheek teeth were studied. The coefficients of variation (we calculate corrected coefficient of variation of the sample size bias following Sokal and Brauman [16]) calculated on teeth belonging to the same rank exhibit high values, superior to those expected in monospecific assemblages [6]. The *t*-test can be applied to compare the mean size of two groups composed of five or more specimens. This test calculated for P/4 and M/3 indicates the presence of more than one species and is congruent with the result obtained with the coefficient of variation (the specimen number, CV and *t*-test values are given on Figs. 1 and 2).

P/4 can be separated into two species very easily by size (Fig. 1) and shape (Fig. 3): the *Arcius lapparenti* specimens are large, two crests are always present

from the protoconid to the two posterior cusps, the talonid basin is large and deep; *A. fuscus* specimens are much smaller, usually three crests run from the protoconid to the posterior cusps (but sometimes only two are visible) and their talonid is narrower and shallower. The interspecific differences are less important for M/1 and M/2 with respect to P/4. The morphological differences between the two species (Fig. 3) concern the presence (*A. lapparenti*) or the high frequency of absence (*A. fuscus*) of the paraconid, and the trigonid slope (low to steep on *A. lapparenti* and very steep on *A. fuscus*). The mean size differences between the two species are also smaller on M/1–2 than on P/4 (Fig. 1). M/3 exhibits biometrical (Fig. 1) and morphological (Fig. 3) differences higher than M/1 and M/2, but lower than P/4. The *A. lapparenti* specimens are characterized by a large size, an anterior metaconid slope low to steep and the presence of enamel wrinkling in the talonid basin. *A. fuscus* M/3 are smaller, their anterior metaconid slope is very steep, their trigonid slope is also very steep and there is no wrinkling in the talonid basin.

The two species can be distinguished based on P/4. Nevertheless, the interspecific differences in size (Fig. 2) and shape are slighter compared to those of the lower cheek teeth. In *A. lapparenti*, it is large, and more frequently squared in occlusal view and the post-protocrista runs through the basins. In *A. fuscus*, it is smaller and often rectangular in occlusal view and no crest separates the trigon and the talon basins (Fig. 3). It is obvious that the degree of interspecific morphological differentiation is correlated to the degree of size differences. Discrimination between M1/ and M2/ does not seem possible (M1/ and M2/ are confused). The high morphological and biometrical variations of this M1–2/ group suggest however that two species are probably present. Their specific size (Fig. 2) and shape (Fig. 3) distributions are merely overlapping. The smaller M1–2/ (supposed to be *A. fuscus*) exhibit more frequently a rectangular contour, a short talonid basin, the absence of a precingulum, a convex lingual side, and an ectocingulum made of a simple enamel bulge. The larger specimens (probably *A. lapparenti*) are more frequently squared, the talonid basin has a posterolingual expansion, the precingulum is often present, the lingual border exhibits a high morphological range of variation, and the ectocingulum is present. Intermediate size specimens exhibit an intermediate morpho-

logy. The morphology of M3/ is more distinctive. The only known M3/ of *A. fuscus* shows a rectangular occlusal outline and the talon basin is not expanded toward the posterior border, whereas in *A. lapparenti* it has a squared occlusal conformation partially due to the strong expansion of the talonid basin on the posterior side. The size differentiation between the two species of M3/ is higher than for P4/ and I1/, but is lower than for M1/–3.

3. Conclusion

High morphological and biometrical variability of the Condé paromomyid specimens leads to the recognition of two sympatric species; other explanations of this variation, as geographical or temporal variations and sexual dimorphism, are rejected. The small Condé species includes in its range of variation the *A. fuscus* type specimen (MU6507) and the large one the *A. lapparenti* type specimen (AV5849). New diagnoses of these species will be proposed in a later study including the revision of Avenay and Mutigny assemblages (Aumont, in preparation). Condé allows the first recognition of close paromomyid sympatric species in Europe.

1. Introduction

La famille des Paromomyidés (Plésiadapiformes) est actuellement au centre d'une controverse phylogénétique. Elle a été utilisée par certains auteurs pour rattacher les Plésiadapiformes aux Dermoptères [2], rompant ainsi avec un long consensus où les Plésiadapiformes étaient considérés comme appartenant aux Primates [4, 15, 17] ou, plus récemment, comme étant le groupe frère des Euprimates [8, 12]. Mais cette nouvelle proposition ne fait pas l'unanimité parmi les scientifiques (voir entre autres [3, 9]).

Russell et al. ont étudié les Paromomyidés du Bassin parisien en 1967 [14], nommant *Phenacolemur fuscus* (Mutigny, Marne – MP8+9) et *P. lapparenti* (Avenay, Marne – MP8+9), qui sont maintenant placés dans le genre *Arcius* [7]. Dans leur travail, Russell et al. sont restés extrêmement prudents sur leurs attributions spécifiques, en raison du faible nombre de spécimens (respectivement 31 et 12 dents isolées) et de leur forte variabilité. Depuis, de nombreux spécimens ont été

récoltés, notamment à Condé-en-Brie (Aisne, MP8+9), localité la plus riche de l'Éocène inférieur du Bassin parisien, permettant ainsi l'analyse de la variabilité des assemblages [1]. Les Paromomyidés de Condé ont d'abord été assignés au genre *Phenacolemur* [10] puis à *P. lapparenti* [13]. Notre analyse morphologique et biométrique de l'assemblage de Condé révèle la présence de deux espèces : *Arcius lapparenti* et *A. fuscus*.

2. Matériels et méthodes

Les spécimens de Paromomyidés de Condé proviennent des collections du Muséum national d'histoire naturelle de Paris (coll. Russell, Louis et Braillon) et d'un prêt de Phélizon, soit, en tout, 281 dents jugales isolées. Dans le but d'analyser les longueurs et largeurs maximales des dents, les calculs de la moyenne, de l'écart type et du coefficient de variation corrigé de l'effet de la taille de l'échantillon (CV) [16] (valable pour des populations d'au moins cinq spécimens) de ces variables ont été effectués. Le nombre de spécimens, les valeurs des tests de Student et des CV sont indiqués par catégorie dentaire sur les Figs. 1 et 2. L'identification du rang dentaire s'avère problématique pour les M1/ et M2/ ; ces dernières ne peuvent se distinguer et ont dû être étudiées de façon groupée (M1–2/).

3. Description des deux espèces de Paromomyidés de Condé-en-Brie

3.1. Dents inférieures

3.1.1. Analyse biométrique

Pour chaque catégorie dentaire, deux groupes biométriques se distinguent : un groupe de petite taille, composé de trois à sept spécimens, et un groupe de grande taille, composé de 18 à 39 spécimens. La différence de taille entre les deux groupes est plus marquée pour les P/4 que pour les molaires (Fig. 1). Les CV de chaque ensemble sont compris entre 2,5 et 9,3, mais se situent majoritairement aux alentours de 6 ; ils sont en cela proches de ceux attendus dans une population appartenant à une seule espèce [6]. Le test de Student permet de confirmer statistiquement l'existence de

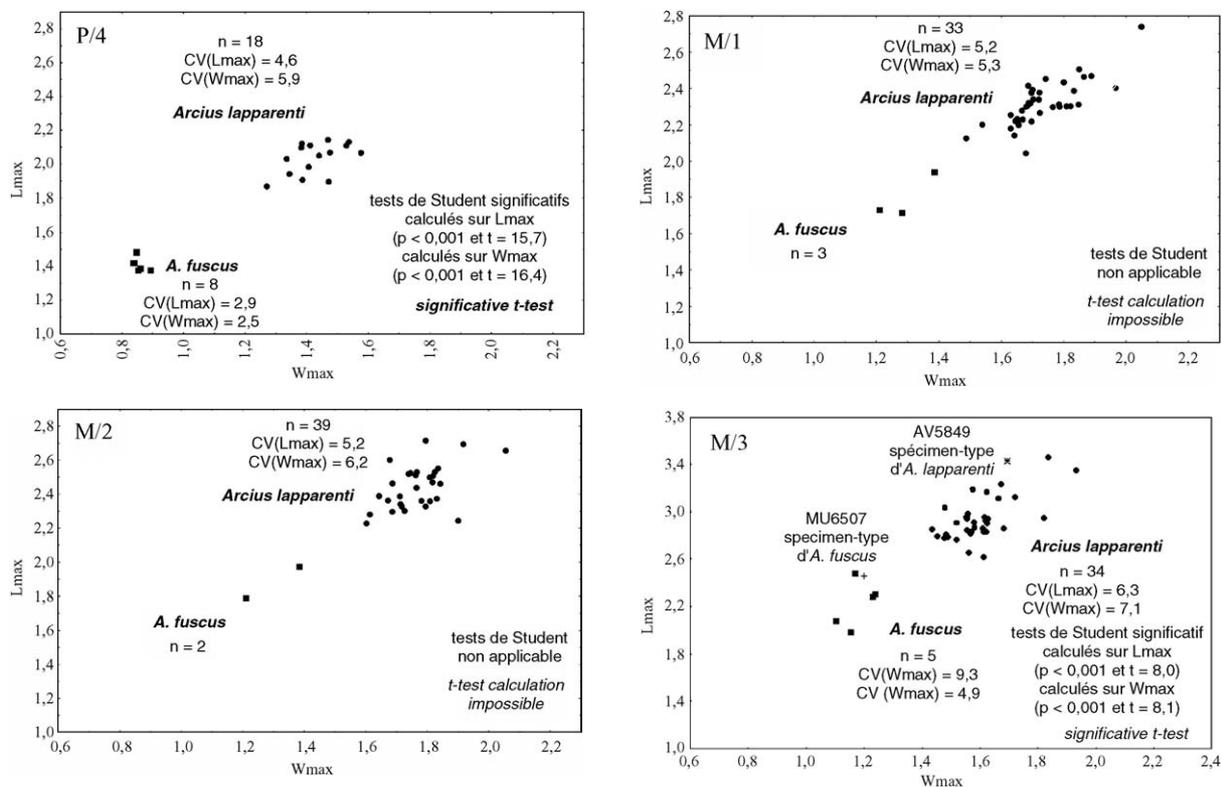


Fig. 1. Diagrammes de dispersion montrant les différences biométriques entre les deux espèces *Arcius fuscus* et *Arcius lapparenti* sur les dents jugales. n correspond au nombre d'individus, CV au coefficient de variation corrigé de l'effet de taille de l'échantillon, W_{max} à la largeur maximale et L_{max} à la longueur maximale.

Fig. 1. Scatter plots showing the biometric differences of lower cheek teeth of *Arcius fuscus* and *Arcius lapparenti*. n represents the number of specimens, CV the corrected coefficient of variation of the size sample bias, W_{max} the maximal width and L_{max} the maximal length.

deux groupes, mais il ne peut être appliqué que si l'échantillon est égal ou supérieur à cinq individus. Les moyennes de taille des P/4 et des M/3 des deux ensembles sont statistiquement différentes (Fig. 1). Pour les autres catégories dentaires, le test de Student ne peut être effectué. Les résultats des CV et du test de Student nous permettent de supposer que les deux groupements de taille correspondent à deux espèces distinctes.

3.1.2. Analyse morphologique

Les groupements effectués selon la taille correspondent à des groupes morphologiques : notre hypothèse quant à la présence de deux espèces est fortement soutenue. *Arcius fuscus* correspond aux spécimens de petite taille et *A. lapparenti* à ceux de grande taille.

Les différences morphologiques entre les P/4 des deux espèces sont importantes (Fig. 3).

Le nombre de crêtes partant postérieurement du protoconide est généralement de trois sur *A. fuscus* (une crête linguale, une crête mésiale et une crête labiale, cette dernière étant variable) et de deux sur *A. lapparenti* (crêtes labiale et linguale toujours présentes). La morphologie de la partie antérieure au protoconide diffère aussi : sur *A. lapparenti*, elle présente parfois un léger bourrelet, démarré presque au niveau du protoconide et se poursuivant en formant une large courbe pour se terminer sur le flanc lingual parallèlement au collet de la dent. *A. fuscus* porte une carène rectiligne plus ou moins prononcée. De même, le bassin montre une ride issue de l'hypoconide et dirigée vers l'intérieur du bassin du talonide sur *A. lapparenti*, tandis que le talonide est toujours lisse sur les P/4 d'*A. fuscus*. Une dernière différence, résultant de la morphologie des crêtes postérieures du protoconide, concerne la profondeur et la largeur du bassin du talo-

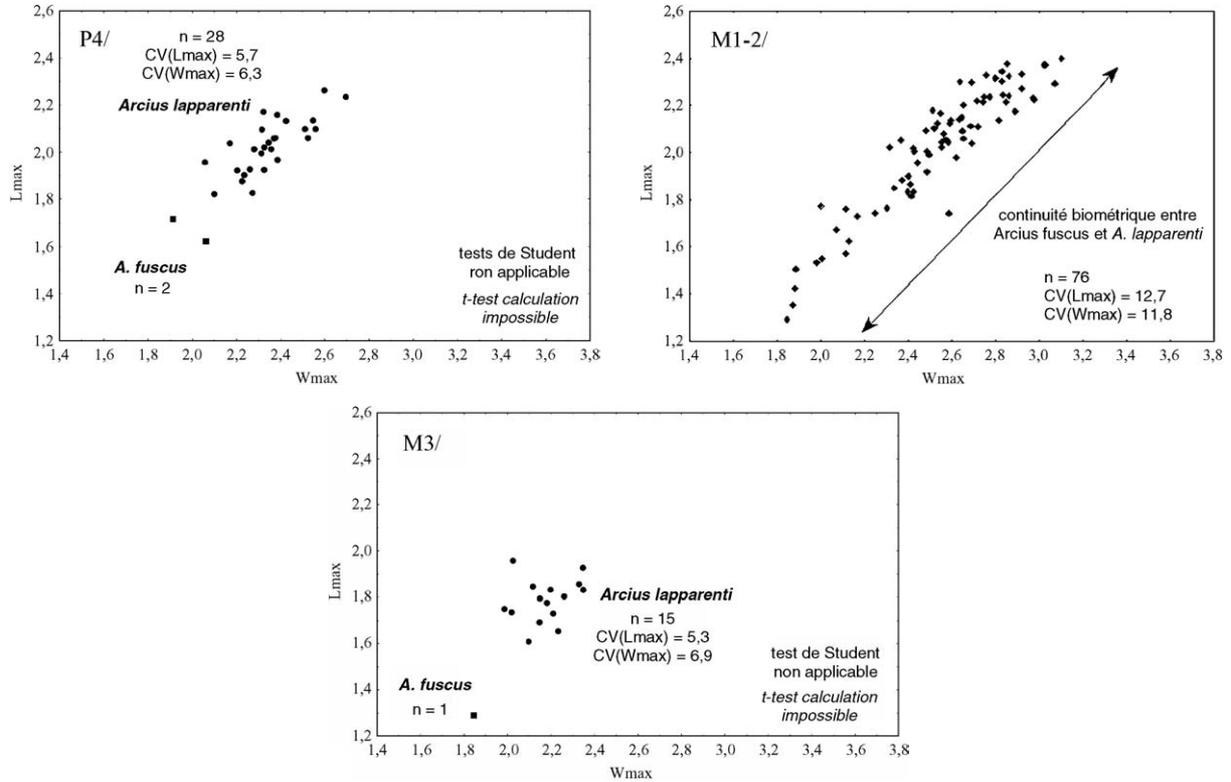


Fig. 2. Diagrammes de dispersion montrant les différences biométriques entre les espèces *Arcius fuscus* et *Arcius lapparenti* (P4/ et M3/) et les variations biométriques continues de leurs molaires supérieures M1–2/. n correspond au nombre d'individus, CV au coefficient de variation corrigé de l'effet de taille de l'échantillon, W_{max} à la largeur maximale et L_{max} à la longueur maximale.

Fig. 2. Scatter plots showing the interspecific biometric differences between P4/ and M3/ of *Arcius fuscus* and *Arcius lapparenti* and the continuous biometric variations of their upper molars M1–2/. n represents the number of specimens, CV the corrected coefficient of variation of the size sample bias, W_{max} the maximal width and L_{max} the maximal length.

nide : il est profond et large sur *A. lapparenti* et peu profond et bien moins large sur *A. fuscus*.

Lorsque l'on observe les M1/ et M2/, les différences morphologiques, si nettes sur les prémolaires, sont beaucoup moins marquées (Fig. 3). Elles concernent principalement la présence (*A. lapparenti*) ou l'absence fréquente (*A. fuscus*) du paraconide, ainsi que l'inclinaison du trigonide (faible à forte sur *A. lapparenti* et très forte sur *A. fuscus*).

Sur les M3/, les différences sont légèrement plus importantes que sur les M1/ et M2/ (Fig. 3). Elles concernent la pente antérieure du métaconide (de faible à forte sur *A. lapparenti* et très forte sur *A. fuscus*), l'inclinaison du trigonide (plus forte sur *A. fuscus* par rapport à *A. lapparenti*) et la présence (*A. lapparenti*) ou l'absence (*A. fuscus*) de ridulation dans le bassin du talonide. Il est à noter que les différences morphologi-

ques sont beaucoup plus marquées sur les catégories dentaires qui se différencient le plus par la taille.

3.2. Dents supérieures

3.2.1. Analyse biométrique

Parmi les P4/, deux spécimens semblent légèrement se distinguer des autres, mais la différence de taille est vraiment très faible (Fig. 2). Toutefois, l'étude morphologique (voir § 3.2.2) confirme l'hypothèse de deux groupements. Le groupe des M1–2/ est de taille extrêmement variable, puisque la taille du plus grand spécimen est pratiquement le double de celle du plus petit spécimen (Fig. 2). Ces variations biométriques très importantes se reflètent dans les CV (valeurs situées entre 11,8 et 12,9). De telles variations impliquent la présence de deux espèces [6]. Même si cet ensemble est hétérogène (M1/ et M2/), la différence de taille

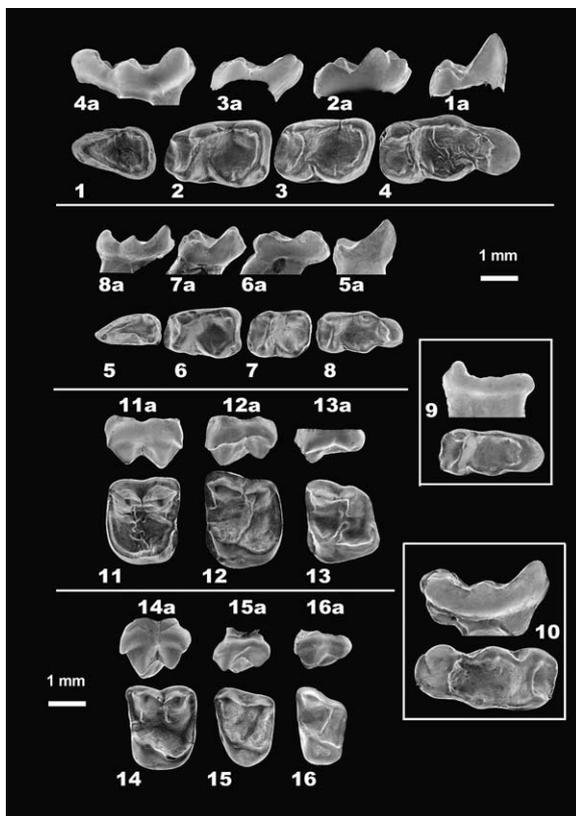


Fig. 3. Vues occlusales (1 à 4) et vues linguales (1a à 4a) des dents jugales inférieures d'*Arcius lapparenti*. 1 et 1a : P/4, CB1570 ; 2 et 2a : M/1, CB1514 ; 3 et 3a : M/2, CB1889-L ; 4 et 4a : M/3, CB1891-L. Vues occlusales (5 à 8) et vues linguales (5a à 8a) des dents jugales inférieures d'*Arcius fuscus*. 5 et 5a : P/4, CB3125 ; 6 et 6a : M/1, CB90 ; 7 et 7a : M/2, CB89 ; 8 et 8a : M/3, CB2793. Vues occlusales (11 à 13) et vues labiales (11a à 13a) des dents jugales supérieures d'*Arcius lapparenti*. 11 et 11a : P/4, CB4813 ; 12 et 12a : M1–2/, CB4818 ; 13 et 13a : M3/, CB1431. Vues occlusales (14 à 16) et vues labiales (14a à 16a) des dents jugales supérieures d'*Arcius fuscus*. 14 et 14a : P/4, CB2891 ; 15 et 15a : M1–2/, CB4167 ; 16 et 16a : M3/, CB3581. 9 : Vue occlusale et linguale de MU6507, spécimen type d'*Arcius fuscus* (Mutigny). 10 : Vue occlusale et linguale de AV5849, spécimen type d'*A. lapparenti* (Avenay). La barre d'échelle correspond à 1 mm. Échelle identique pour toute la figure.

Fig. 3. Occlusal views (1 to 4) and lingual views (1a to 4a) of the lower cheek teeth of *Arcius lapparenti*. 1, 1a: P/4, CB1570; 2, 2a: M/1, CB1514; 3, 3a: M/2, CB1889-L; 4, 4a: M/3, CB1891-L. Occlusal views (5 to 8) and lingual views (5a to 8a) of the lower cheek teeth of *Arcius fuscus*. 5, 5a: P/4, CB3125; 6, 6a: M/1, CB90; 7, 7a: M/2, CB89; 8, 8a: M/3, CB2793. Occlusal views (11 to 13) and labial views (11a to 13a) of the upper cheek teeth of *Arcius lapparenti*. 11, 11a: P/4, CB4813; 12, 12a: M1–2/, CB4818; 13, 13a: M3/, CB1431. Occlusal views (14 to 16) and labial views (14a to 16a) of the upper cheek teeth of *Arcius fuscus*. 14, 14a: P/4, CB2891; 15, 15a: M1–2/, CB4167; 16, 16a: M3/, CB3581. 9: Occlusal and lingual view of MU6507, type-specimen of *Arcius fuscus* (Mutigny). 10: Occlusal and lingual view of AV5849, type-specimen of *A. lapparenti* (Avenay). Scale bar = 1mm.

entre les M1/ et les M2/ ne suffirait pas à expliquer la valeur du CV (Fig. 2) : l'hypothèse de la présence de deux espèces, dont les distributions de taille se chevauchent, est fortement soutenue. Les M3/ sont la seule catégorie dentaire pour laquelle il existe une différence de taille importante entre deux groupes : le premier contient des spécimens de grande taille, leurs CV ne sont pas très élevés (Fig. 2) ; le second groupe est formé d'un seul spécimen, de taille plus petite. La

différence de taille est plus forte qu'entre les autres groupes de dents supérieures, mais plus faible qu'entre ceux de dents inférieures.

3.2.2. Analyse morphologique

L'étude de la morphologie est plus difficile sur les dents supérieures que sur les inférieures. Mais lorsque des groupements par la taille sont possibles, ils se distinguent aussi par leur morphologie. À nouveau, la

grande espèce est attribuée à *Arcius lapparenti*, et la petite espèce à *A. fuscus*.

Les deux espèces semblent se distinguer sur les P4/. *A. lapparenti* présente en effet une forme occlusale plus carrée et une postprotocrista souvent discontinue. *A. fuscus*, au contraire, se caractérise par une forme occlusale légèrement plus rectangulaire et ne possède aucune crête séparant le bassin du trigone du bassin du talon (Fig. 3).

Les variations morphologiques observées sur les M1–2/ sont très importantes (Fig. 3) : si elles résultent en partie du fait que le groupe englobe deux catégories de molaires différentes, cela ne peut pas complètement expliquer une si grande variabilité. L'hypothèse de la présence de deux espèces au sein de cet assemblage est à nouveau fortement soutenue. Un gradient morphologique est visible sur l'ensemble des spécimens de M1–2/. Certains spécimens ont une forme occlusale très rectangulaire, un bassin du talonide ne montrant aucune expansion postéro-linguale, un précingulum absent, un bord lingual très convexe et un ectocingulum sur le bord labial formé par un simple bourrelet. À l'opposé de cette morphologie se trouvent des spécimens ayant une forme occlusale plus carrée, un bassin du talon plus développé dans le coin postéro-lingual, un précingulum majoritairement présent, mais d'importance variable, un bord lingual de forme très variable (de convexe à pratiquement rectiligne) et un ectocingulum bien plus marqué, le plus souvent présent sous forme d'un replat. Mais il existe des spécimens ayant une morphologie intermédiaire à ces deux groupes. Les analyses montrent un lien entre le gradient de morphologie et le gradient de taille. La première morphologie décrite correspond aux spécimens de petite taille (*A. fuscus*) et la seconde morphologie aux spécimens plus grands (*A. lapparenti*).

La distinction morphologique la plus importante concerne les M3/. Chez *A. lapparenti*, le contour occlusal est très carré et le bassin du talon est très souvent étendu postérieurement, tandis que chez *A. fuscus* ; au contraire, les M3/ ont un contour occlusal très rectangulaire et sans extension postérieure du talon.

4. Discussion et conclusion

Les différences morphologiques et métriques observées sur les spécimens de Condé peuvent résulter : (1)

d'une hétérogénéité géographique ou temporelle de l'échantillon, mais cela ne peut pas être le cas, puisque tous les spécimens proviennent d'une seule couche d'une localité ; (2) d'un dimorphisme sexuel, mais cela n'est pas envisageable, en raison de la petite taille des Paromomyidés (le genre *Arcius*, d'après la taille de ces molaires, ne devait peser qu'une centaine de grammes [5] et la règle de Rensch indique une corrélation positive entre le dimorphisme et la taille de nombreux d'animaux [11]) ; (3) d'un échantillon polyspécifique et donc d'espèces co-occurentes. Cette dernière solution semble la meilleure explication : les deux groupes de spécimens représentent bien deux espèces. Pour les nommer, l'étude des spécimens types a été nécessaire.

Le spécimen type d'*A. fuscus* (MU6507, Mutigny), est de petite taille ; il présente une absence de ridulation du talonide, un métaconide de pente antérieure très forte et un trigonide de pente forte (Figs. 1 et 3). Ces caractéristiques correspondent à ceux de la petite espèce de Condé. Le spécimen type d'*A. lapparenti* (AV5849, Avenay), est de grande taille ; il possède une pente du trigonide faible, une pente antérieure du métaconide forte et une absence de ridulation du talonide (Figs. 1 et 3). Tous ces caractères correspondent à ceux de la grande espèce de Condé, à l'exception de l'absence de ridulation. Mais d'autres M3/ de grande taille provenant d'Avenay possèdent une ridulation du talonide. Ce caractère est ici interprété comme une variation intraspécifique. *Arcius fuscus* et *A. lapparenti* sont donc conjointement présents à Condé. Une étude des variations morphologiques et biométriques des spécimens d'Avenay et de Mutigny (localités types) est nécessaire avant de proposer de nouvelles diagnoses (Aumont, en préparation), ces derniers spécimens montrant des variations dans la fréquence d'apparition des caractères par rapport à Condé.

L'association d'*A. fuscus* et d'*A. lapparenti*, très proche morphologiquement (bien que la distance morphologique et biométrique entre les espèces soit fonction du rang dentaire) révèle leur mode de spéciation. Elle exclut toute interprétation anagenétique, mais l'hypothèse d'une cladogenèse est à envisager.

Références

- [1] A. Aumont, Paromomyidae (Plesiadapiformes) from Condé-en-Brie (Aisne, France), *Folia Primatol.* 71 (2000) 251.

- [2] K.C. Beard, Gliding behaviour and palaeoecology of the alleged primates family Paromomyidae (Mammalia, Dermoptera), *Nature* 345 (1990) 340–341.
- [3] J.I. Bloch, M.T. Silcox, New ear region of *Ignacius graybullianus*, *Am. J. Phys. Anthropol.* 30 (suppl.) (2000) 108.
- [4] T.M. Bown, K.D. Rose, New Early Tertiary primates and a reappraisal of some Plesiadapiformes, *Folia Primatol.* 26 (1976) 109–138.
- [5] J.G. Fleagle, *Primates adaptation and evolution*, Academic Press, San Diego, 1999.
- [6] P.D. Gingerich, Size variability of the teeth in living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species, *J. Paleontol.* 48 (1974) 895–903.
- [7] M. Godinot, Un nouveau genre de Paromomyidae (Primates) de l'Éocène inférieur d'Europe, *Folia Primatol.* 43 (1984) 84–96.
- [8] G.F. Gunnell, Evolutionary history of Microsyopoidea (Mammalia, ?Primates) and the relationship between Plesiadapiformes and Primates, *Univ. Michigan Pap. Paleontol.* 27 (1989) 1–157.
- [9] K.D. Krause, Were paromomyids gliders? Maybe, maybe not, *J. Hum. Evol.* 21 (1991) 177–188.
- [10] P. Louis, Note sur un nouveau gisement situé à Condé-en-Brie (Aisne) et renfermant des restes de mammifères de l'Éocène inférieur, *Ann. Sci. Univ. Reims ARERS* 4 (3) (1966) 108–118.
- [11] B. Resch, Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergröße, *Bonn. Zool. Beitr.* 1 (1950) 58–69.
- [12] K.D. Rose, The earliest Primates, *Evol. Anthropol.* 3 (1995) 159–173.
- [13] D.E. Russell, N. Bonde, E. Boné, et al., Tetrapods of the Northwest Europe Tertiary Basin, *Geol. Jahrb. A* (60) (1982) 5–74.
- [14] D.E. Russell, P. Louis, D.E. Savage, Primates of the French Early Eocene, *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 73 (1967) 1–52.
- [15] E.L. Simons, *Primate evolution, an introduction to man's place in nature*, The Mac Millan Company, New York, 1972.
- [16] R.R. Sokal, C.A. Braumann, Significance tests for coefficients of variation and variability profiles, *Syst. Zool.* 29 (1980) 50–66.
- [17] F.S. Szalay, E. Delson, *Evolutionary History of the Primates*, Academic Press, New York, 1979.