

Paléontologie humaine et préhistoire

Une nouvelle espèce de lémurien géant subfossile du Nord-Ouest de Madagascar (*Palaeopropithecus kelyus*, Primates)

Dominique Gommery^{a,*}, Beby Ramanivosoa^b, Sabine Tombomiadana-Raveloson^b,
Hervé Randrianantenaina^b, Patrice Kerloc'h^b

^a UPR 2147, CNRS, 44, rue de l'Amiral-Mouchez, 75014 Paris, France

^b Mozea Akiba, UFR sciences, université de Mahajanga, BP 339, Mahajanga, 401, Madagascar

Reçu le 8 janvier 2009 ; accepté après révision le 23 février 2009

Disponible sur Internet le 11 avril 2009

Présenté par Yves Coppens

Résumé

Depuis plus de 20 ans, une espèce de petite taille de *Palaeopropithecus* est soupçonnée d'exister dans le Nord-Ouest de Madagascar. Les nouvelles découvertes des sites de Belobaka et d'Ambongonambakoa dans des brèches permettent de décrire les caractères dentaires de cette nouvelle espèce, comme la présence d'une *crista obliqua*, d'un parastyle et d'un mésostyle très développés. Cette morphologie rappelle celle du genre *Propithecus*. Ce petit *Palaeopropithecus* pouvait probablement mastiquer une alimentation un peu plus coriace que celle des deux espèces plus grandes. L'édification de cette nouvelle espèce survient 100 ans après les deux existantes et suggère une plus grande diversité des *Palaeopropithecus*, des lémuriens éteints de grande taille et se déplaçant suspendus à la manière des paresseux. **Pour citer cet article : D. Gommery et al., C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2009 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

A new species of giant subfossil lemur from the North-West of Madagascar (*Palaeopropithecus kelyus*, Primates). For more than 20 years, a species of *Palaeopropithecus* has been suspected in the North-West of Madagascar. New discoveries in breccia from the sites of Belobaka and Ambongonambakoa permit us to describe the dental morphology of a new species, with a very developed parastyle and a mesostyle. This morphology is close to that which is found in the genus *Propithecus*. This small sized *Palaeopropithecus* could probably chew little bits of harder food than the two larger species. The description of this new species occurs 100 years after the other two, and suggests a greater diversity of *Palaeopropithecus*, extinct lemurs of large size and moving in a suspended manner like the South-American sloth. **To cite this article: D. Gommery et al., C. R. Palevol 8 (2009).**

© 2009 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Mots clés : Madagascar ; Subfossile ; Lémurien ; *Palaeopropithecus* ; Karst

Keywords: Madagascar; Subfossil; Lemurs; *Palaeopropithecus*; Karst

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : dominique.gommery@evolhum.cnrs.fr (D. Gommery).

Abridged English version

Introduction

In Madagascar, lemur subfossils are known essentially in the south and centre of the country. The North-West, corresponding to the Province of Mahajanga, has yielded until recently only four sites: Anavilava, Amparihingidro, Anjohibe and Anjohikely [2–4,7,8,14,19,20,23,25]. Since 1997, Franco-Malagasy researchers have discovered new sites in this area; some have been published [10–12] and others are under study.

Since 2003, the MAPPM project («*Mission archéologique et paléontologique dans la province de Mahajanga*») prospected the area near the village of Belobaka close to the city of Mahajanga. In 1918, Kaudern [17] cited fieldwork between 1911 and 1912 in this area, including the discovery of an extinct lemur, probably *Pachylemur insignis*. The MAPPM project has discovered some sites with fossiliferous breccia notably BEL XIX which yielded a maxilla of *Palaeopropithecus*. The first species of this genus was established in 1898 by G. Grandidier [15], a mandible of *P. ingens* was discovered at Belo-sur-mer (South-West of Madagascar). Another fossil was previously discovered, in 1868 at Ambolisatra by A. Grandidier, father of G. Grandidier. This fossil was a distal end of humerus attributed to *Thaumastolemur grandidieri* by H. Filhol in 1895 [5]. More than ninety years later, M. Vuillaume-Radriamanantena [30] showed that *P. ingens* was synonymous with *T. grandidieri*. The latter had taxonomic priority but the zoological commission of nomenclature chose the first nomen [29]. The second species, *P. maximus*, was defined in 1903 by Standing [26] from fossils from the site of Ampasambazimba.

These two species of *Palaeopropithecus* are large. *P. ingens*, relatively smaller than *P. maximus*, is found only in the South of Madagascar. *P. maximus* existed mainly in the central region of the country, but since 1980, the research in the North-West and the North of Madagascar show that its area of distribution was much greater [7,8,13]. A third (smaller) species seems to have existed in the North-West of Madagascar but it has not been described for more than two decades [1,9,13,16,18]. The new specimens of Belobaka and Ambongonambakoa could belong to the new species.

Materials and method

The new material was discovered in breccia found against a large block of limestone of the Eocene (locus XIX in Belobaka and in isolated blocks from loci P

and R corresponding to an eroded filling from the site of Ambongonambakoa. The fossil was prepared in dilute acetic acid (5%). The material is curated in Mozea Akiba in the Faculty of Science at the University of Mahajanga (Madagascar). The superior teeth are indicated by capital letters (P for the premolars and M for the molars) whereas the inferior are noted in small letters (m for molars). The anatomical nomenclature to define the cusps is based on the work of Swindler [27] and Szalay and Delson [28]. Dimensions of the teeth are given in millimetres and are adapted from Freedman [6], in particular for the mesial (lm) and distal (ld) widths of the molars.

Systematics

Order Primates Linnaeus, 1758

Sub-Order Strepsirrhini E. Geoffroy, 1812

Infra-Order Lemuriformes Gregory, 1915

Super-Family Lemuroidea Mivart, 1864

Family Indriidae Burnet, 1828

Sub-Family Palaeopropithecinae Tattersall, 1973

Genus *Palaeopropithecus* G. Grandidier, 1899

Species *Palaeopropithecus kelyus* sp. nov.

(Figs. 2–4, Tables 1 and 2)

Holotype: BEL XIX 1'07, right half maxilla with P4-M2 coming from the locus XIX at Belobaka (Figs. 2 and 3, Table 1).

Paratypes: BGK-R 1'07 (Fig. 4, Table 2), right m1 from the locus R at Ambongonambakoa & BGK-P 1'06 (Table 2), right m1 from the locus P at Ambongonambakoa.

Diagnosis: P4, M1, M2 and m1 are small for the genus. P4 with a robust disto-lingual cingulum which delimit a deep trigon basin. M1 and M2 have a robust protocone, an hypocone which is a cuspid well defined, a developed *crista obliqua* (more on the M1 where it forms a beginning of a lophe), a very small and deep trigon basin, the valley of the talon is deep and tilted distally, a mesostyle particularly developed, two vestibular cingulum very projecting, a developed parastyle and a well defined metastyle, m1 present a high crown, the protoconid and the hypoconid with an acute vestibular outline in occlusal view, a bulge of the vestibular base but no cingulum, a high crest connecting the entoconid and the metaconid, deep trigonid and talonid basins.

Derivatio nominis: The name of species is derived from “kely” who means small in the modern Malagasy language.

Type locality: locus XIX at Belobaka (Fig. 1) located at 10 km of the city of Mahajanga (Region of Boeny, Province of Mahajanga, Madagascar).

Age: Quaternary and more probably Upper Pleistocene and Holocene.

Discussion

For more than two decades, a third species of a small sized *Palaeopropithecus* has been thought to have existed in the areas of Amparigihindro and Anjohibe (Province of Mahajanga, the North-West of Madagascar) but it is not described [1,9,13,16,18]. The only character quoted in the literature, except the small size, is a hypocone which forms a small distinct cusp whereas in the two other species it is confused with the vestibular edge (or crest) formed with the protocone [27] on M1 and M2. This character is found on *P. kelyus*. The remains found at Amparigihindro, Anjohibe, Belobaka and Ambongonambakoa could belong to the same species. They come from different substrates (breccia at Belobaka and Ambongonambakoa, in a basin at Anjohibe and in a swamp at Amparigihindro) with probably different ages [3]. The subfossils coming from the breccia could have an older age.

Studies of the teeth of the specimens from the oldest discoveries suggest that this small species of *Palaeopropithecus* from the North-West of Madagascar consumed relatively harder food [9]. The two other species are folivorous-frugivorous and occasionally seed predators. This seems to correspond with the morphology observed on the superior molars of *P. kelyus*. Indeed, M1 and M2 show very developed parastyles and mesostyles associated with two vestibular cingulums which are clearly differentiated. A metastyle is recognisable and the protocone is robust. The most important feature is a strong but low *crista obliqua*. The M1 and M2 of *P. kelyus* show morphological similarities with *Propithecus* but the general morphology looks like more the two other species of *Palaeopropithecus*. Swindler [27] noted that the *crista obliqua* is particularly developed in *Propithecus*, less so in *Avahi*, and absent in *Indri*. This crest is present in certain Cebidae and is variably developed in Hominoidea. Functionally, the *crista obliqua* which forms almost a low “loph” occludes between the hypoconid of one lower tooth and the protoconid of the tooth immediately distal so it fills in the area between the two adjacent lower teeth. These features were associated with the chewing of a bolus of food. It seems that the food of these small species was a little bit harder than that of the two other species. For the moment it is impossible to suggest if the environments were different for this small species.

Conclusion

A 100 years after the first description of the genus of *Palaeopropithecus*, the diversity of this group is not

completely known but it is interesting for two principal reasons. Firstly, the remains of this genus discovered at Ankilitelo in the South-West of Madagascar [7,8,24] represent the last of the giant lemurs which became extinct 510 ± 80 years BP. Secondly, butchery marks have been found on long bones of *P. ingens* at Taolambiby (south-western region) dated to 417 to 257 BC [3,21,22]. This date proves that the arrival of man at Madagascar is older than previously thought. The sites of Amparigihindro, Anjohibe, Belobaka and Ambongonambakoa (Fig. 1) are located between two large bays (Bombetoka and Mahajamba) and two large rivers (Betsiboka and Mahajamba), therefore in a very particular area of the north-western regions of Madagascar [12]. These rivers and bays could have been an ecological barrier. This would explain why *P. maximus* is not present at these sites but does occur further north. For the moment, it is impossible to compare the material discovered at Belobaka and Ambongonambakoa with that from Anjohibe and Amparigihindro. Future research will be necessary to determine if they belong to the same species.

1. Introduction

À Madagascar, les subfossiles sont connus essentiellement dans le Sud et le centre du pays. Le Nord-Ouest, correspondant à la province de Mahajanga, ne présentait jusqu'à récemment que quatre sites : Anavilava, Amparigihindro, Anjohibe et Anjohikely [2–4,7,8,14,19,20,23,25]. Depuis 1997, les recherches franco-malgaches dans cette zone géographique ont permis la découverte de nouveaux gisements dont certains ont déjà fait l'objet de publications [10–12] et d'autres sont en cours d'étude.

Depuis 2003, la MAPP (« Mission archéologique et paléontologique dans la province de Mahajanga ») prospecte une zone comprenant les carrières (exploitées pour obtenir des matériaux de construction comme des moellons ou des gravats) et les cinq grottes classées monuments nationaux malgaches de la commune de Belobaka (Fig. 1). Cette dernière est située à environ 10 km de la ville de Mahajanga sur la route menant à Antananarivo. La publication de Kaudern de 1918 [17] fait allusion à des recherches dans cette zone entre 1911 et 1912 qui ont permis la découverte de restes d'un lémurien éteint probablement attribuable à *Pachylemur insignis*. La MAPP y a découvert plusieurs affleurements de brèches fossilifères dont BEL XIX qui a livré un fragment de maxillaire qui se rapporte au genre *Palaeopropithecus*. Ce dernier a été édifié à partir d'un fragment de mandibule attribué à *P. ingens* et découvert

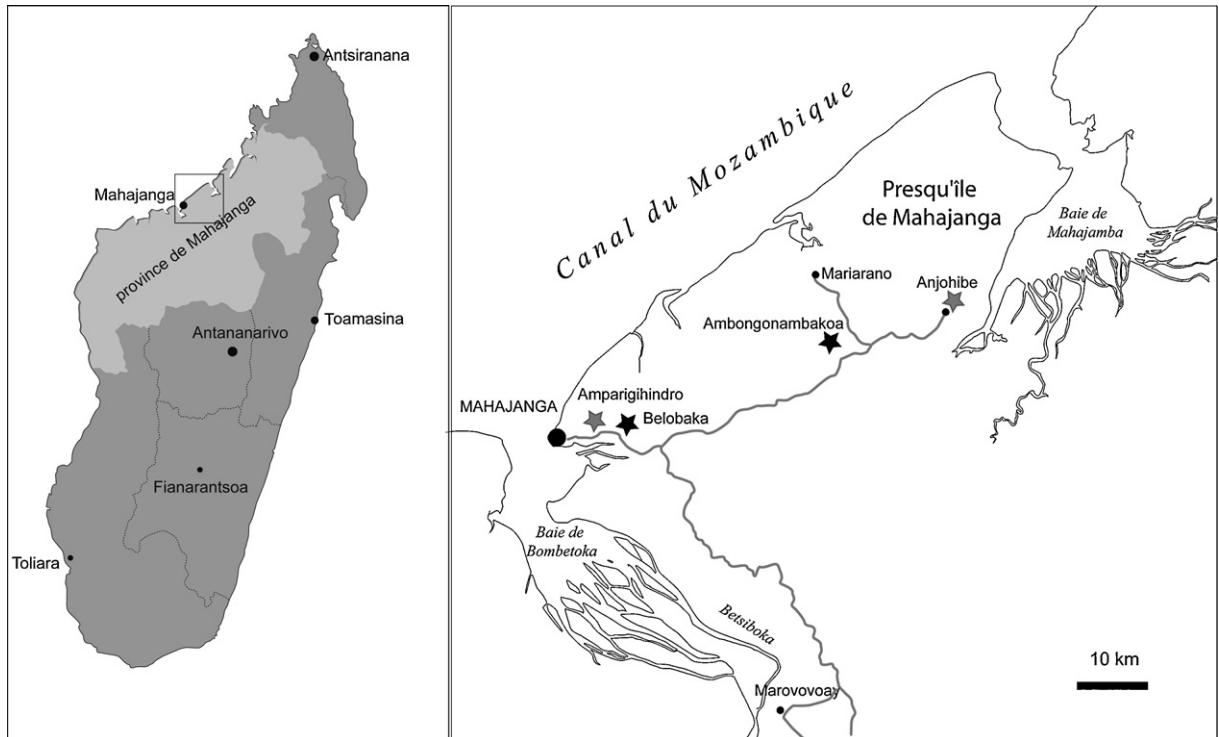


Fig. 1. Localisation des sites dans la province de Mahajanga.

Fig. 1. Localisation of sites in Mahajanga Province.

à Belo-sur-mer (Sud-Ouest de Madagascar) en 1898 par l'un des pionniers des recherches concernant les subfossiles malgaches, G. Grandidier [15]. Néanmoins, un autre fossile a été découvert antérieurement en 1868 à Ambolisatra par A. Grandidier, père de G. Grandidier. Il s'agit d'une extrémité distale d'humérus qui a été rapportée à *Thaumastolemur grandidieri* par H. Filhol en 1895 [5]. Plus de 90 ans plus tard, M. Vuillaume-Radriamanantena [30] a montré que *P. ingens* était synonyme de *T. grandidieri*. Ce dernier avait donc une priorité taxonomique mais la commission de nomenclature zoologique a opté pour la conservation du premier [29]. La deuxième espèce, *P. maximus*, a été définie en 1903 par Standing [26] à partir de restes provenant du célèbre gisement d'Ampasambazimba.

Ces deux espèces du genre *Palaeopropithecus* sont de grande taille. *P. ingens*, relativement plus petit que *P. maximus*, n'est trouvé que dans des sites du Sud de Madagascar. *P. maximus* se rencontrait principalement dans les sites du centre du pays mais, depuis les années 1980, les recherches menées dans le Nord-Ouest et le Nord de Madagascar montrent que son aire de répartition était plus vaste [7,8,12]. Il semble exister une troisième espèce beaucoup plus petite dans le Nord-Ouest de Madagascar mais celle-ci reste non décrite

depuis plus de deux décennies [1,9,13,16,18]. Les nouveaux spécimens de Belobaka et d'Ambongonambakoa pourraient appartenir à cette dernière.

2. Matériels et méthode

Le nouveau matériel a été découvert dans de la brèche plaquée contre un grand bloc effondré de calcaire de l'Éocène, dans le locus XIX de la carrière de Belobaka et dans des blocs de brèche isolés provenant des locus P et R correspondant à des remplissages érodés du site d'Ambongonambakoa. Le dégagement des pièces fossiles a été effectué par une attaque à l'acide acétique dilué à 5%. L'ensemble du matériel est déposé au Mozea Akiba de la faculté des sciences à l'université de Mahajanga (Madagascar). Les dents de la rangée supérieure sont indiquées par des lettres capitales (P pour les prémolaires et M pour les molaires), alors que celles de la rangée inférieure sont notées en minuscules (m pour les molaires). La nomenclature dentaire est issue de Swindler [27] et de Szalay et Delson [28]. Les dimensions des dents sont données en millimètres et ont été adaptées de Freedman [6], en particulier pour les largeurs mésiales (lm) et distales (ld) des molaires.

La principale différence concernant les nouveaux spécimens est la taille plus petite des dents. Nous avons donc effectué des mesures comparatives avec des spécimens des collections du département de paléontologie et d'anthropologie biologique de la faculté des sciences de l'université d'Antananarivo (Madagascar). La plupart des subfossiles étudiés proviennent des anciennes collections de l'Académie malgache et donc de vieilles fouilles. De ce fait, il existe le plus souvent une double numérotation des pièces : le préfixe UA désigne l'inventaire réalisé par l'université d'Antananarivo et le préfixe AM correspond à l'ancien inventaire de l'Académie malgache. Les restes postcrâniens sont beaucoup plus nombreux et mieux préservés que ne le sont les restes craniodentaires. Seul a été retenu le matériel comportant plusieurs dents. C'est, par exemple, le cas des maxillaires afin d'obtenir la longueur du segment dentaire P4-M2.

Ces collections historiques présentent deux problèmes majeurs. D'une part, la localisation d'un bon nombre de spécimens est inconnue [7] et ceci, malgré une recherche dans les archives des collections avec l'aide de H. Andriamanany nouvellement en charge de ces dernières. D'autre part, les deux espèces connues sont différentes par la taille du crâne et ont des dentures morphologiquement semblables. L'attribution systématique de la plupart des restes craniodentaires est basée sur la répartition géographique. *P. maximus* était présent seulement dans le site d'Ampasambazimba (Centre de Madagascar). La plus petite espèce anciennement décrite, *P. ingens*, est trouvée dans les sites du Sud de Madagascar comme Betsioky, Ankazoabo-grotte et Beavoha. Dans l'avenir, il sera nécessaire de reprendre l'étude de ces restes craniodentaires pour redéfinir les espèces. Nous avons utilisé les restes de provenances inconnues, pour comparaison. Ils appartiennent à l'une ou l'autre espèce puisqu'ils présentent les mêmes caractéristiques dentaires. Ils serviront à augmenter notre échantillon pour mettre en évidence les différences de taille et de morphologie avec la nouvelle espèce.

Nous n'avons pas eu accès ou localisé les restes de paléopropithecques provenant des anciennes fouilles d'Amparahigindro et d'Anjohibe [1,7,9,13,16,18].

Liste du matériel de comparaison :

– crânes ou maxillaires.

UA 5442 (provenance inconnue, maxillaire conservé et le reste du crâne a été reconstitué, *P. sp.*), **UA 5443** (provenance inconnue, crâne, probablement *P. ingens*), **UA 5447** (site d'Ampasambazimba, crâne, porte l'indication *P. maximus*), **UA 5449** (site de Betsioky, crâne, probablement *P. ingens*),

UA 5451 (provenance inconnue, crâne, *P. sp.*), **UA 5452** (site d'Ampasambazimba, crâne, probablement *P. maximus*), **UA 5453** (provenance inconnue, hémimaxillaire droit conservé et le reste du crâne a été reconstitué, *P. sp.*) ;

– mandibules ou héli-mandibules.

UA 4440 (= AM 6189, site d'Ampasambazimba, héli-mandibule droite, probablement *P. maximus*), **UA 4470** (= AM 6196, site d'Ampasambazimba, héli-mandibule droite, probablement *P. maximus*), **UA 4475** (= AM 6186), site de Beavoha (fouille de 1936), héli-mandibule droite, probablement *P. ingens*), **UA 4477** (= AM 6185, site de Beavoha (fouille de 1936), héli-mandibule droite, probablement *P. ingens*), **UA 4487** (= AM 6156, site d'Ankazoabo-grotte, mandibule complète, probablement *P. ingens*).

3. Systématique

Ordre Primates Linnaeus, 1758

Sous-Ordre Strepsirrhini E. Geoffroy, 1812

Infra-Ordre Lemuriformes Gregory, 1915

Super-Famille Lemuroidea Mivart, 1864

Famille Indriidae Burnet, 1828

Sous-Famille Palaeopropithecinae Tattersall, 1973

Genre Palaeopropithecus G. Grandidier, 1899

Espèce Palaeopropithecus kelyus sp. nov.

(Fig. 2–4, Tableaux 1 et 2)

Holotype : BEL XIX 1'07, héli-maxillaire droit avec P4-M2 provenant du locus XIX dans le gisement de Belobaka. (Fig. 2 et 3, Tableau 1).

Paratypes : BGK-R 1'07 (Fig. 4, Tableau 2), m1 droite du locus R dans le gisement d'Ambongonambakoa & BGK-P 1'06 (Tableau 2), m1 droite du locus P dans le gisement d'Ambongonambakoa.

Diagnose : P4, M1, M2 et m1 sont petites pour le genre. P4 avec un robuste cingulum disto-lingual délimitant un profond bassin du trigone, M1 et M2 ont un protocône très robuste, un hypocône qui est une cuspidé bien définie, une *crista obliqua* développée (plus sur M1 où elle forme un début de lophe), un bassin du trigone très petit et très profond, la vallée du talon relativement profonde et inclinée distalement, un mésostyle particulièrement développé, deux cingulum vestibulaires très saillants, un parastyle développé et un métastyle bien défini, m1 présente une couronne haute, le protoconide et l'hypoconide présentent un contour vestibulaire aigu en vue occlusale, un renflement de la base vestibulaire mais pas de cingulum, une haute crête reliant l'entoconide et le métaconide, les bassins du trigonide et du talonide profonds.

Tableau 1
Dimensions des P4, M1 et M2 dans le genre *Palaeopropithecus*.
Table 1
Dimensions of P4, M1 and M2 in the genus *Palaeopropithecus*.

	BEL XIX 1'07	UA 5442 D	UA 5442 G	UA 5443 D	UA 5443 G	UA 5447 D	UA 5447 G	UA 5449 D	UA 5451 D	UA 5451 G	UA 5452 D	UA 5453 D
P4 I	9,3	12,3	12,5	–	11,4	12,4	12,6	12,3	12,5	12,6	11,8	11,0
P4 L	12,1	15,0	15,0	–	14,3	13,9	14,0	16,1	14,1 ^a	15,6	14,2	14,7
M1 Im	12,1	14,4	13,9	12,6	12,5	14,5	14,2	–	14,2	14,6	13,8	–
M1 Id	11,9	13,9	12,6	12,4	11,9	14,0	13,9	13,9	14,0	13,5	13,3	13,2
M1 L	14,2	17,6	17,9	16,2	16,5	17,5	17,5	–	18,3	18,4	17,9	16,1
M2 Im	11,6	14,5	14,3	13,4	13,7	14,6	14,2	14,3	–	–	13,5	14,0
M2 Id	10,6	13,0	12,9	11,6	11,6	12,4	12,3	12,4	–	–	12,3	12,2
M2 L	14,1	17,3	17,6	16,3	16,6	15,6	15,7	16,7	–	–	16,5	15,7
L P4-M2	41,0	50,0	50,0	–	46,8	48,8	49,0	48,8	50,5	51,6	49,1	47,5

^a Dimension sous-estimée car dent endommagée/Dimension under-estimated because the tooth is damaged.

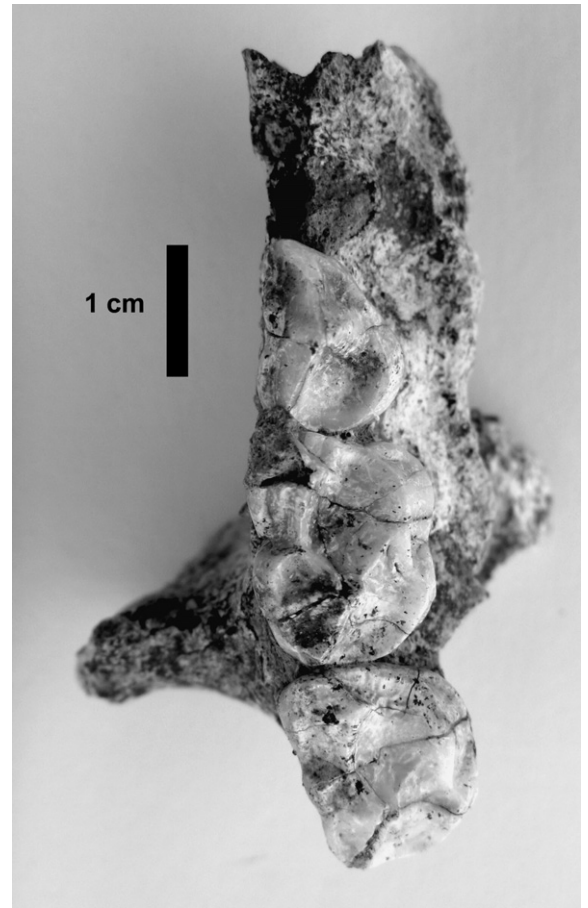


Fig. 2. Holotype de *Palaeopropithecus kelyus* en vue occlusale (BEL XIX 1'07).

Fig. 2. Type specimen of *Palaeopropithecus kelyus*, occlusal view (BEL XIX 1'07).

Derivatio nominis : Le nom d'espèce est dérivé de « kely » qui signifie petit dans la langue malgache moderne.

Localité type : locus XIX du gisement de Belobaka (Fig. 1) à une dizaine de kilomètres de la ville de Mahajanga (région du Boeny, province de Mahajanga, Madagascar).

Âge : Quaternaire et plus probablement Pléistocène supérieur et Holocène.

Description : L'holotype, BEL XIX 1'07 (Fig. 2 et 3), est représenté par un héli-maxillaire droit comportant trois dents (P4, M1 et M2) de tailles plus réduites que chez les deux espèces connues (Tableau 1). En vue latérale droite, la base de l'arcade zygomatique est conservée et se localise entre la M1 et la M2. Ceci suggère probablement un museau plus court que chez les deux autres espèces puisque la base de l'arcade zygomatique est située au niveau de la M2 chez ces dernières. La loge

Tableau 2

Dimensions des m1 dans le genre *Palaeopropithecus*.

Table 2

Dimensions of the m1 in the genus *Palaeopropithecus*.

	BGK-P 1'06	BGK-R 1'07	UA 4440 D	UA 4470 D	UA 4475 D	UA 4477 D	UA 4487 D	UA 4487 G
m1 lm	7,8	7,6	8,5	8,9	9,7	9,8	9,6	9,4
m1 ld	8,4 ^a	8,7	10,2	10,3	10,6	11,0	10,7	10,6
m1 L	14,9 ^a	15,8	16,5	17,3	18,8	17,4	17,6	17,6

^a Dimension sous-estimée car dent endommagée/Dimension under-estimated because the tooth is damaged.

de la canine est de grande taille et courbée vers l'arrière, mais moins que chez les autres paléopropithèques. La canine semble implantée plus verticalement pour ce spécimen. Les foramen infra-orbitaux, obstrués partiellement de brèche, se placent au-dessus de l'emplacement des racines de la P3 et de la P4 comme chez les autres paléopropithèques.

En vue occlusale, la partie restante du palais montre qu'il est assez plat. Les dents sont légèrement surélevées

par rapport au plafond du palais. Antérieurement aux dents jugales, une partie de la loge de la racine de la canine et les deux loges correspondantes aux racines de la P3 sont conservées. La loge de la racine mésiale de la P3 est en partie obstruée par de la brèche. L'espacement réduit entre les racines semble démontrer un plus faible allongement mésio-distal de la P3 par rapport à la P4. La morphologie des dents, bien que similaires aux autres espèces, présente quelques différences.

La P4 est complète, monocuspide et très large vestibulolingualement (Tableau 2), comme pour tous les paléopropithèques, mais sa morphologie est différente des Indriidae actuels [27]. Le cingulum lingual est plus développé que chez les deux autres espèces. Le bassin du trigone est petit et profond. Le bord tranchant vestibulaire présente une nette usure régulière sur tout son long.

Les deux molaires supérieures présentent quatre cuspidés (paracône, métacône, protocône et hypocône). Elles sont sélénodontes avec des crêtes basses comme chez tous les paléopropithèques et sont en assez bon état. La M1 est pratiquement complète, il ne lui manque qu'un fragment de la couronne dans sa partie

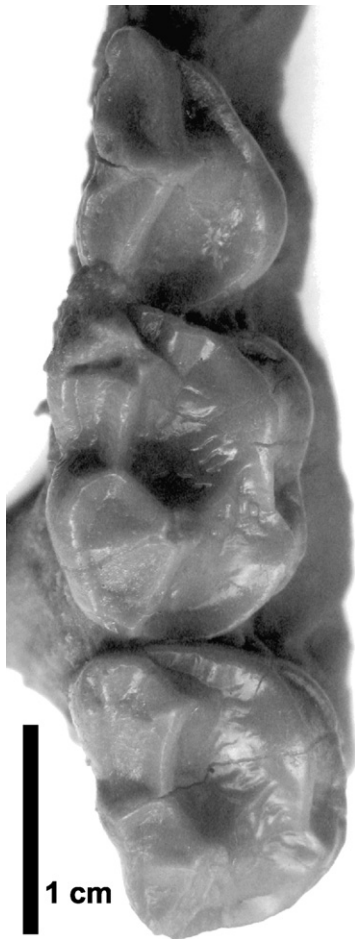


Fig. 3. Moulage des dents de BEL XIX 1'07 en vue occlusale.
Fig. 3. Cast of BEL XIX 1'07 teeth, occlusal view.

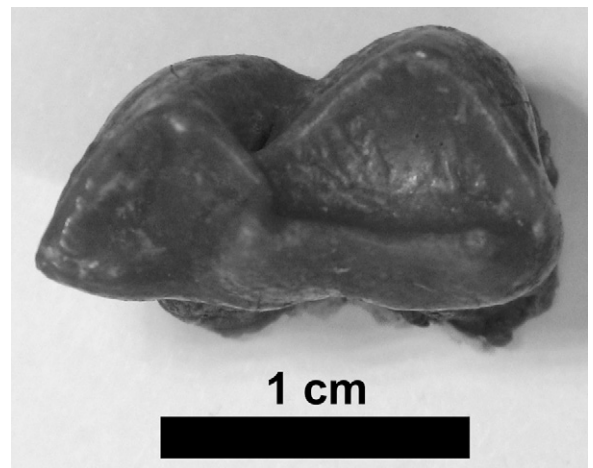


Fig. 4. Vue occlusale de BGK-R 1'07.
Fig. 4. Occlusal view of BGK-R 1'07.

mésio-vestibulaire, correspondant au sommet du parastyle. La partie manquante est remplacée par de la brèche. Un petit fragment d'émail manque au sommet de la cuspidé du métacône. Ce dernier semble être plus haut que le paracône. La M2 est encore plus complète que la M1, il ne lui manque qu'une bande d'émail correspondante à la crête reliant le métacône au métastyle. Les deux molaires sont plus allongées mésio-distalement que vestibulo-lingualement. Les deux cuspidés vestibulaires sont saillantes. Le parastyle et le mésostyle sont développés, particulièrement le mésostyle. Il existe deux importants cingulum vestibulaires distincts comprenant pour l'un le parastyle et l'autre le mésostyle. Il n'existe, le long de la molaire, qu'un seul cingulum peu développé chez *P. maximus* et *P. ingens*. Le métastyle, certes réduit, est observable sur la terminaison de la *postmetacrista*.

Le bord lingual des molaires de BEL XIX 1'07 montre des caractéristiques différentes de celui des molaires correspondantes des autres paléopropithèques. Le protocône est saillant et plus robuste, bien qu'il forme toujours une crête longitudinale avec l'hypocône comme chez les autres paléopropithèques. L'hypocône devient une cuspidé réellement individualisée. Cette crête n'est plus aussi uniforme. Du fait du renflement lingual de la base de la couronne, il existe un cingulum basal distinct de la crête linguale qui est nettement visible entre le protocône et l'hypocône. Il est plus net sur la M2 où il est surmonté par une crête modérée et rectiligne tout le long de la molaire. La M2 a moins une forme rectangulaire comme observée chez la M1 mais est plutôt de forme pentagonale. Ce cingulum basal a été observé sur un spécimen de comparaison.

Chez *P. maximus* et de *P. ingens*, la *crista obliqua* qui relie le métacône au protocône, est plus développée sur la M1 que sur la M2. Cette crête est plus prononcée sur BEL XIX 1'07, où elle forme presque un « lophe » sur la M1. Le bassin du trigone est plus petit et plus profond. La vallée du talon est légèrement plus profonde et inclinée mésialement.

Du fait du fort développement du parastyle et du mésostyle ainsi que du protocône et par l'individualisation de l'hypocône mais aussi de la *crista obliqua*, la morphologie des deux molaires présente des similitudes avec celle trouvée chez *Propithecus*. Néanmoins, ce dernier genre présente des molaires où les parastyles et les mésostyles sont beaucoup plus saillants. Les cingulum associés aux parastyles et mésostyles y sont extrêmement réduits et localisés mésialement. Enfin, le protocône et l'hypocône forment deux cuspidés distinctes et ne forment pas de crête longitudinale caractéristique existante chez les deux autres espèces de *Palaeopropithecus* et BEL XIX 1'07.

Les deux premières molaires inférieures (BGK-R 1'07 (Fig. 4) et BGK-P 1'06) présentent une morphologie assez semblable permettant une occlusion avec l'holotype. Elles sont de dimensions plus petites que chez *P. maximus* et *P. ingens* (Tableau 2). Seul BGK-P 1'06 possède une couronne endommagée dans la partie mésiale du bassin du talonide et le sommet du métacône a perdu un fragment d'émail. En vue occlusale, les cinq cuspidés (paraconide, protoconide, hypoconide, entocône et métaconide) sont reliées entre elles pour former un W dont les deux extrémités de la base sont constituées par le protoconide et l'hypoconide. Ces derniers présentent un contour vestibulaire aigu et non arrondi comme chez les deux autres espèces. Les bassins du trigonide et du talonide sont profonds. Seul la paracristide présente une usure sur toute sa longueur, elle est plus importante sur BGK-P 1'06. La crête reliant l'entocône et le métaconide, résultant de l'union de la crête pré-entocône et de la crête postmétaconide, est haute. En vue latérale, le métaconide est le plus saillant. La face vestibulaire du protoconide et de l'hypoconide est abrupte avec un léger renflement basal mais pas de cingulum comme chez les autres espèces.

4. Discussion

Depuis plus de deux décennies, une troisième espèce de paléopropithèque de petite taille semble exister dans les sites d'Amparigihindro et d'Anjohibe (province de Mahajanga, Nord-Ouest de Madagascar), mais elle reste non décrite [1,9,13,16,18]. Le seul caractère cité dans la littérature, mis à part la petite taille, est un hypocône qui forme une petite cuspidé distincte alors que chez les deux autres espèces il est confondu au rebord (ou crête) vestibulaire formé avec le protocône [27] sur la M1 et la M2. Ce caractère se retrouve sur *P. kelyus*. Les restes trouvés à Amparigihindro, Anjohibe, Belobaka et Ambongonambakoa pourraient appartenir à la même espèce. Ils proviennent de substrats de natures différentes (brèches pour Belobaka et Ambongonambakoa, dans une vasque à Anjohibe et dans de la vase à Amparigihindro) et probablement d'âges différents [3]. Les pièces provenant des brèches pourraient avoir un âge plus ancien.

Les études tracéologiques, effectuées sur les dents des spécimens anciennement découverts de la petite espèce de paléopropithèque du Nord-Ouest de Madagascar, suggèrent que l'animal avait une alimentation un peu plus coriace [13] que chez les deux autres espèces. Ces deux dernières semblent avoir un régime alimentaire mixte majoritairement folivore-frugivore et occasionnellement granivore [13]. Les résultats de cette étude semblent concorder avec la morphologie observée sur

les molaires supérieures de *P. kelyus*. En effet, la M1 et la M2 présentent des parastyles et des mésostyles très développés associés à deux cingulums vestibulaires nettement différenciés. Un métastyle est individualisé et le protocône est robuste. Le plus important est l'existence d'une plus forte *crista obliqua* que chez les deux autres espèces de *Palaeopropithecus* mais le relief de cette dernière reste bas. La M1 et la M2 de *P. kelyus* présentent des similitudes morphologiques observées chez *Propithecus*, bien que la morphologie générale soit celle rencontrée chez les deux autres espèces de *Palaeopropithecus*. Pour Swindler [27], la *crista obliqua* est particulièrement développée chez *Propithecus*, moins chez *Avahi*, et absente chez *Indri*. Cette crête est présente chez certain Cebidae et est variablement développée chez les Hominoidea. La présence de cette structure dentaire semble associée soit à la mastication d'aliments durs, soit à une alimentation mixte frugivore-granivore. Fonctionnellement, la *crista obliqua* qui forme presque un « lophe » bas, fait occlusion entre l'hypoconide d'une dent inférieure et le protoconide de la dent suivante, ce qui comble la petite embrasure entre deux dents inférieures adjacentes. Cette caractéristique permet ainsi de participer à la mastication du bol alimentaire. Il semble donc que l'alimentation de ces petits paléopropithèques ait été un peu plus coriace, constituée probablement d'une plus grande quantité de graines que celle des deux autres espèces anciennement connues. Pour l'instant rien ne permet de suggérer si l'environnement était différent pour cette petite espèce.

5. Conclusion

Cent ans après l'édification du genre *Palaeopropithecus*, la diversité de ce genre n'est pas totalement connue et, pourtant, il est intéressant pour deux raisons principales. D'une part, ces l'un des derniers lémuriens géants à s'éteindre avec les restes datés de 510 ± 80 ans BP du site d'Ankilitelo dans le Sud-Ouest de Madagascar [7,8,24]. D'autre part, des traces de boucheries sur des os longs de *P. ingens* provenant du site de Taolambiby (Sud-Ouest) sont datés de 417 à 257 BC [3,21,22]. Ceci a permis de vieillir l'arrivée de l'homme à Madagascar. Les sites d'Amparigihindro, d'Anjohibe, de Belobaka et d'Ambongonambakoa (Fig. 1) sont situés entre deux grandes baies (Bombetoka et Mahajamba) et deux grands fleuves (Betsiboka et Mahajamba), donc dans une région très particulière du Nord-Ouest de Madagascar [12]. Ces fleuves et ces baies ont pu avoir un rôle de barrière écologique. Ceci expliquerait que l'on ne trouve pas de *P. maximus* dans ces sites, alors

qu'il existe au nord de la baie et du fleuve Mahajamba. Il est, pour l'instant, impossible de comparer le matériel découvert dans les sites de Belobaka et d'Ambongonambakoa avec celui des sites d'Anjohibe et d'Amparigihindro. Les recherches futures permettront de préciser s'ils appartiennent tous à la même espèce.

Remerciements

Les présentes recherches effectuées par la MAPPM sont financées par la sous-direction de l'archéologie et de la recherche en sciences sociales du ministère des Affaires étrangères et européennes, l'UPR 2147 du CNRS et le Mozea Akiba de l'université de Mahajanga. Nous remercions nos collègues, P. Mein et F. Sénégas, pour leur aide sur le terrain et leurs suggestions, F. Thackeray pour ses conseils, D. Fouchier pour la réalisation des cartes, le professeur A. Rasoamiamanana, H. Andriamananony, J. Randrianasy et L. Ranivoharimanana du département de paléontologie et d'anthropologie biologique (DBPAB) de la faculté des sciences de l'université d'Antananarivo de nous avoir permis d'étudier les anciennes collections de subfossiles, ainsi que T. Razafimbelo de la Direction interrégionale du ministère de l'Énergie et des Mines de Mahajanga pour son aide.

Références

- [1] G.H. Albrecht, P.D. Jenkins, L.R. Godfrey, Ecogeographic size variation among the living and subfossil prosimians of Madagascar, *Am. J. Primat.* 22 (1990) 1–50.
- [2] D.A. Burney, H.F. James, F.V. Grady, J.-G. Rafamantanantsoa, Ramilisonina, H.T. Wright, J.B. Cowart, Environmental change, extinction and human activity: evidence from the caves in NW Madagascar, *J. Biogeography* 24 (1997) 755–767.
- [3] D.A. Burney, L.P. Burney, L.R. Godfrey, W.L. Jungers, S.M. Goodman, H.T. Wright, A.J.T. Jull, A chronology for late prehistoric Madagascar, *J. Hum. Evol.* 47 (2004) 25–63.
- [4] R. Decary, Les grottes d'Andranoboka, *Rev. Madagascar* 24 (1938) 7–48.
- [5] H. Filhol, Observations concernant les mammifères contemporains des *Aepyornis* à Madagascar, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 1 (1895) 12–14.
- [6] L. Freedman, The fossil Cercopithecoidea of South-Africa, *Ann. Trans. Mus.* 23 (1957) 121–262.
- [7] L.R. Godfrey, W.L. Jungers, Quaternary fossil lemurs, in: W. Hartwig (Ed.), *The primate fossil record*, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, pp. 97–121.
- [8] L.R. Godfrey, W.L. Jungers, The extinct sloth lemurs of Madagascar, *Evol. Anthropol.* 12 (2003) 252–263.

- [9] L.R. Godfrey, M.T. Irwin, The evolution of extinction risk: past and present anthropogenic impacts on the primate communities of Madagascar, *Folia Primatol.* 78 (2007) 405–419.
- [10] D. Gommery, P. Ziegler, B. Ramanivosoa, J. Cauvin, Découverte d'un nouveau site à Lémuriens sub-fossiles dans les karsts malgaches, *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. IIA* 326 (1998) 823–826.
- [11] D. Gommery, F. Sénégas, P. Mein, S. Tombomiadana, B. Ramanivosoa, J. Cauvin, C. Cauvin, Les résultats préliminaires des prospections dans la presqu'île de Narinda, Madagascar, *C. R. Palevol* 2 (2003) 639–648.
- [12] D. Gommery, S. Tombomiadana, F. Valentin, B. Ramanivosoa, R. Bezoma, Nouvelle découverte dans le Nord-Ouest de Madagascar et répartition géographique des espèces du genre *Palaeopropithecus*, *Ann. Pal.* 90 (2004) 279–286.
- [13] L.R. Godfrey, G.M. Semperebon, W.L. Jungers, M.R. Sutherland, E.L. Simons, N. Solounias, Dental use wear in extinct lemurs: evidence of diet and niche differentiation, *J. Hum. Evol.* 47 (2004) 145–169.
- [14] C. Guérin, Les grands mammifères de Madagascar, *Afr Archeol Arts* 1 (2001) 83–100.
- [15] G. Grandidier, Description d'ossements de lémuriens disparus, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris* 5 (1899) 344–348.
- [16] W.L. Jungers, L.R. Godfrey, E.L. Simons, P.S. Chatrath, Phalangeal curvature and positional behaviour in extinct sloth lemurs (Primates, Palaeopropithecidae), *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A* 94 (1997) 11998–12001.
- [17] W. Kaudern, Quartäre Fossilien aus Madagascar, *Zoolog. Jarb.* 41 (1918) 521–533.
- [18] R. MacPhee, E. Simons, N. Wells, M. Vuillaume-Randriamanantena, Team finds giant lemur skeleton, *Geotimes* 29 (1984) 10–11.
- [19] J. Mahé, Les subfossiles malgaches, *Rev. Madagascar* 29 (1965) 51–58, nouvelle série.
- [20] J. Mahé, Un gisement nouveau de subfossile à Madagascar, *C. R. Somm. Seances. Soc. Geol. France* 2 (1965) 66.
- [21] V.B. Perez, D.A. Burney, L.R. Godfrey, M. Nowak-Kemp, Box 4. butchered sloth lemurs, *Evol. Anthropol.* 12 (2003) 260.
- [22] V.B. Perez, L.R. Godfrey, M. Nowak-Kemp, D.A. Burney, J. Ratsimbazafy, N. Vasey, Evidence of early butchery of giant lemurs in Madagascar, *J. Hum. Evol.* 49 (2005) 722–742.
- [23] L. Rasamoelina, Les grands mammifères quaternaires de Madagascar (Primates exclues) : inventaire des collections françaises, informatisation des données bibliographiques, muséologiques et paléontologiques, Mémoire de diplôme d'associé aux recherches (DAR=DES) de l'université Claude-Bernard – Lyon-I, 1994, 179 p.
- [24] E.L. Simons, Lemurs: old and new, in: S. Goodman, B. Patterson (Eds.), *Natural change and human impact in Madagascar*, Smithsonian Institution Press, Washington, 1997, pp. 142–166.
- [25] E.L. Simons, L.R. Godfrey, M. Vuillaume-Randriamanantena, P.S. Chatrath, M. Gagnon, Discovery of new giant subfossil lemurs in the Ankarana Mountains of Northern Madagascar, *J. Hum. Evol.* 19 (1990) 311–319.
- [26] H. Standing, Rapport sur des ossements sub-fossiles provenant d'Ampasambazimba, *Bull. Acad. Malg.* 2 (1903) 227–235.
- [27] D.R. Swindler, Primate dentition, in: *An introduction to the teeth of non-human primates*, Cambridge University Press, Cambridge, 2002, 296 p.
- [28] F.S. Szalay, E. Delson, *Evolutionary History of the Primates*, Academic Press Inc, New York, 1979, 580 p.
- [29] I. Tattersall, E. Simons, M. Vuillaume-Randriamanantena, Case 2785. *Palaeopropithecus ingens* Grandidier, 1899 (Mammalia, Primates): proposed conservation of both generic and specific names, *Bull. Zool. Nomen.* 49 (1992) 55–57.
- [30] M. Vuillaume-Randriamanantena, *Palaeopropithecus ingens* Grandidier, 1899 synonyme de *Thaumastolemur grandidieri* Filhol, 1895, *C. R. Acad. Sci. Ser. IIA* 310 (1990) 1307–1313.