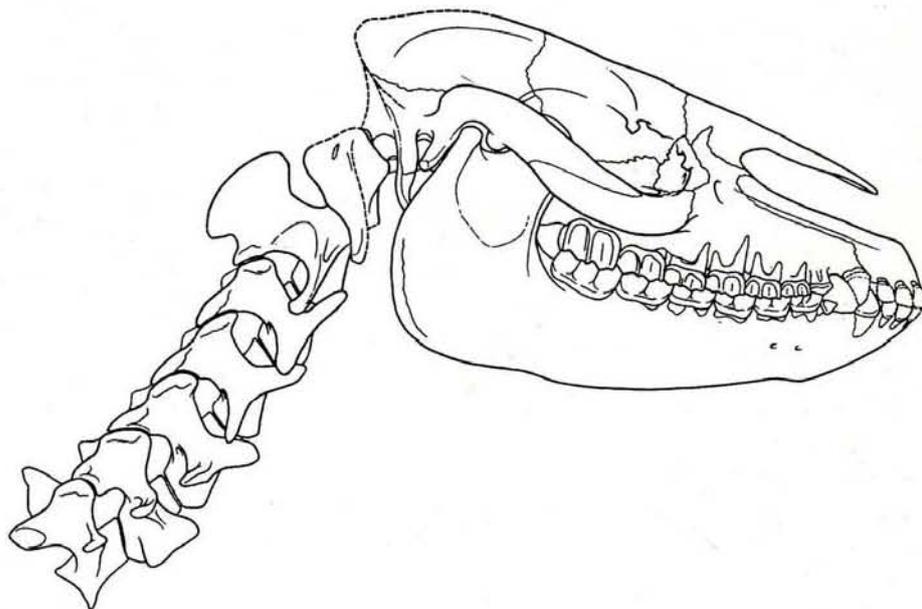

PALÆO VERTEBRATA

Vol. 21, Fasc. 3-4

MONTPELLIER

Décembre 1992



J.A. Remy

**OBSERVATIONS SUR L'ANATOMIE CRANIENNE DU GENRE *PALAEOTHERIUM*
(*PERISSODACTYLA*, MAMMALIA);
MISE EN EVIDENCE D'UN NOUVEAU SOUS-GENRE, *FRANZENITHERIUM***

**OBSERVATIONS SUR L'ANATOMIE CRANIENNE DU GENRE
PALAEOOTHERIUM (PERISSODACTYLA, MAMMALIA); MISE EN
EVIDENCE D'UN NOUVEAU SOUS-GENRE, FRANZENITHERIUM**

par

Jean A. REMY *

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Summary, Zusammenfassung	105
Introduction	106
Remerciements	106
Matériels et méthodes	107
Iconographie	111
Mensurations	112
Essais de traitement biométrique	113
Choix des paramètres	113
Paramètres de référence	117
Cadre systématique et phylogénétique	119
Sigles des collections	120
Descriptions	121
<i>Palaeotherium castrense</i>	121
<i>Palaeotherium magnum</i>	124
Indépendance des lignées <i>castrense</i> et <i>magnum</i>	130
<i>Palaeotherium siderolithicum</i>	131
<i>Palaeotherium medium euzetense</i>	134
<i>Palaeotherium medium perrealense</i>	137
<i>Palaeotherium medium medium</i>	138
Relations étroites des lignées <i>siderolithicum</i> et <i>medium</i>	143
<i>Palaeotherium crassum</i>	146
<i>Palaeotherium muehlbergi</i>	151

* 46, rue Rouget de Lisle, 30000 Nîmes.

Mots-clés: Paléogène, *Palaeotherium*, Perissodactyla, anatomie crânienne, systématique.

Key-words: Paleogene, *Palaeotherium*, Perissodactyla, skull anatomy, systematics.

<i>Palaeotherium curtum villerealense</i>	158
<i>Palaeotherium curtum curtum</i>	161
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	165
<i>Palaeotherium duvali</i>	167
<i>Palaeotherium lautricense</i>	169
La morphologie crânienne du genre <i>Palaeotherium</i>	176
Le genre <i>Palaeotherium</i> considéré globalement	176
Particularités spécifiques	182
Essai d'analyse structurale et fonctionnelle	187
Proportions générales et structure du massif facial	187
Développement global de la face	187
Situation de l'orbite	188
Région anté-orbitaire ou museau	189
Longueur du museau	189
Massif alvéolo-dentaire	190
Diastèmes post-canins	190
Volume dentaire	191
Hauteur de l'os alvéolaire	192
Secteur nasal et modelé facial	193
Ouverture nasale	193
Fosses pré-orbitaires et sous-nasales	194
Région faciale post-orbitaire	195
Structure endo-nasale	196
Conclusions	196
Musculature masticatrice	197
Comparaison des origines des muscles masséter et temporal	198
Comparaison des bras de levier des muscles masséter et temporal	202
Conclusion	204
Organes des sens et vie de relation	207
Données osseuses concernant les organes des sens	207
Orbite et foramen optique	207
Annexes osseuses de l'audition	210
Moulages endocrâniens	210
Commentaires	210
Incidences de la morphologie crânienne sur la systématique intra-générique	212
Genre <i>Palaeotherium</i>	212
Sous-genre <i>Palaeotherium</i>	212
Sous-genre <i>Franzenitherium</i>	212
Incertae sedis	214
Approche cladistique de la phylogénie du genre <i>Palaeotherium</i>	214
Explication des principales dichotomies	215
Bibliographie	216
Annexe 1	220
Légendes des planches	221

RESUME

Les restes crâniens attribués au genre *Palaeotherium* sont recensés et décrits. Des tests biométriques mettent en lumière les relations allométriques intra-génériques et permettent des comparaisons avec divers autres périssodactyles. Outre la brièveté du diastème post-canin et la profondeur de l'échancrure nasale, classiquement évoquées, le genre *Palaeotherium* se caractérise par un grand allongement du splanchnocrâne lié au développement de la région faciale post-orbitaire, par une surface réduite de l'orbite et par une prédominance du muscle temporal sur le masseter. Cette particularité originale de la musculature masticatrice est à mettre en relations avec la morphologie des dents jugales et notamment avec leur semi-hypsodontie dissymétrique.

Ces animaux, dont on sait par ailleurs qu'ils étaient dépourvus d'aptitude à la course, se révèlent avoir été adaptés à des milieux relativement fermés, se nourrissant de végétaux peu coriaces; l'odorat tenait vraisemblablement une place importante dans les relations interindividuelles et environnementales. Une telle orientation évolutive pourrait rendre compte de l'extinction de la plupart d'entre eux au fur et à mesure de la dégradation des conditions climatiques à la fin de l'Eocène, et dès avant la "Grande Coupure" qui affecte les faunes mammaliennes à cette époque.

Bien que le présent travail n'ait pas eu de visée proprement phylogénétique, il apporte des arguments à l'encontre de la filiation *P. castrense*-*P. magnum* et en faveur d'un enracinement de la lignée *medium* à partir d'une souche *siderolithicum*. D'autre part la structure différente de la région faciale post-orbitaire conduit à distinguer un nouveau sous-genre, *Franzenitherium*, pour les espèces *lautricense* et *duvali*.

ABSTRACT

The skull remains referred to the genus *Palaeotherium* are recorded and described. Biometrical tests are made to elucidate intrageneric allometric relationships and to allow comparisons with various other Perissodactyls. Apart from the well known shortness of post canine diastems and deepness of the nasal opening, the genus is characterized by a great lengthening of the splanchnocranium, owing to a spreading of the post-orbital facial region, by a reduced area of the eye-socket and by the prevalence of the temporal muscle with regard to the masseter; this original shape of the masticatory apparatus needs to be related to the morphology of the jugal teeth and particularly to their asymmetrical semi-hypsodonty.

These animals, whose running ability was evidently poor, appear to have been adapted to rather closed environments, feeding on relatively soft vegetable matter; olfactory sense was likely to play a leading part in interindividual and environmental relationships. Such evolutionary trends might explain the disappearance of most of them, as climatic conditions deteriorated at the end of the Eocene, before the "Grande Coupure" which affected mammalian faunas at that time.

Although the present paper is not directly concerned with phylogenetics, it invalidates the supposed ancestor-descendant relationship between *P. castrense* and *P. magnum*, and it suggests a possible emergence of the *P. medium* lineage from a *P. siderolithicum* stock. Moreover, the structure of the post-orbital facial area allows the erection of a new sub-genus, *Franzenitherium*, for the species *lautricense* and *duvali*.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Schädelreste der Gattung *Palaeotherium* werden dokumentiert und beschrieben. Biometrische Untersuchungen sollen allometrische Beziehungen innerhalb der Gattung aufdecken und Vergleiche mit anderen Perissodactylen erlauben. Abgesehen von kurzen postcaninen Diastemata und tiefen Nasenöffnungen, ist die Gattung gekennzeichnet durch eine starke Verlängerung des Splanchnocraniums (in Zusammenhang mit einer Ausdehnung des postorbitalen Gesichtsabschnittes) sowie eine Verkleinerung der Augenhöhlen und ein Überwiegen der Temporal- gegenüber der Massetermuskulatur. Letzteres steht in Beziehung zur Morphologie der Backenzähne, insbesondere zu deren asymmetrischer Semi-Hypsodontie.

Bekanntlich waren diese Tiere nicht zu schnellem Lauf befähigt. Offenbar waren sie an relativ geschlossene Umgebungen und weiche Nahrung angepaßt. Ihr Geruchssinn spielte wahrscheinlich eine bedeutende Rolle sowohl hinsichtlich interindividueller Kontakte als auch der Orientierung innerhalb der Umwelt. In Zusammenhang mit einer Verschlechterung der klimatischen Verhältnisse am Ende des Eozäns könnte eine derartige evolutive Einnischung das Verschwinden der meisten dieser Tiere noch vor der Einwanderungswelle der "Grande Coupure" erklären, welche die Säugetierfaunen jenes Zeitabschnittes in starkem Maße betroffen hat.

Diese Arbeit ist nicht speziell auf Phylogenetik ausgerichtet. Sie hat dennoch Argumente ergeben, die gegen eine direkte Abstammungsbeziehung zwischen *P. castrense* und *P. magnum* und für eine Entstehung der *medium*-Linie aus einem *siderolithicum*-Stamm sprechen. Darüber hinaus hat der unterschiedliche Bau des postorbitalen Gesichtsabschnittes dazu geführt, eine neue Untergattung, *Franzenitherium*, zu definieren, zu der die Arten *lautricense* und *duvali* zu rechnen sind.

INTRODUCTION

L'étude récente de plusieurs crânes inédits de paléothériidés (Remy, 1985) m'a conduit à revoir le matériel conservé en collection et les publications s'y rapportant. J'ai constaté que certains spécimens restaient incomplètement dégagés et que beaucoup n'étaient même pas signalés dans la littérature spécialisée. Les descriptions, rarement approfondies, souvent anciennes, sont très dispersées; de plus, elles ne concernent généralement qu'un seul taxon et/ou se cantonnent à l'examen de régions anatomiques particulières comme l'ouverture nasale, la zone préorbitaire ou le diastème post-canin.

En ce qui concerne plus précisément le genre *Palaeotherium*, Franzen, dans une révision (1968) qui a mis de l'ordre dans la systématique restée jusque là très confuse malgré les travaux de Stehlin et de Depéret, a certes utilisé largement les caractères crâniens dans ses diagnoses spécifiques, mais il n'a pas cherché à développer les descriptions anatomiques.

Le présent travail a donc pour objet de faire le point sur les informations qu'on peut tirer des restes crâniens attribués à ce genre de mammifères. Bien qu'il ne poursuive pas d'objectif proprement systématique ou phylogénétique, il sera l'occasion de quelques remarques de cet ordre et me conduira notamment à définir un nouveau sous-genre.

REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont en premier lieu à Melle C. Sudre, Conservateur du Musée de Toulouse, qui a bien voulu me confier le dégagement du crâne de *P. lautricense* de Montespieu.

Je sais infiniment gré à L. Ginsburg, Sous-Directeur au Muséum National de Paris, dont l'appui bienveillant m'a donné la possibilité d'en étudier les importantes collections et notamment la plus vénérable, rassemblée et décrite par Cuvier au début du 19^{ème} siècle.

M. Novacek, de l'American Museum of Natural History, a eu l'obligeance de me faire parvenir en prêt un crâne de *Mesohippus*; je l'en remercie bien vivement.

Un grand merci également à M. Brunet et Y. Jehenne, de l'Université de Poitiers, pour m'avoir confié le

crâne de St Capraise.

J. Hürzeler et B. Engesser m'ont reçu plusieurs fois au Naturhistorisches Museum de Bâle; je les remercie de leur aimable accueil.

J'exprime également ma gratitude aux Conservateurs des diverses Institutions qui m'ont donné libre accès aux collections dont ils ont la charge et notamment à Mme E. Crégut (Musée Requien, Avignon), MM Philippe (Musée Guimet d'Histoire Naturelle, Lyon), Prieur (coll. de l'Université Claude Bernard, Lyon) et Weidmann (Museum géologique, Lausanne).

Enfin, je remercie tout spécialement B. Sigé (Institut des sciences de l'Evolution de Montpellier) ainsi que J. Franzen (Forschungsinstitut Senckerberg, Frankfurt am Main) et J. Hooker (Natural History Museum, London) qui ont accepté de lire le manuscrit et m'ont fait profiter de leurs critiques.

MATERIELS ET METHODES

On trouvera la liste des spécimens étudiés en tête de chaque description spécifique. Ce recensement des crânes de *Palaeotherium* ne prétend pas être exhaustif, d'autant que ma documentation est presque exclusivement limitée à du matériel français. Une part importante en est constituée par les célèbres fossiles du Gypse parisien collectés pour l'essentiel par Cuvier et ses successeurs. L'âge relatif des spécimens est représenté schématiquement sur la figure 1.

Les observations dont je vais faire état ne m'ont pas conduit à remettre en cause fondamentalement la systématique intra-générique proposée par Franzen. Les déterminations des spécimens qu'il avait vus ont été généralement conservées. Par ailleurs, la morphologie dentaire sur laquelle est fondée essentiellement cette nomenclature ayant été minutieusement décrite par cet auteur, ne sera évoquée que très occasionnellement. (Pour alléger le texte, la mention "Franzen" donnée sans autre précision fera toujours référence à la thèse de cet auteur: "Revision der Gattung *Palaeotherium*..." [1968]).

Dans les descriptions anatomiques, j'ai employé les termes zoologiques du langage courant; lorsque cela m'a paru nécessaire, j'ai précisé toutefois leur correspondance avec la nomenclature internationale (Nomina Anatomica Veterinaria).

En ce qui concerne l'orientation des structures, j'ai adopté les normes suivantes: **sagittal** signifie parallèle au plan médian séparant le corps en deux parties droite et gauche, **transversal** ou **frontal** qualifient un plan perpendiculaire à l'axe longitudinal du corps; **horizontal** signifie parallèle au plan du palais secondaire, **vertical**, perpendiculaire à ce plan; **antérieur** est synonyme de **rostral** ou **oral**; **postérieur**, d'**aboral** ou **caudal**; **supérieur**, de **dorsal**; **inférieur**, de **ventral**. Les **longueurs** font référence à des mesures plus ou moins parallèles au plan sagittal, les **largeurs**, au plan transversal, les **hauteurs**, à des mesures plus ou moins perpendiculaires au plan horizontal (par exception, la dimension verticale de l'arcade zygomatique sera qualifiée de "largeur").

Comme termes de comparaison, j'ai utilisé un échantillonnage de crânes de périssodactyles répertorié au tableau 1. On ne dispose que de peu de descriptions anatomiques et de données biométriques concernant les autres paléothériidés. Je ne les ai donc pris que très occasionnellement en compte. Par contre, les équidés ont été particulièrement privilégiés. Ce choix se justifie aisément: c'est une famille proche taxonomiquement, son histoire évolutive est bien établie, l'anatomie fonctionnelle du crâne

Taxon	Spécimen	N°	Documents utilisés pour les mesures
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>	FSL 6535	1	Franzen, pl. 5, fig. 6
- - -	FSL 6536	2	original
- - -	FSL 4700	3	original
- - -	FMO RbS-533	4	original
- - -	FMO RbS-531	5	original
<i>Palaeotherium crassum crassum</i>	MNHN GY-350 (2868)	1	original
- - -	FSL 6632	2	original
- - -	FMA 95	3	Franzen, pl. 24, fig. 2
- - -	MNHN (sans n°)	4	Franzen, pl. 24, fig. 6
- - -	MNHN GY-434	5	original
- - -	MNHN GY-381	6	original
<i>Palaeotherium crassum renevieri</i>	MBA Mt-151	1	moulage
<i>Palaeotherium crassum robustum</i>	MBA Db-562	1	moulage
<i>Palaeotherium curtum curtum</i>	MNHN GY-424/431 (2876/2880)	1	original
- - -	FMA 50	2	Franzen, pl. 30, fig. 14 ; pl. 25, fig. 7
- - -	EMP (sans n°)	3	Franzen, pl. 30, fig. 12
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	FPO SCE-18	1	moulage
<i>Palaeotherium curtum villerealense</i>	FMO SCX-1	1	original
- - -	FMO SCX-55	2	original
- - -	MLY Gg-394	3	original
<i>Palaeotherium duvali duvali</i>	ITÜ Ma-1279/450	1	Franzen, pl. 2, fig. 2
- - -	MNHN GY-522 (2885)	2	original
- - -	MBA FE-9	3	Franzen, pl. 35, fig. 2
<i>Palaeotherium lautricense</i>	MTO 179	1	original
- - -	MNHN EBA-268 (1903-20)	2	original
<i>Palaeotherium magnum girondicum</i>	FMO SCX-3	1	original
- - -	FMO SCX-36	2	original
- - -	MNHN EBA-475 (2815)	3	original
- - -	MNHN 2798	4	original
<i>Palaeotherium magnum magnum</i>	FSL 213742	1	original
- - -	FSL 213740	2	original
- - -	FMO 4295	3	original
- - -	MNHN GY-286	4	Cuvier 1835, pl. 124, fig. 1
- - -	MNHN GY-284 (2812)	5	original
- - -	FSL 6629	6	original
- - -	MNHN GY-287	7	original
- - -	MNHN GY-288 (1895-13)	8	original
- - -	MNHN GY-310	9	original
- - -	MNHN QU-7366	10	original
<i>Palaeotherium magnum stehlini</i>	MNHN QU-7358	1	original
- - -	MNHN 1935-55	2	original
- - -	MNHN QU-7356	3	original
<i>Palaeotherium medium euzetense</i>	FSL 6531	1	original
- - -	FMO EUZ-3462	2	original
- - -	FMO EUZ-5637	3	original
- - -	FSL 6529	4	original
<i>Palaeotherium medium medium</i>	MNHN GY-429 (2878)	1	original
- - -	MNHN GY-348 (2869)	2	original
- - -	MNHN GY-425	3	original
- - -	MNHN GY-378 (1908-7)	4	original
<i>Palaeotherium medium perrealense</i>	MLY Gg-405	1	original
- - -	MLY Gg-404	2	original
- - -	MNHN 2807	3	original
<i>Palaeotherium muehlbergi muehlbergi</i>	MNHN GY-347 (2856)	1	original
- - -	MBA Ri-1	2	original
- - -	FMO UM-1756	3	original
- - -	MNHN GY-352 (2872)	4	original
<i>Palaeotherium muehlbergi praecursum</i>	BMNH 36783	1	Franzen, pl. 27, fig. 3
<i>Palaeotherium muehlbergi thaleri</i>	FMO SEO-2	1	original
- - -	FMO SEO-1	2	original
<i>Palaeotherium siderolithicum</i>	MNHN GY-523 (2886)	1	original
- - -	FMO F6-529	2	original
- - -	MBA QuP-404	3	Franzen, pl. 2, fig. 4
- - -	MTO PHQ-2104	4	Franzen, pl. 2, fig. 8
- - -	FMO F1-78	5	original
- - -	FMO F1-92	6	original
Autres Palaeotheriidae			
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) annectens</i>	FSL 4999	1	moulage
- - -	FMO EUZ-5616	2	original
- - -	FMO EUZ-5618	3	original
- - -	FMO EUZ-5617	4	original
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) javali</i>	MBA (vitrine)	1	d'après photo
- - -	MBA (vitrine)	2	d'après photo
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) minor</i>	MTB	1	original
<i>Paraplagiolophus codiciensis</i>	MNHN CGR-1	1	original

Taxon	Spécimen	N°	Documents utilisés pour les mesures
<i>Leptolophus nouleti</i>	MBA Cst-301	1	original
—	MTO 113	2	d'après photo
<i>Pachynolophus livinierensis</i>	FSL 3068	1	Savage et al., 1965, fig. 18, 20-22
—	MBA Liv-28	2	original
<i>Pachynolophus lavocati</i>	MNH 1893-11	1	Remy, 1972, fig. 1, 8, 10
<i>Propalaeotherium parvulum</i>	GST 8004	1	Matthes, 1977, pl. 64
<i>Propalaeotherium isselanus</i>	MNH 1891-8	1	original
<i>Anchilophus depereti</i>	MTO	1	original
Equidae			
<i>Hyracotherium vulpiceps</i>	BMNH M10657	1	Simpson, 1952, fig. 1, pl. 37, 38
<i>Mesohippus bairdii</i>	AMNH 1477	1	Osborn, 1918, fig. 26
<i>Mesohippus</i> sp.	AMNH 1201	1	original
<i>Miohippus equiceps</i>	AMNH 7261	1	Osborn, 1918, fig. 37
<i>Miohippus meteulophus</i>	AMNH 1210	1	ibid., fig. 30
—	AMNH 7285	1	ibid., pl. 4, fig. 6
—	AMNH 7267	2	ibid., pl. 4, fig. 8
<i>Miohippus validus</i>	AMNH 1218	1	ibid., fig. 33
<i>Parahippus nebrascensis</i>	AMNH 13770	1	ibid., pl. 7
<i>Hypohippus osborni</i>	AMNH 9407	1	ibid., pl. 35
<i>Merychippus republicanus</i>	AMNH 8347	1	ibid., fig. 99
<i>Merychippus sejunctus</i>	AMNH 8291	1	ibid., pl. 20
<i>Merychippus spenodus</i>	AMNH 12291	1	ibid., pl. 12
<i>Pliohippus leidyianus</i>	AMNH 17224	1	ibid., pl. 29, 30
<i>Pliohippus pernix</i>	AMNH 3007	1	ibid., fig. 120
<i>Hipparion dolichops</i>	AMNH 10865	1	ibid., fig. 145
<i>Cormohipparion antelopinum</i>	AMNH 19761	1	Skinner et McFadden, 1977, fig. 7B, C
<i>Cormohipparion occidentale</i>	AMNH 71801	1	Skinner et McFadden, 1977, fig. 1C
—	AMNH 73909	1	McFadden, 1984, fig. 133
<i>Cormohipparion</i> sp.	AMNH 73940	1	Skinner et McFadden, 1977, fig. 1-4A
<i>Equus insulatus</i>	UF 90551	1	McFadden et Azzaroli, 1987, fig. 3
<i>Equus caballus</i>	Nimes, coll. G. - Mingaud 40	1	original
Brontotherioidea			
<i>Eotitanops borealis</i>			Osborn, 1929, fig. 229a, 250
<i>Eotitanops princeps</i>			ibid., fig. 252
<i>Palaeosyops leidy</i>			ibid., fig. 218a, 254a1, 219, 277, 278
<i>Limnocyops priscus</i>			ibid., fig. 259
<i>Telmatherium ultimum</i>			ibid., fig. 295, 296
<i>Teleodus primitivus</i>			ibid., fig. 413a
<i>Manteoceras manteoceras</i>			ibid., fig. 303, 690
<i>Metarhinus earli</i>			ibid., fig. 219
<i>Mesatirhinus pettersoni</i>			ibid., fig. 328
<i>Allops marshi</i>			ibid., fig. 389g, 397b
<i>Allops walcottii</i>			ibid., fig. 389f, 413c
<i>Allops angustidens</i>			ibid., fig. 397c
<i>Dolichorhinus hyognathus</i>			ibid., fig. 218b, 254c, 336, 353b
<i>Brontops brachycephalus</i>			ibid., fig. 393a, 389a, 413b
<i>Brontops robustus</i>			ibid., fig. 389c, 393b, 396d
<i>Brontops dispar</i>			ibid., fig. 396b
<i>Menodus giganteus</i>			ibid., fig. 389h, 393d, 396h
<i>Menodus trigonoceras</i>			ibid., fig. 396f
<i>Menodus torvus</i>			ibid., fig. 396e
<i>Diploclonus bicornutus</i>			ibid., fig. 397d
<i>Diploclonus tyleri</i>			ibid., fig. 397e
<i>Brontotherium hatcheri</i>			ibid., fig. 468a
<i>Brontotherium gigas</i>			ibid., fig. 229b, 468c, 690
<i>Brontotherium curtum</i>			ibid., fig. 390c, 393f
<i>Brontotherium leidy</i>			ibid., fig. 462a, 690
<i>Brontotherium medium</i>			ibid., fig. 471b
Rhinocerotoides			
<i>Hyrachyus princeps</i>			Viret, 1958, fig. 66
<i>Hyracodon nebrascensis</i>			ibid., fig. 69
<i>Metamynodon planifrons</i>			ibid., fig. 70
<i>Cadurcotherium ardynense</i>			ibid., fig. 72
<i>Trigonias osborni</i>			ibid., fig. 74
<i>Rhinoceros unicornis</i>	coll. FMO		original
Tapiroidea			
<i>Protapirus validus</i>			Viret, 1958, fig. 107
<i>Tapirus terrestris</i>	coll. FMO		original

Tabl. 1.— Liste des spécimens pris en considération pour la biométrie.

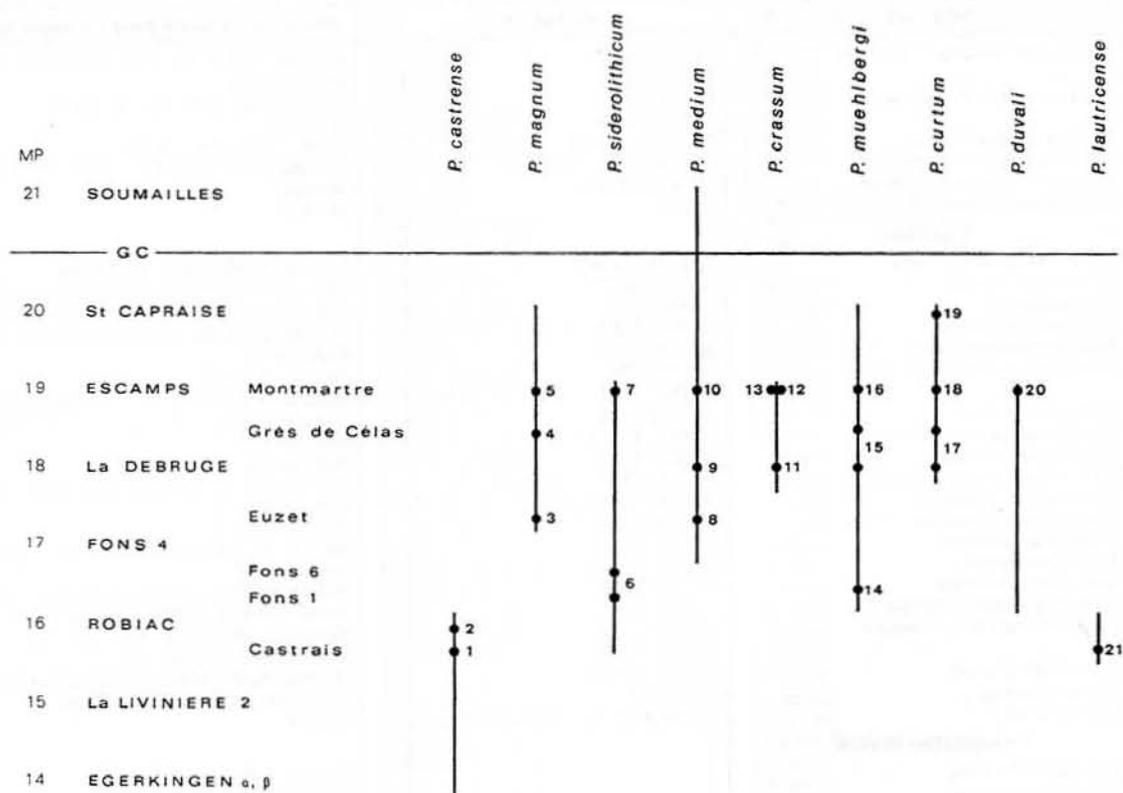


Fig. 1.— Situation stratigraphique d'origine des principaux spécimens. L'extension verticale des lignées spécifiques est figurée sans tenir compte des relations phylétiques supposées des taxons de rang inférieur (voir texte).

1: *P. castrense castrense*, Les Bessous. 2: *P. castrense robiacense*, Robiac. 3: *P. magnum stehlini*, Bach, Caylux, Méthamis. 4: *P. magnum girondicum*, La Débruge, Le Saillant, Ste-Croix-de-Brignon, Vitry. 5: *P. magnum magnum*, Gypse de Paris, Mont-Anis, Montmartre, Mormoiron. 6: *P. siderolithicum*, Bosc Nègre, Caylux, Fons 1, Fons 6, Lamandine. 7: *P. siderolithicum*, Montmartre. 8: *P. medium euzetense*, Euzet. 9: *P. medium perrealense*, La Débruge. 10: *P. medium medium*, Beduer, Chelles, Gypse de Paris, Montmartre, Pantin. 11: *P. crassum robustum*, La Débruge. 12: *P. crassum crassum*, Langlès, Montmartre, Mormoiron, St-Aubin-d'Eymet. 13: *P. crassum renevieri*, Mormont-Entreroches. 14: *P. muehlbergi praecursum*, Bach, Hordwell. 15: *P. muehlbergi thaleri*, La Débruge, St-Etienne-de-l'Olm. 16: *P. muehlbergi muehlbergi*, Gypse de Paris, Mont-Anis, Montmartre, Rixheim, Sconce. 17: *P. curtum villerealense*, La Débruge, St-Bonnet-de-Rochefort, Ste-Croix-de-Brignon, St-Martin-Villereal. 18: *P. curtum curtum*, Gypse de Paris, Montmartre, Ste-Sabine. 19: *P. curtum frohnstettense*, St-Capraise-d'Eymet. 20: *P. duvali duvali*, Gösgen-Kanal, Mähringen, Montmartre, Villejuif. 21: *P. lautricense*, Lautrec, Montespieu.

et ses transformations allométriques ont été étudiées intensivement. Une documentation, essentiellement iconographique, m'a été fournie par diverses publications mais principalement par la monographie d'Osborn (1918).

Pour interpréter les phénomènes de réorganisation du crâne intervenus au cours de la phylogénèse des équidés, Radinsky (1984) les subdivisait en 2 groupes, brachyodonte et hypsodonte; j'ai repris, à l'occasion, cette dichotomie pour comparer plus spécialement au groupe brachyodonte les *Palaeotherium*, dont les dents n'ont jamais acquis une véritable hypsodontie.

Un autre travail célèbre d'Osborn (1929) m'a enfin procuré un échantillonnage varié de crânes de brontothères.

ICONOGRAPHIE

La figuration des principaux fossiles dans leur état actuel est assurée par des photographies stéréoscopiques.

Tous étant plus ou moins délabrés, j'ai pensé qu'il serait utile de proposer une restitution de leur aspect originel. Les dessins qui accompagnent le texte sont donc, comme dans la précédente publication (Remy, 1985), des reconstitutions effectuées après analyse et correction des déformations post mortem. Ils comportent nécessairement une part de subjectivité.

Chaque figure correspond en principe à un spécimen particulier, mais dans le cas où le meilleur représentant d'une espèce est fragmentaire, les parties manquantes ont été complétées dans la mesure du possible grâce à d'autres pièces; les légendes en font mention.

J'ai veillé à faire explicitement la distinction entre les caractères certains, qu'on peut retrouver effectivement sur les fossiles actuellement disponibles, et ceux qui sont seulement probables, voire hypothétiques. Pour cela, j'ai différencié les tracés: les traits pleins sont réservés aux structures directement observées (quoiqu'éventuellement rectifiées), les tirets à celles qu'implique la symétrie corporelle ou que d'autres observations rendent hautement probables.

Enfin, des pointillés sont utilisés pour identifier des tracés hypothétiques, conçus à partir des schémas paléothériens standard, et destinés à assurer une meilleure compréhension des particularités des fragments conservés en les replaçant dans le contexte d'une silhouette crânienne complétée.

SYMBOLES UTILISES POUR LES ILLUSTRATIONS

aor	Apophyse post-orbitaire
apg	Apophyse post-glénoïde (<i>processus retroarticularis</i>)
apj	Processus (apophyse) jugulaire
apo	Apophyse paroccipitale
apt	Apophyse post-tympanique du squamosal
apz	Apophyse zygomatique du squamosal
as	Alisphénoïde
at	Canal (anastomose transverse) sous-sphénoïdal
bs	Basisphénoïde
ca	Canal alisphénoïdal (<i>foramen alare anterius, posterius</i>)
cf	Crête frontale (<i>linea temporalis</i>)
cfr	Canal frontal
cg	Cavité glénoïde (<i>fossa mandibularis</i>)
cn	Crête nuchale et lambdoïde (ou temporale)
cot	Crête orbito-temporale
cp	Crête ptérygoïdienne
cpp	Canal palatin postérieur
cs	Crête sagittale
cta	Crête temporale antérieure
eca	Echancrure carotidienne

efa	Echancrure faciale (<i>impressio vasculosa</i>)
ena	Epine nasale antérieure
eov	Echancrure ovale
ese	Echancrure sphéno-épineuse
eso	Echancrure sus-orbitaire
fc	Foramen condylien (<i>canalis nervi hypoglossi</i>)
fe	Foramen ethmoïdal
fio	Foramen infra-orbitaire antérieur (<i>for. infra-orbitale</i>) ou postérieur (<i>for. maxillare</i>)
fj	Trou déchiré postérieur (<i>foramen jugulare</i>)
fl	Foramen lacrymal
fm	Foramen mastoïdien
fo	Foramen optique
foa	Fosse orbitaire antérieure
fpa	Fenêtre palatine antérieure (<i>fissura palatina</i>)
fpg	Foramen post-glénoïdien (<i>for. retro-articulare</i>)
fr	Frontal
fsm	Foramen stylo-mastoïdien
fsp	Foramen (canal) sphéno-palatin
ft	Fenêtre temporale
gt	Gouttière temporale
h	Hiatus pétro-sphénoïdal (<i>fissura petro-sphenoidalis</i>)
hp	Crochet ptérygoïdien (<i>hamulus pterygoideus</i>)
ipr	Inter-pariétal
jg	Jugal
l	Lacrymal
mae	Méat auditif externe
mx	Maxillaire
na	Nasal
os	Orbitosphénoïde
p	Pétreux ou périotique
pa	Palatin
pm	<i>Pars mastoïdea</i> du périotique
pmx	Apophyse dorsale du prémaxillaire (<i>processus nasalis</i>)
pr	Pariétal
r	Recessus sus-méatique
spp	Fosse ou sillon ptérygo-palatin
sq	Squamosal
t	Tympanique
ta	Condyle du squamosal (<i>tuberculum articulare</i>)
tda	Trou déchiré antérieur (<i>fissura orbitalis</i>)
th	Tympano-hyal (<i>processus styloideus</i>)
tl	Tubercule lacrymal
tmx	Tubérosité maxillaire (<i>tuber maxillae</i>)
tr	Trou grand-rond (<i>foramen rotundum</i>)
zmd	Fosse zygomatoco-mandibulaire

MENSURATIONS

Des mesures ont été effectuées, inspirées des travaux d'Osborn (1912, 1929), Turnbull (1970), Franzen (1972b), Radinsky (1984), Eisenmann (1986) et MacFadden (1986), mais adaptées au matériel à ma disposition, notamment au caractère fragmentaire de nombreux spécimens et au fait que la documentation de référence était principalement iconographique.

Autant que possible, les mesures ont été prises directement sur les pièces; elles ont été éventuellement rectifiées en tenant compte des déformations manifestes (le plus souvent grâce à la confrontation entre les côtés homologues du crâne). Pour les paramètres

impliquant la projection sur un plan, la mesure directe a été affectée d'un coefficient correspondant au cosinus de l'écart angulaire avec le plan de référence. Ce sont les valeurs rectifiées qui sont mentionnées aux tableaux 3 et 4; les mesures approximatives ou celles pour lesquelles subsiste une marge notable d'incertitude sont données entre parenthèses (); les estimations hypothétiques sont suivies d'une astérisque * et leur mode d'évaluation est précisé en renvoi au bas des tableaux.

ESSAIS DE TRAITEMENT BIOMETRIQUE

La comparaison des caractères quantitatifs chez des animaux de stature différente nécessite l'établissement de données relatives, rendues indépendantes des variations de taille, et fait appel à la notion d'allométrie de la forme $Y = a X^b$ où Y est la variable à étudier et X un paramètre de référence. Pour déterminer les courbes de régression correspondantes, les données sont transformées en valeurs logarithmiques (base e) de telle sorte que l'équation devienne linéaire: $\text{Ln } Y = \text{Ln } a + b \text{ Ln } X$, et les diagrammes de dispersion figurés en coordonnées bilogarithmiques.

Le coefficient de corrélation a été calculé d'après la formule donnée par Simpson *et al.* (1960).

Pour étudier les relations entre des variables réputées plus ou moins indépendantes, la formule de l'axe principal réduit est la plus appropriée (Legendre & Roth, 1988). J'ai donc calculé les pentes des droites de régression à partir de l'équation:

$$b = \sqrt{\frac{n \sum y^2 - (\sum y)^2}{n \sum x^2 - (\sum x)^2}}$$

avec $x = \text{Ln } X$ et $y = \text{Ln } Y$ et l'interception de y :

$$\text{Ln } a = \bar{y} - b \bar{x} \quad \text{avec} \quad \bar{x} = \frac{\sum x}{n} \quad \text{et} \quad \bar{y} = \frac{\sum y}{n}$$

Par contre, je me suis servi de la formule des moindres carrés (Simpson *et al.*, 1960) quand le calcul de la régression était effectué dans un but de prédiction (voir ci-après évaluation de LBNC à partir de LNC).

Lorsqu'il s'est agi d'apprécier la valeur relative d'une donnée particulière y_i , le rapport y_i / x_i ne tenant pas compte de la relation d'allométrie, j'ai fait usage, le cas échéant, des transformées a-dimensionnelles que Radinsky a proposées (1984):

$$w_i = e^{[\text{Ln } Y_i - (\text{Ln } a + b \text{ Ln } X_i)]}$$

équation dans laquelle a et b sont respectivement l'ordonnée 0 et la pente de la droite de régression de la variable.

CHOIX DES PARAMETRES

Les paramètres sont représentés schématiquement sur la figure 2 et leur définition est précisée au tableau 2. En ce qui concerne la musculature masticatrice, la disparition des tissus mous sur le matériel fossile supprime la mesure directe du poids des différentes

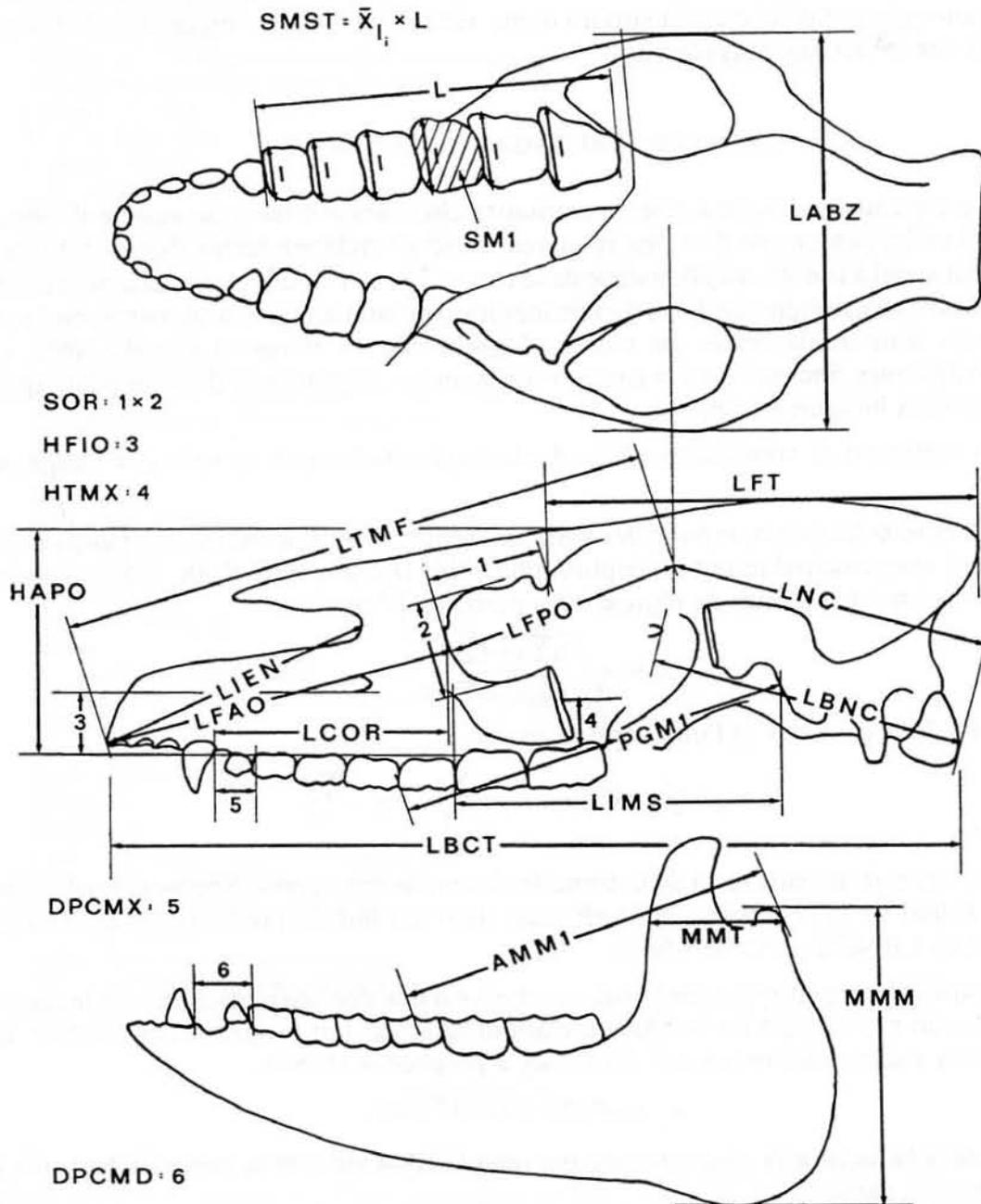


Fig. 2.— Paramètres étudiés (voir définitions au tabl. 2, page suivante).

AMM1	Evaluation du bras de résistance (mandibule): distance entre la pointe du métaconide de M_1 et le bord postérieur du condyle mandibulaire.
DPCMD	Longueur du diastème post-canine mandibulaire, mesuré au niveau osseux du bord postérieur de C au bord antérieur de P_2 (Franzen, 1972b).
DPCMX	Longueur du diastème post-canine maxillaire, mesuré au niveau osseux du bord postérieur de C au bord antérieur de P^2 (Franzen, 1972b).
HAPO	Hauteur du crâne à l'aplomb des apophyses post-orbitaires (hauteur osseuse, sans les dents).
HFIO	Hauteur du foramen infra-orbitaire: distance entre le plancher de cet orifice et le rebord alvéolaire.
HTMX	Hauteur de la tubérosité maxillaire: distance entre le point le plus ventral du plancher de l'orbite et le rebord alvéolo-dentaire.
LABZ	Largeur bizygomatique maximale.
LBCT	Longueur basicrânienne totale du prosthion au bord postérieur des condyles occipitaux.
LBNC	Longueur basale du neurocrâne, mesurée parallèlement au plan basicrânien, du foramen optique au bord postérieur des condyles occipitaux.
LCOR	Distance canine-orbite, du bord postérieur de la canine au bord antérieur de l'orbite, en projection horizontale.
LFAO	Longueur faciale anté-orbitaire: distance oblique du prosthion au bord antérieur de l'orbite, en projection sagittale.
LFPO	Longueur faciale post-orbitaire: distance oblique du bord antérieur de l'orbite au rétrécissement post-orbitaire, en projection sagittale.
LFT	Longueur de la fosse temporale: distance entre le bord postérieur de apophyses post-orbitaires et l'arrière du crâne.
LIEN	Profondeur de l'échancrure nasale: distance entre le prosthion et le fond de l'échancrure, en projection sagittale.
LIMS	Longueur d'insertion du masséter superficiel, du bord antérieur de l'apophyse post-glénoïde au point le plus antérieur de l'insertion du muscle.
LNC	Longueur de la boîte crânienne mesurée parallèlement au plan basicrânien, du rétrécissement post-orbitaire au bord postérieur des condyles occipitaux.
LTMF	Longueur totale du massif facial: distance oblique du prosthion au rétrécissement post-orbitaire, en projection sagittale.
MMM	Moment du levier de force du masséter: distance entre le sommet du condyle mandibulaire et le bord inférieur de la mandibule (pour les équidés, voir MAM <i>in</i> Radinsky, 1984).
MMT	Moment du levier de force du temporal: distance horizontale de l'arrière du condyle mandibulaire au bord antérieur de l'apophyse coronoïde.
PGM1	Evaluation du bras de résistance (sur le crâne): distance entre le bord antérieur de l'apophyse post-glénoïde et le contact P^4-M^1 , au niveau des faces triturantes.
SM1	Surface réelle mesurée de la M^1
SMST	Evaluation de la surface masticatoire des dents jugales: $L P^2-M^3 \times (1 P^2 + 1 P^3 + \dots + 1 M^3) / 6$.
SOR	Evaluation de la surface de l'orbite: longueur de l'orbite (mesurée parallèlement au zygoma) \times diamètre perpendiculaire.

Tabl. 2.— Définition des paramètres utilisés.

<i>Palaeotherium</i>	N°	AMM1	DPC MD	DPC MX	HAPO	HFO	HTOX	LABZ	LBCT	LBNC	LCOR	LFAO	LFPO	LFT	LIEN	LIMS	LNC	LTMF	MM	MMT	PGM1	SM1	SMST	SOR
<i>P. castrense robiac.</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	759	-	-
-	2	-	-	8,5	-	-	24	-	-	-	94	135	-	-	-	-	-	(235)	-	-	-	828	4870	-
-	3	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	4	-	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	773	-	-
-	5	-	-	-	44	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	496	3210	-
<i>P. crassum crassum</i>	1	-	-	15,5	-	21	153 (310)	-	84	128	-	-	-	-	-	109	-	-	-	-	142	-	-	
-	2	-	-	-	-	21	150	-	-	-	-	-	(73)	146	-	105	-	-	-	-	117,5	474	-	-
-	3	143	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	110	50	-	-	-	-	-
-	4	-	21	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	5	-	19,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	6	128,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	109	52	-	-	-	-	-
<i>P. crassum reuquieri</i>	1	-	-	-	21	16,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	416	2734	-
<i>P. crassum robustum</i>	1	-	-	19,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	394	2650	-
<i>P. curtum curtum (1)</i>	1	129,5*	22,5	19,5	(89)	29	-	159	299	142,5*	72	124	(86)	160	(90)	112	128	(209)	144	53*	133	404*	-	(818)
-	2	-	-	15	73,5	20,5	21	-	-	-	83	112	-	-	-	-	-	-	-	-	-	400	-	840
-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	408	-	-
<i>P. curtum frohstessi</i>	1	-	-	(11)	87	31,5	31	-	-	-	88	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	429	2230	924
<i>P. curtum villereali</i>	1	-	-	22,5	(86)	27	24	(182)	-	-	97	135	81	-	102	-	216	-	-	-	-	366	2047	935
-	2	-	-	25	22	-	-	-	-	-	82,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	333	2177	-
-	3	159	27	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	132	58,5	-	-	200	-	-
<i>P. duvali duvali</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	200*	-	-
-	2	76	19,5	-	-	13	13	-	-	-	-	-	(37)	-	-	(68)	-	65,5	28,5	-	-	200*	650	-
-	3	-	20,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. lauricensis</i>	1	-	-	7,5	(39)	11	9	82	155,5	58	52	73,5	24	73	49	62	72	97,5	-	-	78	127	819,5	388
-	2	-	-	9	(38)	12,5	9,5	-	55	49	-	-	30	(64)	-	60,5	67	-	-	-	75,5	137	902	339
<i>P. magnum girondicum</i>	1	-	-	-	(83)	32	26	167	-	-	-	-	85	164	-	126	-	-	-	-	-	917	-	(928)
-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	996	-	-
-	3	-	-	34	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	973	-	-
-	4	170	40	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	137	75,5	-	-	-	-	-
<i>P. magnum magnum</i>	1	223,5	-	48	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	180	79	-	-	1014	-	-
-	2	253	(54)	(48)	-	-	258	545	183,5	187	249	(105)	290	253	206	152	(353)	-	-	-	(258)	1014*	-	(1550)
-	3	-	37,5	36	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	4	-	46,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	(1057)	-	-
-	5	240	36	34	-	-	-	-	-	-	174	-	-	-	-	-	-	176	(90)	-	-	-	-	-
-	6	241	47	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	160	97	-	-	-	-	-
-	7	208	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	158,5	81,5	-	-	-	-	-
-	8	232	37,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	191	88	-	-	-	-	-
-	9	186,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	171,5	63,5	-	-	-	-	-
-	10	228	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	170	78	-	-	-	-	-
<i>P. magnum stehlini</i>	1	-	-	28	-	30,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	2	-	-	30	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	3	-	24,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. medium euzetense</i>	1	141	31	21,5	-	31,5	-	(150)	-	-	102	145	-	-	129	115	-	215	108,5	49	144,5	310	-	(761)
-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	80	-	-	-	-	-	-	-	-	288	-	2276 (782)
-	3	-	-	15	-	22	-	-	-	-	-	(140,5)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	293	-	2282
-	4	-	-	25	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. medium medium</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	349	-	-
-	2	141	16,5	20,5	-	-	-	-	-	101	131	-	-	-	-	-	-	(94)	(57,5)	-	-	370*	-	-
-	3	-	-	-	-	-	(146)	-	-	124,5	-	83	(155)	-	120	116	-	-	-	139	370*	-	992	-
<i>P. medium perrealei</i>	1	146	17	-	-	24	16	-	-	-	79	-	-	-	-	-	-	114	59,5	-	-	342	-	-
-	2	117,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	90	42,5	-	-	-	-	-
-	3	134,5	20,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	110	57	-	-	-	-	-
<i>P. muehlbergi muehlb.</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	521	-	-
-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	517	-	-
-	3	-	-	-	-	27	164	-	128	-	-	85	166	-	119	116	-	-	-	-	-	470*	-	728
-	4	-	29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. muehlbergi praecu</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	532	-	-
<i>P. muehlbergi thaler</i>	1	157	28	18	85	31,5	25	190	308	114	99	138	91	(150)	(124)	118	108	229	127	50	142	601	3486	875
-	2	154,5	25	18	90	28	173	308	114	94	134,5	84,5	(151)	117	120	104	219	121	53,5	149	566	3473	(1080)	
<i>P. siderolithicum (7)</i>	1	-	-	-	20,5	16,5	115,5	220*	67	-	-	-	-	-	-	-	-	87	-	-	103,5	192	1604	-
-	2	-	-	14,5	-	-	-	246,5	-	-	100	-	-	-	-	-	-	98	-	-	117	243	1653	-
-	3	-	-	9,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	179	-	-
-	4	-	-	12	-	18,5	-	-	-	-	69,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	236	-	-
-	5	-	-	15	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	233	1449	-
-	6	-	-	15,5	-	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	201	1383	-

Tabl. 3.— Mesures effectuées sur les crânes de *Palaeotherium*.

La définition des paramètres est donnée au tableau 2. La numérotation des spécimens fait référence au tableau 1. Voir dans le texte la procédure adoptée pour les mesures. Les données entre parenthèses () sont affectées d'une marge d'incertitude. Les données soulignées par une astérisque * sont des estimations dont l'explication est renvoyée au bas du tableau.

- (1) AMM1 et MMT estimés à partir du schéma reconstitué; LBNC calculé à partir de LNC; SM1 estimé d'après la moyenne des 2 autres spécimens du même taxon.
- (2) SM1 supposé identique à Ma-1279/450.
- (3) SM1 supposé identique à 213742 (même longueur P₂-P₄).
- (4) SM1 estimé d'après GY-429.
- (5) SM1 id.; LBNC calculé d'après LNC.
- (6) SM1 estimé d'après les surfaces de M² et M³ en adoptant les rapports de proportions observés sur d'autres spécimens.
- (7) LBCT estimé d'après les surfaces des dents par rapport à F6-529.

masses musculaires, que Turnbull (1970) considère comme une donnée essentielle dans son étude sur les mammifères actuels. A partir des traces d'insertion sur l'os, on peut cependant apprécier dans une certaine mesure l'importance relative des différents muscles et les facteurs géométriques conditionnant leur rendement fonctionnel. J'ai donc repris les paramètres définis à ce sujet par Radinsky, dans une publication, déjà citée, sur le développement phylétique de la face chez les équidés (1984).

PARAMETRES DE REFERENCE

1) Dans cette même note, Radinsky a préconisé d'utiliser la longueur du neurocrâne comme valeur de référence de la stature générale, plutôt que la longueur basicrânienne totale habituellement prise en considération. Pour justifier cette option, il faisait remarquer: a) que cette dernière inclut déjà la région faciale et n'est donc pas une variable indépendante; b) que la longueur du neurocrâne est une donnée conservatrice, très stable. La variable qu'il adoptait, BRCL, est la distance séparant le foramen optique du bord antérieur du foramen magnum, (mesurée parallèlement à l'axe basicrânien, me semble-t-il). Pour plus de commodité, j'ai préféré prendre comme limite postérieure la face arrière des condyles occipitaux; la variable ainsi définie est notée ici LBNC.

Le foramen optique n'est pas toujours accessible, d'où la nécessité d'une autre évaluation de la longueur de la boîte crânienne. Comme le rétrécissement post-orbitaire correspond assez précisément au bord antérieur des lobes olfactifs chez les Equoidea, cette 2ème variable, LNC, se définit comme la distance entre ce rétrécissement post-orbitaire et le bord postérieur des condyles occipitaux, mesurée parallèlement au plan de base du neurocrâne. LBNC et LNC sont liés par une forte corrélation chez les paléothériidés ($r = 0,98$) (tabl. 8, p. 207). Pour 2 spécimens de *Palaeotherium* dont la position du foramen optique était inconnue, j'ai donc estimé LBNC à partir de l'équation de régression des 2 variables.

2) Une grande partie des spécimens auxquels j'ai eu affaire sont fragmentaires et ne possèdent plus leur boîte crânienne. Il a fallu chercher un paramètre de substitution. Or de nombreux travaux font état d'une forte corrélation existant chez les mammifères entre la taille des dents (longueur, ou largeur, ou surface $L \times l$ d'une dent ou d'un groupe de dents) et la stature générale (poids du corps, longueur du crâne ou longueur tête + corps etc.) (Gingerich *et al.*, 1982), corrélation d'autant plus étroite que l'on considère un ensemble plus homogène.

J'ai donc recherché une référence de la stature générale au niveau des dents jugales supérieures, souvent les seules conservées, car la plupart des crânes sont dépourvus de leur mandibule.

La surface globale de ces dents serait relativement facile à estimer, par exemple en faisant le produit de la longueur P^2-M^3 par la largeur moyenne des 6 dents (SMST). Mais les séries dentaires ne sont pas toujours complètes! En outre, Pilbeam et Gould (cités par Gingerich *et al.*, 1982) ont montré que, dans un échantillonnage de rongeurs, primates et artiodactyles, la surface globale des dents jugales croissait selon un modèle plus métabolique (pente voisine de 0,75) que géométrique (pente voisine de 0,67), à cause d'une forte allométrie positive des prémolaires et des dernières molaires, tandis que les M^1 et les

	AMM1	HFIO	HTNX	LBCT	LBNC	LCOR	LFAO	LFPO	LFT	LIEN	LIMS	LTMF	MMM	MNT	PGM1	SM1	SMST	SOR
(1)																		
<i>Plagiolophus annectens</i>	94	-	14	206,5	-	74,5	102	38	98	65	76	140	64,5	29,5	97	185*	-	742
-	-	-	12	-	-	74,5	(107)	-	-	-	-	-	-	-	-	240	1223	-
-	-	-	14	-	-	72	-	36	-	-	-	-	-	-	-	196	1183	806
-	-	-	13,5	-	76,5	-	-	39,5	98,5	-	(73)	-	-	-	-	99	165	-
<i>Plagiolophus javali</i>	-	-	-	350	-	130	181	59	142	-	124	240	-	-	168	429	2299	2240
-	136	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	110	48	-	-	-	-
<i>Plagiolophus minor</i>	-	-	10	-	-	53	84	34,5	-	46	66	118,5	-	-	84	132	698	906
<i>Paraplagiolophus codic.</i>	-	-	-	-	-	55,5	88	-	-	46	-	-	-	-	-	234	1419	896
<i>Leptolophus noulett</i>	-	-	6,5	(180)	(59)	(76)	(96)	28	(62)	(48)	60	(135)	-	-	(90)	176	697	650
-	78,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	63	19	-	-	-	-
<i>Pachynolophus livinier.</i>	-	-	5,5	-	51,5	48	-	32,5	(62)	-	53	-	-	-	66	58	520	668
-	54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	40	24	-	-	-	-
<i>Pachynolophus lavocati</i>	-	-	-	-	57	-	-	35,5	60	-	50	-	-	-	65	84	483	684
<i>Propalaeotherium parvu.</i>	-	-	-	-	-	-	-	(31)	67	-	(55)	-	-	-	65	91	535	-
<i>Propalaeotherium issel.</i>	-	-	8	-	64,5	-	-	33,5	68	-	62	-	-	-	89,5	183	1118	649
<i>Anchilophus depereti</i>	-	-	5,5	-	55	56	-	29	(67)	-	59	-	-	-	70	109	620	(632)
<i>Hyracotherium vulpiceps</i>	60	5	-	126,5	(48)	(38,5)	53,5	31	49	20,5	49	84,5	38	22,5	52,5	57	313	412
<i>Mesohippus darwini</i>	-	13	-	184	(62)	66	85	45	73	39	68	(130)	-	-	86	143	986	878
<i>Mesohippus sp.</i>	-	-	10,5	-	63	-	-	37,5	68,5	-	65,5	-	-	-	64	144	-	961
<i>Miohippus equiceps</i>	100	15	-	256	(76)	97	130	(54)	100	47	78	184	90	38	100	205	1397	1496
<i>Miohippus meteuolophus</i>	96	14	-	203	(64)	86	110	40	74	40	61	150	70	32	88	185	1200	910
<i>Miohippus quartus</i>	-	15	-	-	(76)	-	-	48	89	-	84	-	-	-	94	169	-	1216
-	-	-	-	217	(74)	80	105,5	50,5	84	-	86	156	-	-	100	-	1310	1248
<i>Miohippus validus</i>	-	20	-	245	(92)	94	123	51	108	61	84	174	-	-	108	283	1841	1120
<i>Parahippus nebrascensis</i>	168	26	-	359	(120)	148	198	62	142	77	136	260	138	55	162	564	3549	1950
<i>Hypohippus osborni</i>	166	23	-	373	(126)	151	200	50	(165)	83	138	250	133	(50)	168	634	(3857)	1394
<i>Merychippus republican.</i>	-	27	-	302	(96)	130	172	58	114	76	131	230	-	-	140	336	2540	1932
<i>Merychippus sejunctus</i>	156	-	-	321	(104)	134	182	54	114	67	138	236	136	50	149	331	2596	1980
<i>Merychippus sphenodus</i>	-	31	-	-	(108)	-	-	64	(130)	-	154	-	-	-	162	387	2797	1911
<i>Pliohippus leidyanus</i>	210	56	56	440	(126)	210	267	83	160	156	203	350	(203)	56	208	526	4027	2264
<i>Pliohippus pernix</i>	207	40	-	-	(115)	-	-	68	138	-	(188)	-	169	55,5	(204)	512	3953	(2200)
<i>Hipparion dolichops</i>	202	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	171	60	-	420	-	-
<i>Cormohipparion antelop.</i>	-	46,5	-	454	(141)	201	270	56,5	(157)	113,5	203,5	326,5	-	-	201,5	566	4397	1902
<i>Cormohipparion occiden.</i>	-	33	-	-	(138,5)	-	-	150	-	-	199,5	-	-	-	196,5	-	2133	-
-	-	42	-	-	(130,5)	-	-	138,5	-	-	188	-	-	-	206,5	604	2454	-
<i>Cormohipparion sp.</i>	-	27	-	318,5	(100)	135,5	180,5	56	119	63,5	133	(236,5)	-	-	143	306	2209	1833
<i>Equus insulatus</i>	-	75	-	-	(137,5)	-	-	160,5	-	-	273	-	-	-	257	390	-	3112
<i>Equus caballus</i>	252	65	66,5	532	161	260	329,5	84	183	170	226	413,5	227	69	242	628	4575	3460
<i>Eotitanops borealis</i>	-	-	-	315	-	98	151	-	144,5	-	115,5	-	-	-	-	358	-	1244
<i>Eotitanops princeps</i>	154,5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	95,5	58	-	-	-	-
<i>Palaeosyops leidy</i>	-	-	-	429	-	108,5	160	-	222	-	192	-	-	-	-	790	-	2440
<i>Limnolophus priscus</i>	-	-	-	375,5	-	71	132	-	209	-	146	-	120	83,5	186,5	-	3704	-
<i>Telmatherium ultimum</i>	-	-	-	515,5	232,5	129	202	-	289	-	249	-	-	-	291	1462	-	2755
<i>Teleodus primitivus</i>	320	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	200	116,5	-	-	-	-
<i>Manteoceras manteoceras</i>	236	-	-	467	-	112	112	-	249	-	224	-	174	106	240	919	-	2090
<i>Metarhinus earli</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	212	-	182	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mesatirhinus pettersoni</i>	-	-	-	446	-	105	162	-	249	-	213,5	-	-	-	233,5	701	-	2149
<i>Allops marshi</i>	349	-	-	-	-	-	-	-	413	-	400	-	213	131	-	-	-	-
<i>Allops walcottii</i>	343	-	-	-	-	-	-	-	406	-	386	-	233	114	-	-	-	-
<i>Allops angustidens</i>	316	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	209	111	-	-	-	-
<i>Dolichorhinus hyognath.</i>	286,5	-	-	560	-	146,5	209	-	298	-	262	-	151	106,5	280	1025	-	2921
<i>Brontops brachycephalus</i>	333,5	-	-	593	-	112	147	-	373	-	347	-	230,5	105,5	-	2428	-	3129
<i>Brontops robustus</i>	457	-	-	760	-	115	173	-	466	-	440	-	360	164	-	4028	-	4656
<i>Brontops dispar</i>	421	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	213	130	-	-	-	-
<i>Menodus giganteus</i>	484	-	-	(820)	-	173	(220)	-	500	-	466	-	333	160	-	5244	-	6497
<i>Menodus trigonoceras</i>	402	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	260	131	-	-	-	-
<i>Menodus torvus</i>	424	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	229	141	-	-	-	-
<i>Diplocionus bicornutus</i>	386	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	257	119	-	-	-	-
<i>Diplocionus tyleri</i>	480	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	400	171	-	-	-	-
<i>Brontotherium hatcheri</i>	439	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	316	142	-	-	-	-
<i>Brontotherium gigas</i>	442	-	-	837	-	116	160	-	556	-	507	-	294	131	486	5495	-	7733
<i>Brontotherium curtum</i>	-	-	-	780	-	115	151	-	493	-	486	-	-	493	4681	-	-	10133
<i>Brontotherium leidy</i>	410	-	-	-	-	-	-	-	427	-	433	-	297	136	-	-	-	-
<i>Brontotherium medium</i>	542	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	394	201	-	-	-	-
<i>Hyrachyus princeps</i>	163	-	-	346,5	-	-	161	-	(152)	-	140	-	129,5	75	-	450	-	-
<i>Hyracodon nebrascensis</i>	122	-	-	290	-	-	113,5	-	163,5	-	103,5	-	120	50	-	540	-	1878
<i>Metamynodon planifrons</i>	318	-	-	546	-	-	186	-	336	-	240	-	210	96	-	2736	-	3060
<i>Cadurotherium ardynen.</i>	234	-	-	-	-	-	132	-	-	-	-	-	180	82	-	1368	-	-
<i>Trigonias osborni</i>	240	-	-	450	-	-	165	-	235	-	195	-	160	93	-	(999)	-	3150
<i>Rhinoceros unicornis</i>	292	-	-	645	202	-	250	-	280	-	242	-	237	117	281	2230	-	4556
<i>Protapirus validus</i>	111	-	-	281	-	-	120	-	131	-	(105)	-	86	51	-	261	-	1454
<i>Tapirus terrestris</i>	206,5	-	-	493	-	-	216,5	-	240	-	226,5	-	170	100	-	356	-	5155

Tabl. 4.— Mesures effectuées sur le matériel de comparaison. Voir légende tableau 3.

(1) SM1 estimé d'après la longueur de l'ectolophe et en tenant compte du degré d'abrasion.

M² étaient plus stables et se conformaient mieux au modèle de développement géométrique. Chez les paléothériidés, on observe aussi des variations plus ou moins antagonistes dans la molarisation des prémolaires et le développement des M3 (Remy, 1967: 35) qui laissent également penser que les lères molaires se situent dans la zone la plus stable de la dentition.

J'ai donc adopté comme principal paramètre dentaire de référence, la surface de la M¹ (SM1). Mais, par suite de la forme losangique des molaires supérieures des paléothères, liée à l'obliquité de l'ectolophe et à l'importance du parastyle, le produit Lxl généralement retenu, se compare mal à celui des molaires d'équidés, plus carrées. J'ai donc été obligé de mesurer la surface réelle des dents, à partir de photos ou de dessins réalisés à la chambre claire. Le paramètre a par ailleurs été porté à la puissance 0,5 pour les confrontations avec des variables unidimensionnelles (SM1⁻⁵).

Pour étudier l'évolution de la surface des dents dans le groupe *siderolithicum-medium*, je me suis, par exception, servi d'évaluations de surface plus simples à établir: D x d (Remy, 1967, 1985).

Le traitement statistique des données est resté le plus souvent élémentaire. Une étude mathématique plus poussée était hors de ma portée; il est d'ailleurs probable qu'une partie des relations mises en évidence se seraient révélées peu significatives eu égard au petit nombre de spécimens disponibles dans chaque cas.

Je tiens donc à souligner que les résultats mentionnés ne doivent être considérés que comme des indications destinées à objectiver mieux que la simple observation,

- les relations allométriques intragénériques telles qu'elles se présentent en l'état actuel des connaissances,
- leur signification au regard des taxons de référence,
- les particularités des diverses lignées spécifiques.

CADRE SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENETIQUE

Il me paraît nécessaire de rappeler, pour commencer, les données de base admises actuellement dans ce domaine.

Comme je l'ai souligné précédemment, le travail descriptif que je présente ici n'avait pas pour objectif d'ouvrir une discussion sur le plan phylétique et ne m'a pas amené à modifier fondamentalement le cadre systématique élaboré par Franzen, auquel je me suis conformé pour l'essentiel.

En se fondant principalement sur l'analyse morphologique des dents, mais aussi sur la forme générale du crâne et les proportions des métapodes, Franzen a recherché les modalités (anagénétiques et cladogénétiques) de l'évolution endémique du genre *Palaeotherium*. Je renvoie à sa thèse (1968) pour le détail de son argumentation, dont on retiendra ici seulement les grands traits.

Franzen distinguait donc 13 lignées spécifiques de paléothères: *eocaenum*, *lautricense*, *siderolithicum*, *ruetimeyeri*, *pomeli*, *castrense*, *magnum*, *medium*, *crassum*, *curtum*, *muehlbergi* et *duvali*, ainsi que *renevieri* qu'il me paraît toutefois préférable de considérer comme une sous-espèce de *crassum* (Remy, 1985: 208). Il faut

ajouter à cette liste deux formes espagnoles définies ultérieurement: *P. crusafonti* CASANOVAS, 1975 et une nouvelle espèce encore innommée de Llamaquique (Casanovas & Santafé, à paraître). Peut-être faut-il évoquer aussi la description récente de deux taxons voisins des paléothères: *Pseudopalaetherium longirostratum* FRANZEN, 1972 et *Cantabrotherium truyolsi* CASANOVAS & SANTAFÉ, 1987.

Dans les lignées qu'il avait discernées, Franzen mettait en lumière l'existence d'un certain nombre de chronoclines, qu'il présentait sous la forme de sous-espèces hétérochrones, chez *P. ruetimeyeri*, *medium*, *crassum*, *duvali*, *curtum* et *muehlbergi*. Chez ce dernier, j'ai moi-même distingué une sous-espèce supplémentaire (Remy, 1985).

Il proposait aussi quelques filiations interspécifiques: *eocaenum-lautricense*, *eocaenum-siderolithicum*, *medium-crassum*, *crassum-renevieri* (cf. supra), *castrense-magnum*. En outre, il n'excluait pas la possibilité que *ruetimeyeri* (en qui Stehlin voyait la souche de tous les *Palaeotherium* ludiens de taille moyenne) soit l'ancêtre direct de *muehlbergi* (Franzen, 1968: 109, 143), bien qu'il ait opté finalement pour l'indépendance des 2 espèces.

Mais, dans l'ensemble, les relations phylétiques entre les différentes espèces restent obscures. Franzen soulignait ainsi l'origine cryptique de la plupart des lignées de paléothères et formes affines, qui apparaissent dans les gisements d'Europe occidentale les unes après les autres, sans précurseurs connus, comme par vagues d'immigrations successives. Il notait ainsi l'apparition d'*eocaenum* dans le niveau du Calcaire Grossier Supérieur (aujourd'hui niveau mammalien MP 13), de *ruetimeyeri* et *castrense* dans celui d'Egerkingen (MP 14), de *pomeli* dans celui du Castrais (MP 16), de *duvali* et *muehlbergi* dans celui de Fons 1 (MP 17), de *medium* et *curtum* dans celui d'Euzet (MP 17) et enfin de *Pseudopalaetherium longirostratum* dans celui de Ronzon (MP 21). De leur côté, Casanovas & Santafé (1987) situent dans l'Headonien supérieur (MP 19) l'apparition de *Cantabrotherium truyolsi*. Les faunes asiatiques n'ayant jamais livré de formes apparentées, Franzen a suggéré récemment (1989) que ces apparitions successives pourraient être des immigrations d'origine africaine.

Il faut enfin signaler que cet auteur distinguait aussi 2 groupes de formes chez les *Palaeotherium* du Ludien, sans en tirer toutefois de conséquences sur le plan systématique, un groupe A à crâne étroit et dents allongées à faibles mésostyles (*magnum*, *siderolithicum*, *medium*) et un groupe B à crâne large, dents larges à forts mésostyles et métapodes larges (*muehlbergi*, *curtum*, *duvali*).

SIGLES DES COLLECTIONS

AMNH	American Museum of Natural History, New York
BMNH	British Museum (Natural History), Londres
EMP	Ecole Nationale supérieure des Mines, Paris (aujourd'hui au MNHN)
ENP	Ecole Normale supérieure, Paris
FMA	Université de Provence, Marseille (coll. Vasseur)
FMO	Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier
FPO	Université de Poitiers
FSL	Université Claude Bernard, Lyon
GSM	Geological Survey and Museum, Londres

GST	Geiseltalsammlung, Martin-Luther Universität, Halle
ITÜ	Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen
MAV	Musée Requien, Avignon
MBA	Naturhistorisches Museum, Bâle
MBO	Muséum d'Histoire Naturelle, Bordeaux
MCZ	Museum of Comparative Zoology, Cambridge Mass., USA
MLA	Musée géologique, Lausanne
MLY	Musée Guimet d'Histoire Naturelle, Lyon
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris
MPU	Musée Crozatier, Le Puy en Velay
MTB	Musée d'Histoire Naturelle Victor Brun, Montauban
MTO	Musée d'Histoire Naturelle, Toulouse (coll. Noulet)
UF	Florida State Museum, Gainesville FL., USA

DESCRIPTIONS

Genre *PALAEOTHERIUM* CUVIER, 1804
Palaeotherium castrense NOULET, 1863
 (Pl. 1-1 à 3; fig. 3)

Matériel

P. castrense castrense NOULET, 1863

- Coll. Lycée de Castres (voir Franzen); (Les Bessous, Castrais): fragment de mandibule comportant la branche horizontale et la partie antérieure de la branche montante dext. avec P3-M3 dext. et M3 sin. très usées (Franzen, pl. 5-4); lectotype.
- Pas d'autre document crânien.

P. castrense robiacense FRANZEN, 1968

- FSL 6535: double série de dents jugales maxillaires, P1 à M3 sin. et dext., sans données anatomiques; holotype.
 - FSL 6536: crâne incomplet, brisé en arrière du palais et des orbites avec C-P1-M3 sin. et dext., modérément usées, et les alvéoles de I1-3; très aplati dorso-ventralement (description *in* Franzen).
 - FMO RbS-531: maxillaire avec P2-M3 sin. et P3-4 dext. assez usées.
 - FMO RbS-532: fragment de maxillaire sin. avec M2-3 usées.
 - FSL 4700: branche horizontale de mandibule dext. avec (alv. I-C) et P2-M3 modérément usées (Franzen, pl. 5-2).
 - FSL 4703: branche horizontale de mandibule dext. avec (alv. C-P1-2) et P3-M3 modérément usées (Franzen, pl. 5-3).
 - FMO RbS-533: branche horizontale de mandibule dext. avec (alv. C-P1-2) et P3-M3 assez usées.
- Tous ces spécimens proviennent de Robiac.

Crâne

La longueur totale du crâne est inconnue. Tout au plus peut-on noter que l'espèce présente une stature intermédiaire entre *P. muehlbergi thaleri* et *P. magnum girondicum*, si l'on en juge d'après la surface de la M¹.

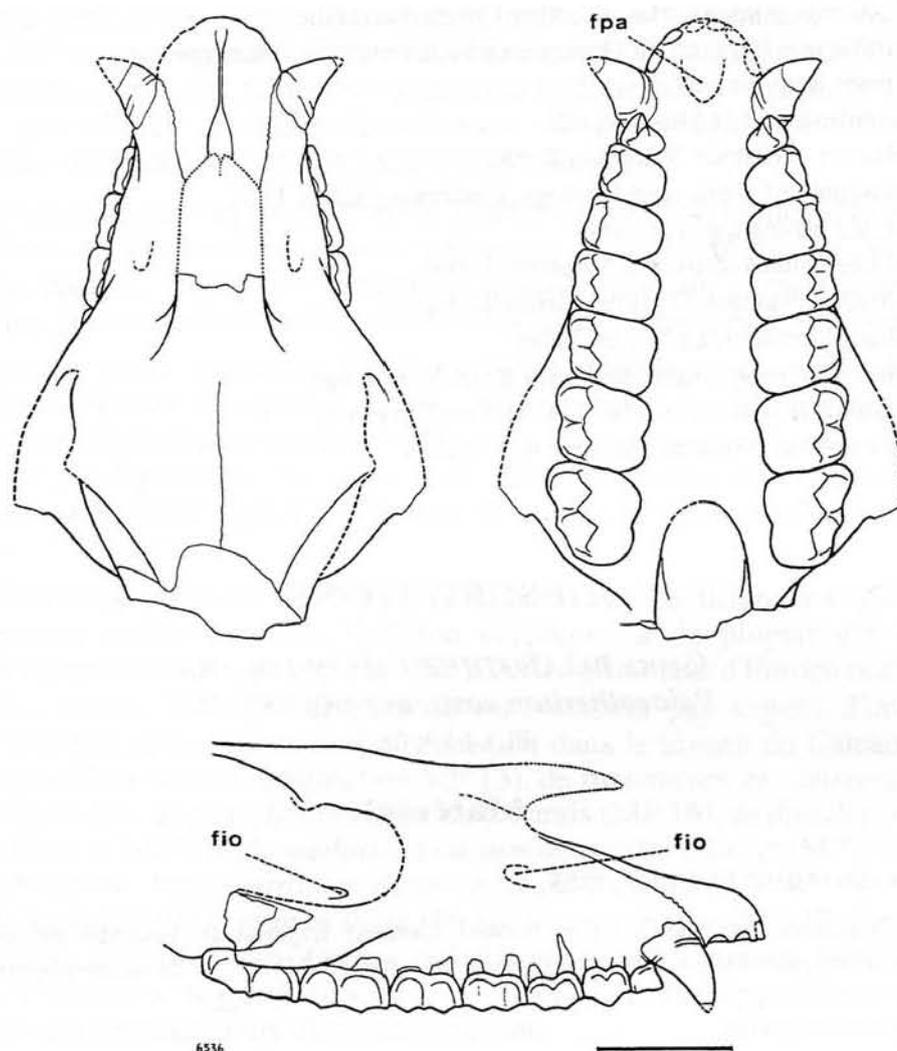


Fig. 3.—Crâne de *P. castrense robiacense*, d'après FSL 6536, complété par FMO Rbs-531 (Robiac) (voir légende p. 111).

Une reconstitution limitée à la région faciale a été tentée à partir de 6536 (fig. 3). Il s'en dégage une impression de robustesse et de lourdeur. Il a toutefois fallu faire appel à 2 autres spécimens, Rbs-531 et 532, pour restituer la dimension verticale.

Le museau de 6536 paraît relativement large au niveau des canines qui sont proéminentes et fortement déjetées vers l'extérieur. Cette grande largeur est moins évidente à l'arrière de l'arcade dentaire; après correction de l'écrasement post mortem, il ne semble pas que la largeur de la gouttière linguale ait mesuré plus de 1,5 largeur de dent en face des molaires. Le diastème post-canine est nul, les dents sont en série continue; la distance C-P² mesure environ 9 mm au niveau alvéolaire, soit moins de 6% de la longueur P²-M³. Je ne crois pas que cette absence de diastème soit consécutive à une compression antéro-postérieure, comme le supposait Franzen (1968: 43): l'os paraît intact à cet endroit. Il faut rappeler cependant que la mandibule 4700 présente un diastème non négligeable (12.4% de

la longueur P_2-M_3 , d'après Franzen, 1972b).

On devine la fenêtre palatine antérieure (fissura palatina), malgré l'écrasement: elle présente un contour losangique. La région prémaxillaire est peu allongée, les incisives n'étant que faiblement décalées en vue latérale. La symphyse médiane était probablement courte, prolongée en arrière par une étroite fissure.

Le prémaxillaire qui se termine en pointe au-dessus de P^3 forme un bourrelet épais et aplati sur le rebord ventral de l'ouverture nasale; celle-ci ne devait guère dépasser vers l'arrière le bord antérieur de P^4 . Le maxillaire ne participait donc que peu ou même pas du tout au rebord nasal, pour peu que le nasal se soit prolongé en avant sur quelques mm.

Le bord antérieur de l'orbite se profile approximativement au-dessus de la limite M^1-M^2 (Rbs-531: id.). Son rebord externe n'est pas en relief par rapport au plancher orbitaire, mais largement arrondi.

L'arcade zygomaticque mesure 33,5 mm de largeur à l'arrière de l'orbite sur RbS-531; chez celui-ci, comme chez RbS-532, on peut voir qu'elle est fortement rétrécie à sa racine antérieure sous l'orbite. Sa face externe est plane, son rebord ventral très épais — jusqu'à 1 cm —, avec des rugosités d'insertion très puissantes pour le masséter.

Le seul orifice intra-orbitaire visible sur RbS-531 est l'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire, oblique postéro-médianement à l'aplomb de M^2 , à 35 mm du rebord orbitaire. Le bord postéro-externe du foramen infra-orbitaire antérieur, qui est relativement élevé au-dessus du plan alvéolaire (44 mm), se situe en face du milieu de P^4 . Par suite, la longueur du canal infra-orbitaire peut être estimée à 63 mm, ce qui correspond à plus de 2 longueurs de molaires.

La tubérosité maxillaire était courte au-delà de M^3 , mais le crochet ptérygoïdien semble avoir été assez loin derrière.

En vue dorsale, les nasaux du crâne 6536 sont très étroits; la longueur de leur extrémité libre est inconnue.

Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne, enfin, est très reculé, déporté à 50 mm au moins en arrière des apophyses post-orbitaires, comme chez les *Palaeotherium* ludiens.

Toute la partie postérieure du crâne est inconnue.

Mandibule

La branche horizontale de la mandibule est haute; son bord ventral, concave sous les prémolaires, présente un renflement à l'arrière de la symphyse et se redresse fortement en avant. La symphyse est courte, n'atteignant pas la minuscule P_1 , et relativement large; le secteur incisif est peu allongé. Le foramen mentonnier se situe sous P_2 lorsqu'il est simple, ou bien de part et d'autre de cette dent s'il est dédoublé. La région angulaire est peu développée en arrière et son pourtour plus ou moins en relief. Comme le notait Franzen, le bord antérieur de la branche montante est perpendiculaire au plan occlusal et se termine par une apophyse coronoïde haute, élancée et dont la pointe est recourbée vers l'arrière. La région condylienne n'est pas connue.

Palaeotherium magnum CUVIER, 1804
(Pl. 1-4, 2, 3; fig. 4-6 [Remy, 1985, pl. 1, 2, 3, 4-1])

Matériel

P. magnum stehlini DEPÉRET, 1917

- Aucun crâne.

P. magnum girondicum DE BLAINVILLE, 1846

- MNHN 1873-528 (Vitry): squelette complet, attribué par Franzen (p. 55) à cette sous-espèce d'après sa provenance (2ème Masse du Gypse). Le mauvais état de ce spécimen et les conditions de sa présentation ne permettent aucune observation crâniologique (voir pl. 3-1).
- FMO SCX-3 (Ste-Croix-de-Brignon): crâne juvénile un peu écrasé sur le côté gauche et incomplet (la base de l'arrière-crâne et l'avant du museau manquent) avec P1 sin. et D2-4-M1-2 sin. et dext. (Remy, 1985, pl. 1,2-1, fig. 3,4).
- FMO SCX-36 (Ste-Croix-de-Brignon): maxillaire sin. avec C-P1-M2-3 (Remy, 1985, pl. 2-2).

P. magnum magnum CUVIER, 1804

- MNHNGY-284 (2812) (Montmartre): fragment de crâne avec la mandibule, seulement dégagé du côté droit, très abimé et fortement aplati, avec toute la dentition (Cuvier, 1835, pl. 131-1; de Blainville, 1839-64, pl. 1).
- FSL 213740 (Mormoiron): squelette complet; la tête, restée engagée du côté gauche dans le bloc de gypse, est écrasée verticalement et déjetée vers la gauche. La dentition révèle un animal adulte (Roman, 1922, pl. 1, 2-1).
- FSL 6628 (Mormoiron): fragment facial dégagé du côté gauche avec I3-P4 sup. et P1-4 inf. (Roman, 1922, pl. 3-1).
- FMO UM-4295 (Mormoiron?): fragment facial dégagé du côté gauche avec (rac. de C)-P1-M2 sup et (P1-M1)-M2-3 inf.

On trouve en outre dans les collections un certain nombre de fragments de maxillaires de détermination subsppécifique parfois incertaine, mais où peuvent être glanés encore quelques détails anatomiques. Entre autres: MTO PHQ-2102 (Caylux) (Stehlin, 1904b, p. 170) et MNHN Qu-7358 (1893-11) (Bach), attribués par Franzen à *stehlini*; MNHN EBA-475 (AC-2815) (Le Saillant) (de Blainville, 1839-64, pl. 5: "*P. magnum* de Bordeaux"), type de *girondicum*; plusieurs fragments de la Débruge (FLY, MAV, MNHN, MTO); MNHN GY-286 (Gypse de Paris) (Cuvier, 1835, pl. 124-1, de Blainville, 1839-64, pl. 5); MTO PHQ-1635 (Bach), un arrière-crâne sans dents (Brunet, 1974); MPU (Mont-Anis) (Franzen, p. 60); FMO UM-3390 (Ph. du Quercy)...

Pour ce qui est des mandibules: MNHN 1935-55 (Méthamis) et Qu-7356 (Ph. du Quercy) (*stehlini*); MNHN 2798 (La Débruge) (*girondicum*); MNHN GY-287 (Cuvier, 1835, pl. 129-1), GY-? (de Blainville, 1839-64, pl. 2), GY-288, GY-310, (Montmartre), FSL 213742 (Roman, 1922, pl. 2-2) et 6629 (ibid. pl. 4-1) (Mormoiron), MNHN Qu-7366 (Ph. du Quercy) (*magnum magnum*)...

Crâne

Les publications traitant de l'anatomie crânienne chez *P. magnum* ne sont pas nombreuses à ma connaissance: Roman (1922) a décrit la tête du squelette de Mormoiron; Franzen a inclus quelques caractères crâniens dans sa diagnose spécifique et il a réfuté l'existence supposée de fosses préorbitaires; Brunet (1974) a minutieusement analysé un arrière-crâne du Quercy et j'ai moi-même fait connaître récemment le spécimen de Ste-Croix-de-Brignon (Remy, 1985). La description qui suit fera largement appel à ces divers papiers.

J'ai tenté (fig. 6) une reconstitution de la pièce la plus complète, la tête de Mormoiron

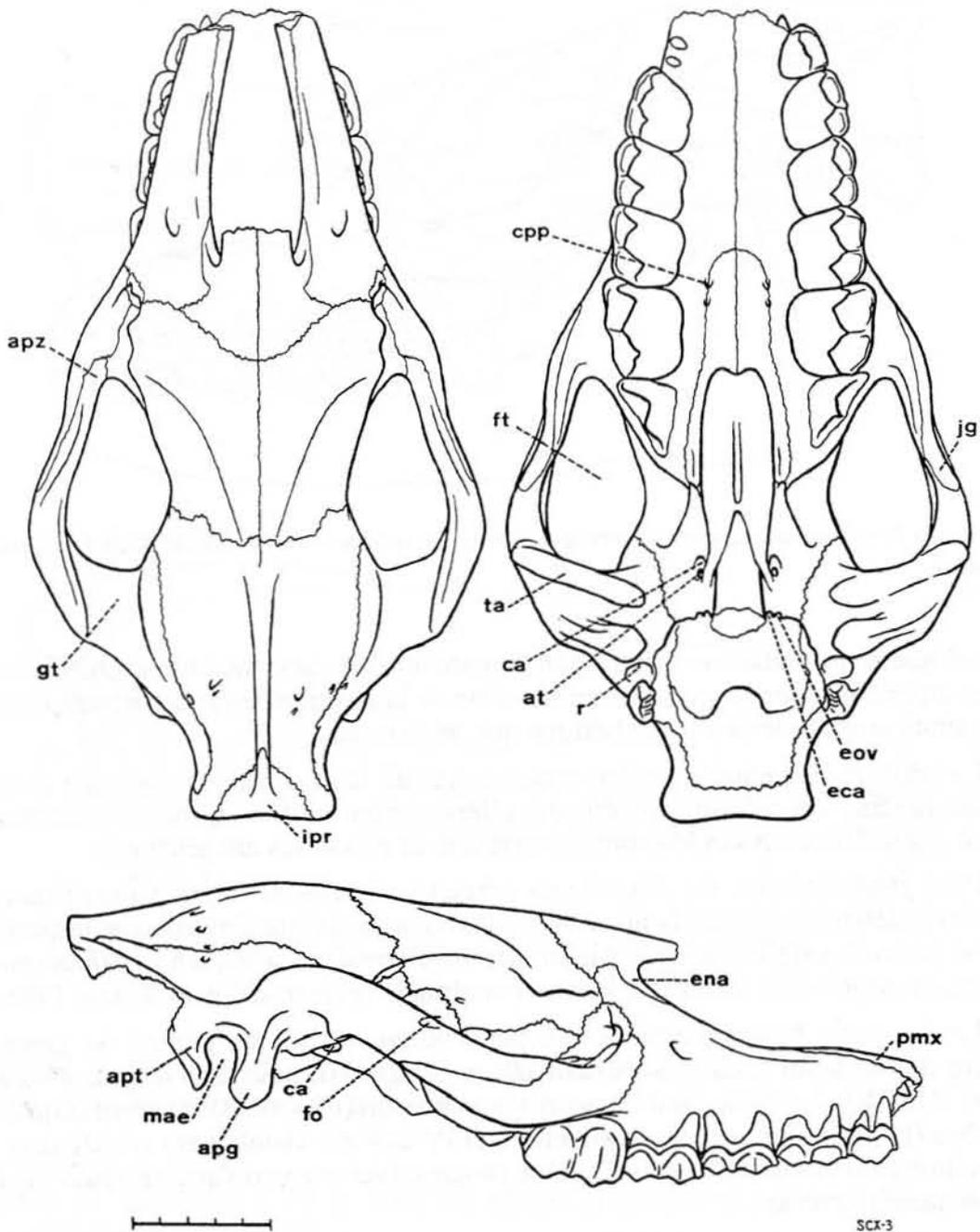


Fig. 4.— Crâne (juvénile) de *P. magnum girondicum* FMO Scx-3 (Ste-Croix-de-Brignon) (voir légende p. 111).

(FSL 213740). Celle-ci est hélas fortement aplatie (pl. 2); la largeur ne semble pas avoir été notablement affectée, mais il n'est pas possible de déterminer avec certitude les dimensions verticales. C'est une orientation oblique qui donne la vision la moins déformée, mais même ainsi l'orbite apparaît écrasée et mal définie; le zygoma est en outre déjeté ventralement, la mandibule est écrasée et cache en partie la série dentaire supérieure. Enfin, aucune suture n'est discernable. La figure 6 redonne à la cavité oculaire ses proportions habituelles; la

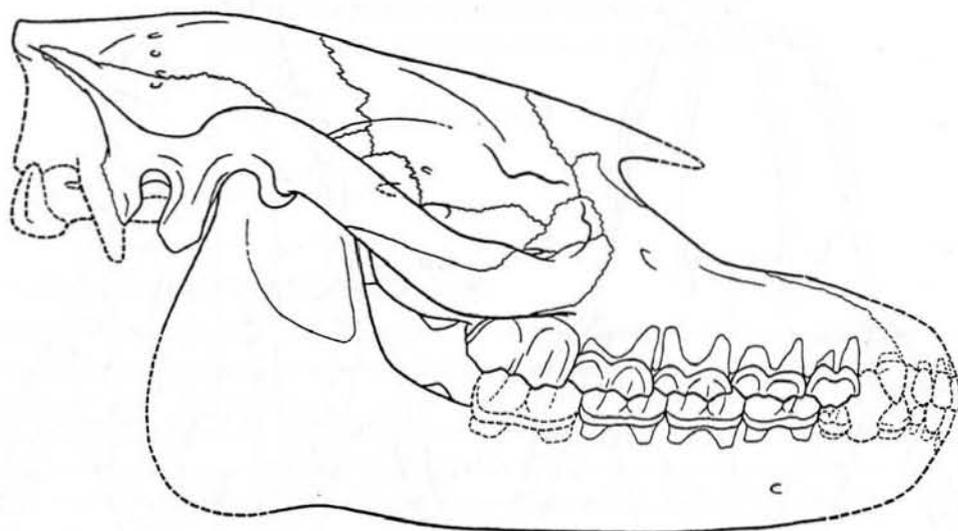


Fig. 5.— Essai de reconstitution d'une tête juvénile de *P. magnum girondicum*, inspiré de FMO Scx-3 (crâne) et Scx-39 (mandibule).

morphologie mandibulaire est rétablie en prenant modèle sur la mandibule 6629 et les dents jugales supérieures sont esquissées en fonction de la position des antagonistes. C'est donc une restitution quelque peu hypothétique que je propose.

Les différences entre ce crâne représentatif de la sous-espèce nominale et celui de *girondicum* (fig. 4 et 5) sont probablement liées surtout à l'immaturation de ce dernier et ne peuvent guère être considérées comme reflétant un processus anagénétique.

Plus généralement, les documents crâniens répertoriés ici sont insuffisants pour alimenter le débat concernant la place de *girondicum* dans la lignée *magnum*; la question de savoir si *girondicum* s'insère en position intermédiaire dans la séquence *stehlini-magnum magnum*, ou représente seulement une race régionale reste en suspens (Remy, 1985: 189).

La longueur basicrânienne de l'espèce *magnum*, la plus grande du genre, peut atteindre 540 mm au Ludien supérieur (*P. m. magnum*), pour une largeur de 258 mm environ (213740). Le crâne est donc relativement étroit ($I/L = 0,48$) et il semble qu'il ait été plutôt bas (la grande hauteur inhabituelle de GY-284 est visiblement consécutive à une déformation post mortem). Le profil s'élève progressivement vers l'arrière, jusqu'à l'aplomb du méat auditif externe.

Le diastème post-canin (DPC) est long pour un *Palaeotherium*, mais avec une grande variabilité. Sa longueur relative va de 17,1% (GY-284: 34/199 mm) à 23,6% (213742: 48/203 mm) de la longueur de la rangée dentaire chez *P. m. magnum*. Sur la tête de Mormoiron il semble même avoir été nettement plus long (les valeurs mentionnées au tableau 3 étant plutôt des minima) et il devait atteindre, au moins à la mandibule, plus de 25% en valeur relative.

Les données concernant *girondicum* (18,3 – 20,0%) se situent à l'intérieur de cette fourchette de variations. Par contre, il semble que chez *stehlini* le diastème ait été dans l'ensemble plus court, puisqu'il varie de 15,5% (24,5/158) chez Qu-7356 à 17,6% (30/170)

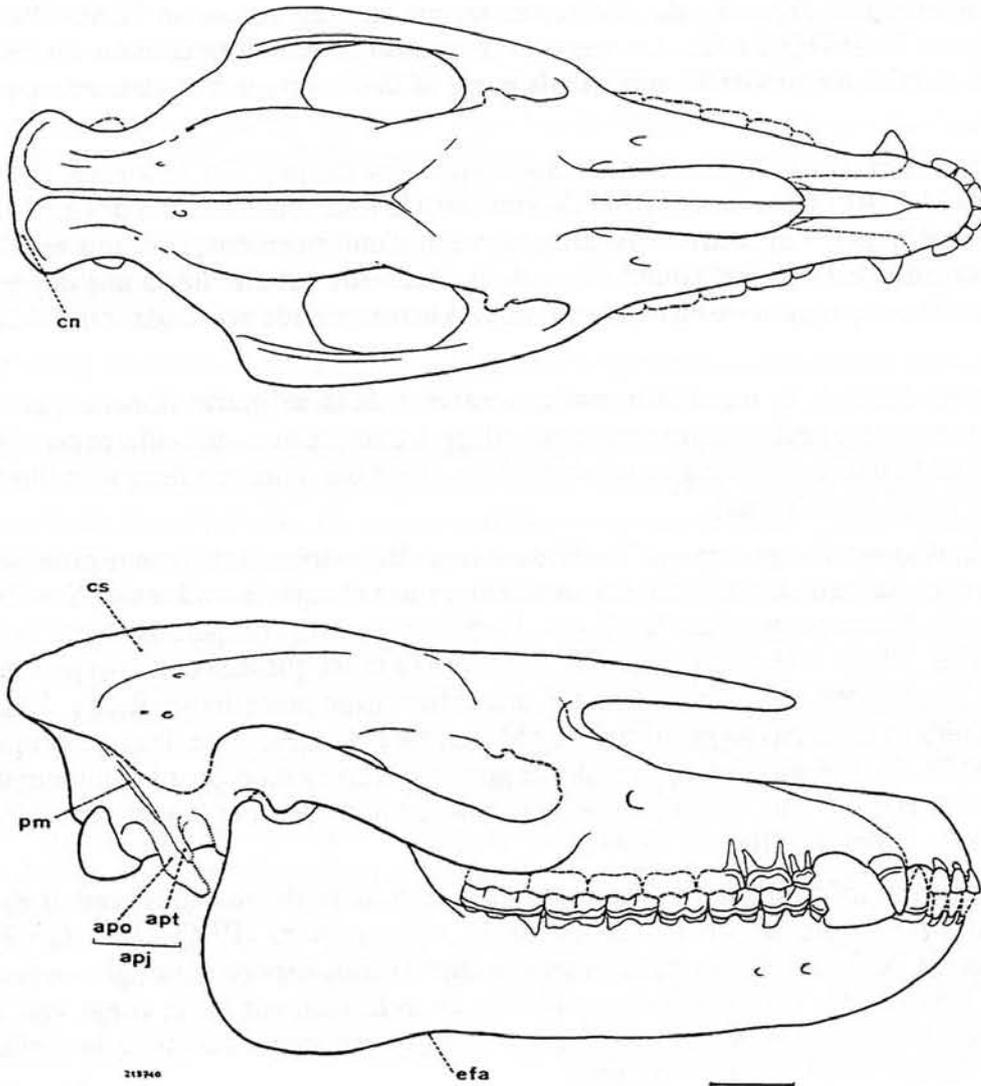


Fig. 6.— Crâne de *P. magnum magnum*, FSL 213740 (Mormoiron), complété par FSL 6629 pour la dentition mandibulaire et par MTO PHQ-1635 pour l'arrière-crâne (voir légende p. 111).

chez 1935-55. Sur PHQ-2102, le DPC est encore plus court (23,5 mm), mais sa valeur relative ne peut pas être établie.

Les incisives sont disposées selon une courbe régulièrement arrondie et il y a un diastème pré-canin à la mâchoire supérieure. Il semble y avoir eu une large fenêtre antérieure dans la voûte du palais (PHQ-2102).

L'échancrure nasale est haute et profonde, creusée jusqu'en face du bord antérieur de M^1 ou même de M^2 (Franzen). Les os nasaux sont longs chez l'adulte et spatulés. Leur extrémité libre s'avance jusqu'au-dessus du bord antérieur de P^1 ; à l'arrière ils émettent latéralement une pointe longue d'une vingtaine de mm sur le pourtour ventral de l'ouverture nasale (épine nasale antérieure). L'extrémité, également très effilée, du prémaxillaire se

termine, légèrement déportée du côté externe, en face du paracône (UM-4295) ou du mésostyle de P² (PHQ-2102). Le maxillaire participe très longuement au rebord de l'ouverture nasale, sur près de 50 mm chez le jeune SCX-3, certainement beaucoup plus chez 213740.

Une concavité allongée, centrée au-dessus des canines est observée sur certains spécimens (213740, 6628, 4295). Abel l'assimilait à la fossa buccinatoria des équidés. Mais Franzen a établi qu'il s'agissait vraisemblablement d'enfoncements post mortem, tous les spécimens où elle est observée étant très aplatis. Peut-être est-elle liée à une dépressibilité particulière de cette région osseuse, consécutive à la très grande profondeur de l'échancrure nasale.

D'après SCX-3, le maxillaire est très rétréci dans sa partie dorsale par suite du rapprochement entre l'échancrure nasale et l'orbite. La suture naso-maxillaire est très arquée et le lacrymal peu développé en avant de l'orbite. Il y a une longue suture maxillo-frontale séparant le nasal du lacrymal.

Sur la plupart des spécimens, l'orbite est trop détériorée ou déformée pour permettre une mesure de surface. Je n'ai finalement retenu pour cela que les crânes de Ste-Croix-de-Brignon et de Mormoiron; dans les 2 cas, l'orbite est petite comparativement aux autres Equoidea (fig. 39): w = respectivement 0,59 et 0,73 (à noter que le second n'a pas une orbite plus petite que le premier, contrairement à une affirmation précédente: Remy, 1985: 185). Le bord antérieur de la cavité est aligné sur M² (en face du mésostyle de cette dent sur GY-284). Sur SCX-3 elle était centrée sans doute nettement en avant de la mi-longueur du crâne (Remy, 1985, fig. 4) mais le développement ontogénique semble l'avoir reportée un peu moins en avant chez l'adulte (213740).

Le foramen infra-orbitaire s'ouvre de 32 à 40 mm au-dessus du rebord alvéolaire, à l'aplomb du mésostyle ou du métacône de P⁴ chez *stehlini* (PHQ-2102, Qu-7358) et *girondicum* (SCX-3: D⁴), un peu plus en arrière chez la sous-espèce nominale, en face de M¹ (GY-284, UM-4295). Le canal infra-orbitaire est relativement long; il est vrai qu'il ne mesure que 35 mm sur SCX-3, mais c'est sans doute encore un caractère juvénile: sur le maxillaire adulte 3390, il atteint 63 mm.

L'arcade zygomatique, insérée assez bas, devait cacher partiellement les dernières molaires en vue latérale. Sur le crâne de Mormoiron, sa largeur ne dépasse pas 31 mm mais elle est écrasée et ne devait pas mesurer moins de 35 mm. La largeur maximale est observée chez GY-284: 42 mm à l'arrière de l'orbite. Même dans ce cas, l'arcade apparaît proportionnellement moins robuste que chez *P. castrense*. Par ailleurs, elle se réduit légèrement vers l'avant, mais sans rétrécissement brusque. En vue ventrale, elle se détache du massif facial sans rupture de pente très marquée. L'apophyse zygomatique du squamosal entre en contact avec le maxillaire à l'angle postéro-externe de l'orbite (SCX-3). Les zygomas continuent à diverger en arrière des orbites et la largeur maximale du crâne se situe au-dessus des articulations squamoso-mandibulaires.

La tubérosité maxillaire est très basse sur SCX-3, la situation très ventrale du plancher de l'orbite laissant peu de hauteur osseuse pour le logement des racines dentaires. La tubérosité est un peu plus épaisse chez l'adulte (Qu-7358), mais même dans ce cas, elle révèle, comme la disposition du foramen infra-orbitaire, une hauteur du massif alvéolo-dentaire moindre que celui de *P. castrense*.

Dans la fosse orbito-temporale, le foramen sphéno-palatin est relativement gros chez SCX-3 (11 mm de diamètre antéro-postérieur) et il est déporté assez en arrière, à proximité du foramen optique. A l'inverse, celui-ci est très petit (diamètre 2 mm); il est séparé de son homologue par une épaisseur d'os de 20 mm; les deux canaux optiques, dont la longueur dépasse 60 mm sur PHQ-1635 (Brunet, 1974) sont séparés sur tout leur trajet osseux; ils se rejoignent juste au niveau de leur débouché endocrânien.

Brunet parle d'une fusion entre le trou grand rond (foramen rotundum) et le trou déchiré antérieur (fissura orbitalis). Sur ce point, le crâne de Ste-Croix-de-Brignon est différent car ces deux orifices y sont tout à fait distincts.

La voûte frontale au-dessus des orbites est large mais peu bombée. Brunet (*o.c.*) a observé que le frontal était fortement pneumatisé vers l'avant.

La constriction antérieure de la boîte crânienne est située très en arrière des orbites, jusqu'à 50 mm derrière les apophyses post-orbitaires chez SCX-3, juste en avant de la suture fronto-pariétale. Sur 213740, elle est difficile à repérer car le crâne a subi à ce niveau une pliure due à l'écrasement. La boîte crânienne est aussi large que le toit frontal chez le jeune (SCX-3) mais elle est plus allongée et particulièrement étroite chez l'adulte (213740).

De même, la crête sagittale qui est peu marquée chez SCX-3, est extrêmement puissante sur le crâne de Mormoiron, comme les protubérances occipitales externes qui débordent les condyles vers l'arrière. On observe la présence d'un large interpariétal. De nombreux foramens vasculaires perforent le sommet de l'arrière-crâne (Brunet, *o.c.*) De part et d'autre de la boîte crânienne, les gouttières temporales sont vastes.

En vue ventrale, les fenêtres temporales sont nettement plus longues que larges. Le condyle du squamosal (tuberculum articulare) est modérément allongé sur SCX-3 (45 x 9 mm). L'apophyse post-glénoïde est forte et bien dégagée. Le méat auditif externe constitue une profonde gouttière non canalisée ventralement. Le recessus sus-méatique creuse profondément la base de l'apophyse post-glénoïde. L'apophyse post-tympanique est longue; elle forme la racine antérieure d'un long processus jugulaire dont on repère mal l'orientation. Brunet conclut à la présence d'une étroite pars mastoidea entre squamosal et occipital.

Sur PHQ-1635 le foramen magnum mesure 37,5 x 36 mm (Brunet); le foramen condylien (canalis nervi hypoglossi) est très gros (diamètre 15 mm). La fissure pétrosphénoïdale est vaste; on y distingue nettement les deux encoches ovale et carotidienne. Le canal transverse sous-sphénoïdal est observable sur PHQ-1635 et sur SCX-3.

Mandibule

Roman décrit la symphyse mandibulaire comme étroite et resserrée, ce qui ressort également d'un fragment mandibulaire, MLY Gg-388 figuré par Franzen (pl. 24-9); son bord inférieur se relève vers l'avant. Le foramen mentonnier, souvent dédoublé, se situe en face ou de part et d'autre de P₂, comme chez *P. castrense*. La hauteur de la branche horizontale s'accroît peu du secteur prémolaire au secteur molaire. L'apophyse angulaire développée vers l'arrière est délimitée en avant par une nette échancrure faciale. Le condyle, étroit et allongé, est séparé par une échancrure sigmoïde bien creusée de l'apophyse coronoïde qui est très large avec un bord supérieur arrondi.

		M ¹				M ²				M ³			
		U (1)	H	L	H/L	U	H	L	H/L	U	H	L	H/L
<i>Palaeotherium magnum</i>													
Ste-Croix	FMO Scx-3	2	28,2	36,3	0,78								
	FMO Scx-35					2	29,5	39,5	0,75				
	FMO Scx-36					2	29,0	39,7	0,73	0	30,5	(43,0)	0,71
	FMO Scx-38					2	33,0	43,5	0,76				
La Débruge	MNHN 2794					2	(32,0)	39,0	0,82	0	35,7	(45,0)	0,79
	MNHN 1872-21									2	32,3	45,2	0,71
	MNHN 2795									2	34,5	45,9	0,75
Livry	MNHN 1872-228					2	29,7	47,6	0,62	1	32,8	47,9	0,68
<i>Palaeotherium castrense</i>													
Robiac	FMO RbN-5479					2	31,0	34,3	0,90	1	35,5	38,5	0,92
	FMO RbN-5688	0	31,8	33,4	0,95								
	FMO RbN-5682					2	30,7	35,1	0,87	1	35,3	37,5	0,94
	FSL 4791									1	35,1	36,5	0,96
	FSL 4792									2	34,2	37,6	0,91
	FSL 4789									1	35,2	37,5	0,94
	FSL 5066									2	32,2	37,1	0,87
	FSL 4704									2	31,0	37,4	0,83
	FSL 6535									1	37,0	38,1	0,97
	FSL 4751									1	33,2	33,5	0,99
	MLY Ro-17					2	31,4	34,8	0,90	2	(35,3)	40,7	0,87

Tabl. 5.— Comparaison de l'indice d'hypsodontie chez les grands *Palaeotherium*. Mesures au niveau de l'ectolophe des molaires supérieures.

(1) degré d'usure: 0: absence d'abrasion; 1: dentine dénudée sur les cuspidés labiales seules; 2: début de dénudation de la dentine sur les cuspidés linguales.

Indépendance des lignées *castrense* et *magnum*

C'est Stehlin qui, le premier, a considéré *P. castrense* comme l'ancêtre direct de *magnum* (1904a: 188), malgré un certain hiatus dans la documentation paléontologique.

Tout en admettant que *magnum* se situait dans le prolongement de certaines tendances évolutives observées chez *castrense* (tendances concernant le développement des mésostyles, la forme des molaires et la molarisation des prémolaires), Franzen a émis quelques doutes sur cette filiation. Elle obligerait à supposer en effet que, dans le court laps de temps séparant les niveaux de Robiac et d'Euzet, des modifications que cet auteur qualifie de fondamentales se seraient produites quasi-simultanément dans la structure des prémolaires, des incisives et de l'ouverture nasale.

J'ai apporté depuis (Remy, 1985: 183, 190) un nouvel argument à l'encontre de l'hypothèse de Stehlin, basé sur la relative hypsodontie de *castrense*: toutes les molaires supérieures de Robiac ont un indice de hauteur H/L (mesuré à l'ectolophe) plus élevé que celui des dents correspondantes de *magnum* de Ste-Croix-de-Brignon, de la Débruge ou de

Livry (tabl. 5); chez *castrense* l'indice est le plus souvent compris entre 0,90 et 0,99 et ne descend pas en-dessous de 0,83, tandis que chez *magnum* il varie de 0,62 à 0,82; il n'y a pas de recouvrement des limites de variation sur les molaires neuves ou peu usées que j'ai eues entre les mains. Ce critère me paraît décisif dans la mesure où l'on n'observe jamais chez les herbivores de réversion de l'hypsodontie.

L'examen du matériel crânien confirme ce point de vue. Certaines transformations anatomiques pourraient être interprétées à la rigueur comme étant d'origine anagénétique malgré leur importance (longueur du diastème post-canin, profondeur de l'échancrure nasale et participation du maxillaire à son rebord, taille de l'orbite). Mais plusieurs caractères distinctifs de *castrense* ne cadrent pas avec cette interprétation: la plus grande hauteur de l'os alvéolaire pourrait être un corollaire de l'hypsodontie de cette espèce; l'amincissement brusque du zygoma sous l'orbite est un caractère dérivé qu'on n'observe pas chez *magnum*; c'est en outre une particularité constante du groupe d'espèces B (Franzen: 144), alors que *magnum* présente une morphologie dentaire du groupe A. Enfin, la largeur du zygoma est plutôt plus grande que chez *magnum* à l'inverse de l'évolution habituelle des *Palaeotherium*.

En conclusion, il me paraît donc certain que les deux espèces sont tout à fait indépendantes, sans relations phylétiques directes.

Il est à noter que l'absence jusqu'ici totale d'espèce de grande taille dans les faunes du sud de la France postérieures à Robiac après la disparition de *P. castrense* ne serait finalement pas fortuite; elle pourrait correspondre à une niche écologique momentanément vacante jusqu'à l'apparition des premiers représentants de la lignée *magnum* (Remy, 1985: 219).

Palaeotherium siderolithicum (PICTET & HUMBERT, 1869)

(Pl. 4-1 et 2; fig. 7)

Matériel

- MNHN GY-523 (2886) (Montmartre) "crâne de Blainville" (Stehlin, 1904a): crâne mutilé; seule une tranche de la base du crâne est conservée, depuis la P2 sin. jusqu'aux condyles occipitaux. P2-M3 sin. et P3-M3 dext. sont présentes, les M3 faiblement abrasées. Resté partiellement engagé dans le gypse, ce spécimen n'est observable que par ses faces ventrale et latérale droite. Il n'est pas déformé, à part un léger affaissement de la partie antérieure du zygoma (de Blainville, 1846-64, pl. 1 en haut à gauche: "*P. curtum*"; Franzen, pl. 25-8).
- FMO F6-529 (Fons 6): crâne écrasé qui n'est observable que par sa face ventrale, avec (alv. I1-2 sin.), I3-M3 sin. et dext. assez usées (Crochet *et al.*, 1983, pl. 2-1).
- Divers maxillaires parmi lesquels:
 - MBA QuP-404 (Lamandine), MTO PHQ-2104 (Caylux): maxill. sin. avec (alv. C) et P1-M3 assez usées (Franzen, pl. 2 fig. 4 et 8).
 - FMO F1-78 (Fons 1): maxill. avec P2-3 sin., M1-3 sin. et dext. et les alvéoles des autres dents jugales; les M3 à l'état de germes en cours d'éruption (Remy, 1967, pl. 4-1).
 - FMO F1-92 (Fons 1): maxill. avec (alv. C)-P1-M3 sin., (alv. C-P1)-P2-M3 dext. très usées (Remy, 1967, pl. 4-2).
 - MNHN Qu-7429 à 7434, 7660 à 7672 (Bosc Nègre).
- Divers fragments de mandibules, parmi lesquelles MNHN EBA-269. Région articulaire inconnue.

Crâne

F6-529 mesure environ 245 mm de longueur basicrânienne, mais c'est plutôt un gros individu, se rapprochant déjà de *P. medium* (cf. infra, p. 135). GY-523 était environ 10% plus petit, d'après les dents, ce qui devait ramener sa longueur totale aux alentours de 220 mm; sa largeur bizygomatique étant de 115 mm, le rapport largeur/longueur se chiffre à 0,52, dans la moyenne des autres paléothères.

Le diastème post-canin apparaît variable: la distance C-P² oscille entre 9,5 mm (QuP-404) et 15,5 mm (F1-92) soit de 11,5 à 18,3 % de la longueur des rangées dentaires.

L'échancrure nasale est relativement peu profonde: elle ne dépassait sans doute pas le métacône de P³ chez F6-529. Le prémaxillaire se termine en pointe sur ce crâne à l'aplomb du métacône de P². Le maxillaire participait sans doute à l'encadrement de l'ouverture nasale (Franzen), mais seulement sur une courte distance.

Le foramen infra-orbitaire est situé de 16 mm (7434) à 20 mm (F1-92, GY-523) au-dessus de la crête alvéolaire; son rebord postéro-externe est aligné chez GY-523 en face du paracône de P⁴, parfois un peu plus en avant sur d'autres spécimens (jusqu'à la limite P³-P⁴). Le canal infra-orbitaire est légèrement oblique dorso-latéralement vers l'avant; il est plutôt long, mesurant de 30 mm (F1-78) à 35 mm (F1-92).

Le bord antérieur de l'orbite est aligné sur le paracône de M² (PHQ-2104) parfois même un peu plus en avant (7430). Sur F6-529, l'orbite paraît centrée en avant de la mi-longueur du crâne, mais elle a pu être déplacée par l'écrasement post mortem. En effet, sur GY-523, si l'on admet un allongement identique de la partie antérieure du museau, les secteurs pré- et post-orbitaires devaient avoir à peu près la même longueur. Par suite de la faible échancrure nasale, le maxillaire est toutefois bien développé dans sa partie dorsale (Franzen), et la suture naso-maxillaire devait être relativement longue.

La tubérosité maxillaire étant peu épaisse, l'arcade zygomatique est insérée très bas; elle est assez large, 13 à 14 mm sous l'orbite et jusqu'à 17,5 mm à l'arrière de celle-ci; elle n'est pas rétrécie fortement à l'avant; sa face externe est très plate, bien délimitée par des bords nets.

La suite de la description se réfère presque exclusivement au spécimen GY-523. La voûte palatine (palatum osseum) est relativement large, par suite de l'étroitesse des molaires. La tubérosité maxillaire est courte vers l'arrière. Je n'ai pas pu déterminer si le palatin s'insérait entre maxillaire et sphénoïde à l'avant de la crête ptérygoïdienne.

Le foramen optique débouche à plus de 20 mm en arrière du bord postérieur de la M³ (il semble en avoir été de même chez F6-529); il est séparé de son homologue par une épaisseur d'os de l'ordre de 20 mm; il y avait donc 2 canaux optiques indépendants. A défaut de conservation de la boîte crânienne (cf. infra) ces caractéristiques qui vont habituellement de pair avec le recul du rétrécissement post-orbitaire, semblent indiquer un grand développement du secteur facial post-orbitaire comme chez la plupart des autres *Palaeotherium*.

Les fenêtres temporales sont vastes en vue ventrale, à peine plus longues que larges. Comme chez tous les *Palaeotherium*, la largeur maximale de la tête se situe légèrement en avant des articulations squamoso-mandibulaires. Celles-ci sont relativement basses, elles ne s'élèvent pas à plus de 25 mm au-dessus du plan d'occlusion. Les condyles sont

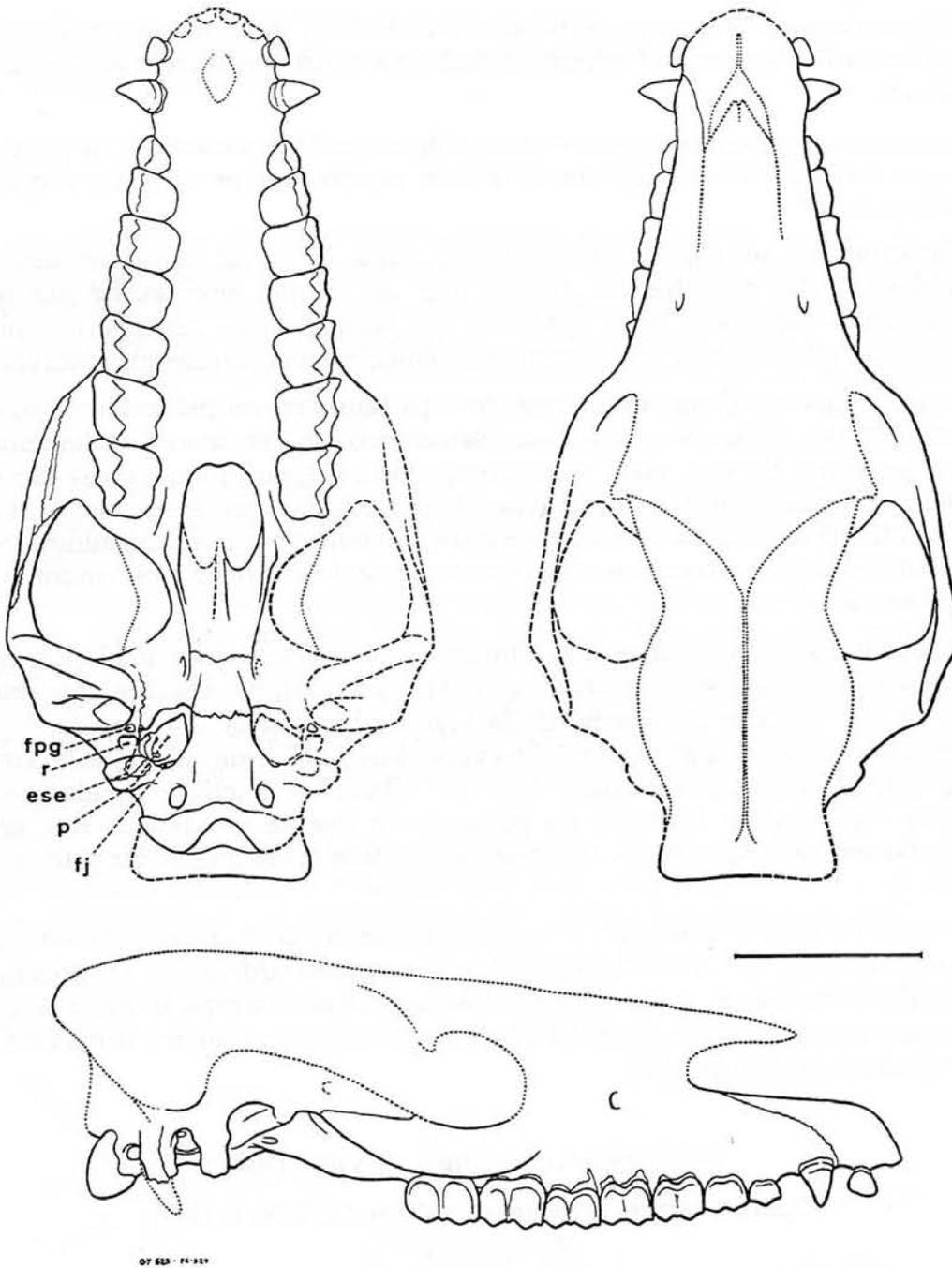


Fig. 7.— Crâne de *P. siderolithicum*, d'après MNHN GY-523 (Montmartre), complété par FMO F6-529 (Fons 6) (voir légende p. 111).

régulièrement cylindriques, bien marqués en vue latérale sous la face externe de l'arcade zygomatique; Franzen les décrit comme longs et étroits; en fait, ils sont relativement peu allongés comparativement à d'autres espèces et mesurent 34 x 6 mm. L'apophyse post-glénoïde est longue, cylindrique, avec un apex bien dégagé.

Elle donne issue sur sa paroi postéro-interne à un gros foramen post-glénoïdien (foramen retroarticulare) et est légèrement excavée à la base par un recessus sus-méatique peu profond.

L'apophyse post-tympanique est aussi longue que la précédente et lui est parallèle. L'apophyse paroccipitale est accolée à la face postéro-interne de cette dernière; son extrémité est brisée.

L'anastomose sous-sphénoïdale s'ouvre dans la partie canalisée des canaux alisphénoïdiens; elle constitue un conduit long de 18 mm environ. Le hiatus pétro-sphénoïdal est vaste; son bord antérieur ne présente pas d'échancrure marquée. Latéralement et plus en arrière, l'échancrure épineuse est au contraire bien individualisée.

Le périotique est conservé du côté droit parfaitement en place. Une longue zone d'affrontement avec le basioccipital existe, isolant parfaitement le trou déchiré postérieur (foramen jugulare). La loge pour le ganglion géniculé (geniculum canalis facialis) est profonde; une mince cloison osseuse assure la synarthrose avec le squamosal. La 3ème portion du VII est bien canalisée, et limitée extérieurement par un pilier cylindrique brisé qui devait constituer la base du tympano-hyal (processus styloideus). Le foramen condylien est vaste (7 x 4 mm).

Sur aucun spécimen ne subsiste le sommet du crâne. Quant aux mandibules, aucune, à ma connaissance, n'a conservé branche montante ou symphyse. Franzen note seulement qu'il y a un fort gradient de hauteur de la branche horizontale sous les dents jugales, contrairement à *P. duvali*. La hauteur de l'os varie ainsi de 18,0 mm sous P₂ à 29,3 mm sous M₃ chez EBA-269 qui est un adulte âgé. Par ailleurs, l'apophyse angulaire est bien développée vers l'arrière. La fosse du ptérygoïdien interne est creusée avec de fortes rugosités d'insertions musculaires. La fosse zygomatoco-mandibulaire est petite mais très déprimée.

Comme on peut le constater, l'anatomie crânienne de *P. siderolithicum* n'est que partiellement connue, et essentiellement grâce à une forme tardive (fig. 1), alors que cette espèce semble s'être maintenue pendant une longue période de temps, si l'on en juge d'après la persistance sans grand changement d'un même morphotype dentaire, depuis le Castrais jusqu'à Montmartre (voir p. 146).

Palaeotherium medium CUVIER, 1804

Palaeotherium medium euzetense (DEPÉRET, 1917)

(Pl. 5-2 et 3; fig. 8)

Matériel (Euzet)

- FSL 6531: crâne avec sa mandibule, décrit et figuré par Depéret (1917, pl. 1 et 2) sous le nom de *P. crassum euzetense* (voir Franzen, pl. 25-1); adulte âgé; l'arrière-crâne manque et l'ensemble est en mauvais état et fortement restauré; (lectotype).
- FSL 6534, 6538: crânes totalement aplatis dorso-ventralement, sans données anatomiques utilisables.
- FMO Euz-3462: crâne très comprimé latéralement et peu lisible.
- Un certain nombre de fragments alvéolo-dentaires donnent en outre quelques indications sur la largeur de la voûte palatine, la position du foramen infra-orbitaire et/ou l'échancrure nasale: FSL 6529, 6073, 6528 (Depéret, 1917,

- respectivement pl. 3, 4 et 5), FSL 6046, 6074, MBA StH-24, FMO Euz-5637.
 – Nombreuses mandibules, le plus souvent fragmentaires, dont FSL 6530 (Franzen, pl. 13 et 14, fig. 4) et 6546 (Depéret, 1917, pl. 2-4; Franzen, pl. 17-3, 18-3).

Crâne

La reconstruction du crâne s'est révélée délicate: en maints endroits, la continuité osseuse n'est pas assurée sur le crâne 6531 et des restaurations le rendent peu lisible. L'aplatissement de l'arcade dentaire montre que la pièce a été écrasée latéralement; il n'y a pas trace des apophyses post-orbitaires et toute la zone orbito-nasale a été pincée. Cette déformation générale a augmenté les dimensions verticales et notamment les hauteurs sus-orbitaire et nasale, déplacé ventralement l'arcade zygomatique et effacé totalement le rétrécissement post-orbitaire. On ne retrouve trace de presque aucune suture.

Le dessin schématique en vue latérale de la figure 8 tient compte de ces observations, mais je n'ai pas pu réaliser de vues ventrale ou dorsale car l'arrière-crâne manque et la base ne montre presque rien.

Ces réserves étant faites, la description reprendra pour l'essentiel celles de Depéret et de Franzen. D'après la dentition, l'espèce était de 15 à 20% plus grande que *P. siderolithicum* ce qui devait correspondre pour le crâne 6531 à une longueur basicrânienne approchant de 300 mm (estimation un peu supérieure à celle de Franzen qui propose une longueur prosthion-basion de 265 mm, soit environ 280 mm pour LBCT). Ni la hauteur du crâne, comme on vient de le voir, ni sa largeur (que Franzen estime à 140 mm) ne peuvent être établies avec certitude.

Franzen qualifie le museau de *P. medium* de pointu. Pourtant, au niveau de la mâchoire supérieure, d'après le seul spécimen non déformé dont on dispose (5637), la région incisivo-canine n'est pas spécialement étroite. Il est vrai néanmoins que les incisives

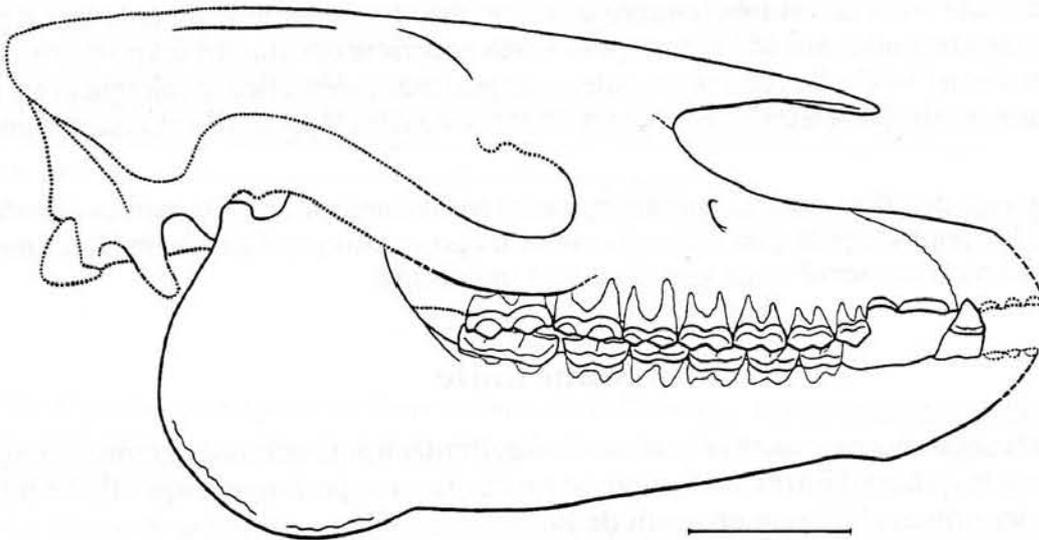


Fig. 8.— Crâne de *P. medium euzetense* d'après FSL 6531 (Euzet).

sont bien décalées en vue latérale, plus nettement semble-t-il que chez *siderolithicum* et qu'il existe un petit diastème pré-canine. Par ailleurs, le museau se termine en avant de façon régulièrement arrondie, avec seulement un léger renflement au niveau des puissantes canines.

Le diastème post-canine mesure de 15 mm (Euz-5637) à 24 mm (6529) soit de 13,9 à 19,8% de la longueur de la rangée dentaire; il serait en moyenne un peu plus long que chez *P. siderolithicum*.

L'échancrure nasale est haute et profonde, creusée sur 6531 jusqu'à l'aplomb du paracône de M¹. Le prémaxillaire forme en avant un bourrelet arrondi avec une symphyse courte (5637). Juste derrière, la fenestration antérieure du palais est ovoïde, assez allongée (5637). Le prémaxillaire se termine en pointe au-dessus de P¹ (6531, 5637).

La partie libre des nasaux est longue, elle atteint le niveau des P¹; ils sont relativement larges avec des bords pratiquement parallèles (Franzen). Ils ne paraissent pas redescendre sur le rebord ventral de l'échancrure nasale. Par suite, le maxillaire devait participer à ce rebord sur une grande longueur (au moins 60 mm chez 6531).

L'orbite est relativement postérieure par rapport aux dents, alignée avec la face antérieure de M³; elle reste centrée cependant approximativement sur la mi-longueur du crâne et assez proche du rebord alvéolaire.

La position du foramen infra-orbitaire apparaît très stable ontogéniquement: le plus souvent observé au-dessus du paracône de P⁴, il ne dépasse pas le métacône de cette dent chez les sujets âgés. Le canal infra-orbitaire est long, 43 à 50 mm.

L'arcade zygomatique est un peu plus large que chez *siderolithicum*, environ 20 mm sous l'orbite. Elle ne s'amincit presque pas à sa racine antérieure et se détache progressivement du massif facial sans brusque rupture de pente. Depéret décrit la fosse temporale comme large et profonde. En vue ventrale, la fenêtre temporale devait être cependant nettement plus longue que large (Franzen).

La voûte frontale est très bombée et la constriction antérieure de la boîte crânienne (impossible à retrouver sur 6531) est reportée très en arrière des apophyses post-orbitaires, à 50 mm environ (3462). Les crêtes frontales sont peu marquées, elles se rejoignent en arrière de la suture fronto-pariétale; la crête sagittale est assez développée (très puissante même sur 3462).

La base du crâne est en mauvais état sur tous les spécimens. On retrouve seulement chez 6531 l'apophyse post-glénoïde et la racine du processus jugulaire droits. Le condyle du squamosal n'est conservé nulle part dans son intégralité.

Mandibule

La branche horizontale n'est pas très haute; Franzen note une assez grande variabilité à ce sujet sur les pièces d'Euzet. La symphyse est étroite et se prolonge jusqu'à P₂. Le foramen mentonnier principal s'ouvre en avant de P₁.

La région angulaire est bien développée, limitée en avant par une échancrure faciale nette; son rebord arrondi est fortement souligné par des crêtes d'insertion musculaire.

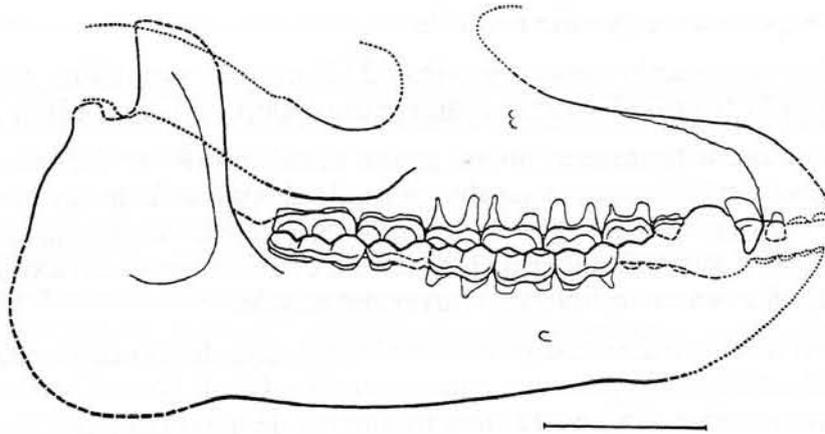


Fig. 9.— Crâne de *P. medium perrealense* d'après MNHN 2805 et MLY Gg-404 (La Débruge).

La branche montante est large avec des bords légèrement convergents vers le haut. Le condyle est décrit par Depéret comme étroit et comprimé; il est dégagé par une échancrure sigmoïde bien marquée et culmine à 36 mm au-dessus du plan occlusal. L'apophyse coronoïde n'est pas très haute, mais relativement large.

***Palaeotherium medium perrealense* (STEHLIN, 1904)**

(Pl. 6-3, 7-2 et 3; fig. 9)

Matériel (La Débruge)

- MLY Gg-405: fragment d'un massif facial juvénile, montrant le bord ventral de l'échancrure nasale et de l'orbite et le début du zygoma, avec (DC)–P1–D2–D4–M1–(M2) sin. (Franzen, pl. 19-2).
 - MNHN 2803, 2805, MLY Gg-701: palais écrasés avec les séries des dents jugales.
 - MLY Gg-6: maxillaire dext. avec les dents, la racine du zygoma et le bord ventral de l'orbite.
 - Divers fragments de mandibules parmi lesquels:
 - MLY Gg-385: branche horizontale dext. avec la symphyse et les dents jugales (Franzen, pl. 24-10).
 - MLY Gg-404: mandibule dext. avec sa branche montante et P3–M1–(M2)–M3 (Franzen, pl. 24-1).
 - MNHN 2807: mandibule sin. avec les dents jugales et la branche montante.
- A citer encore le maxillaire sin. figuré par Gervais (1859, pl. 13-3), choisi comme lectotype par Franzen mais actuellement introuvable.

Crâne

En dépit de son abondance dans la faune de la Débruge, l'anatomie crânienne de cette forme n'est connue, me semble-t-il, que par des fragments cantonnés à la région faciale et passablement écrasés.

La figure 9 est fondée sur la mâchoire supérieure 2805; j'y ai tenu compte de ce que, parallèlement au décalage des 2 séries dentaires, l'arcade zygomatique a été écrasée et déportée dorsalement. La mandibule est inspirée de Gg-404 que j'ai un peu moins réduite

que le maxillaire pour correspondre en taille.

Le diastème post-canin mesure environ 22,5 mm au maxillaire, soit 18,5% de la longueur P²–M³ (121,5 mm); il semble avoir été plus court sur la mandibule 2807 (16,6%).

Le prémaxillaire se termine en pointe autour de la limite P²–P³. Le maxillaire est étroit dans sa partie dorsale et l'échancrure nasale, profonde, devait atteindre au moins le niveau de la limite P⁴–M¹; sur le spécimen juvénile Gg-405, elle est creusée jusqu'au-dessus du métacône de D⁴, soit à peu de distance du plan antérieur des orbites. Le maxillaire participait donc largement, ici aussi, au rebord de l'ouverture nasale.

Le foramen infra-orbitaire est situé assez haut, à plus de 25 mm du rebord alvéolaire (2803); il est dédoublé sur ce spécimen comme sur Gg-405. Il s'ouvre en face du métacône de P⁴; Franzen note même, d'après d'autres fragments de maxillaires, qu'il est parfois plus reculé, jusqu'au niveau de la limite P⁴–M¹.

Le bord antérieur de l'orbite présente une position stable, un peu plus avancée qu'à Euzet: il ne varie que du paracône au mésostyle de M². Il semble donc qu'il y ait eu un certain raccourcissement du canal infra-orbitaire, à la fois par l'avant et par l'arrière.

L'orbite est située assez haut; la faible hauteur de la tubérosité maxillaire (HTMX = 16) chez Gg-405 est probablement un caractère juvénile. L'arcade zygomatique est très large, jusqu'à 27 mm sous l'orbite, et elle se rétrécit parfois assez nettement à sa racine antérieure, comme Franzen l'a fait remarquer au sujet de Gg-405.

Mandibule

La mandibule possède une symphyse étroite (Gg-385). On remarque le foramen mentonnier sous la racine antérieure de P₄. La surface articulaire condylienne ne paraît pas très élevée au-dessus du plan occlusal (pas plus de 34 mm chez Gg-404). L'apophyse coronoïde, séparée du condyle par une échancrure sigmoïde bien marquée, est large, robuste et son extrémité se recourbe vers l'arrière (Gg-385).

Palaeotherium medium medium CUVIER, 1804

(Pl. 4-3, 5-1, 6-1 et 2, 7-1; fig. 10)

Matériel

- MNHN GY-346 (2870) (Montmartre): (lectotype). Tête d'un jeune, dégagée du côté sin., très détériorée. Montre l'échancrure nasale, l'orbite, la région frontale et l'apophyse coronoïde ainsi que (I1–3), (D2–3)–D4 sup. et D2–M1 inf. (Cuvier, 1835, pl. 85-1; de Blainville, 1839-64, pl. 1 en haut à droite). Description *in* Franzen, 1968.
- MNHN GY-348 (2869) (Montmartre): tête dégagée du côté dext. montrant toute la région faciale et la mandibule avec la dentition complète (sauf P1 et I2, I3) (de Blainville, 1839-64, pl. 1 en bas à droite; Franzen, pl. 12-1); fortement restaurée, notamment au niveau de la voûte frontale et du zygoma.
- MNHN GY-429 (2878) (Montmartre): fragment de crâne dégagé par sa face ventrale, montrant la racine antérieure du zygoma et P2–M3 dext. (type odontologique de "*P. crassum*" pour Cuvier, rapporté par Stehlin, 1938, puis par Franzen à *P. medium*) (Cuvier, 1835, pl. 129-2).
- MNHN GY-349 (2859) (Montmartre): crâne avec le moulage endocrânien naturel de l'hémisphère cérébral dext. dégagé par sa face dorsale (Cuvier, 1835, pl. 136-1). L'attribution de cette pièce à l'espèce *medium* (Cuvier, Franzen)

est fondée, en l'absence de dents, sur les dimensions générales, l'étroitesse du museau et la profondeur de l'échancrure nasale.

- MNHN GY-425 (EMP 60-1) (Pantin): crâne écrasé dans la région dorsale et très délabré avec (P3-4), (M2-3) sup. dext. assez usées; tout le secteur incisivo-canin manque. Détermination fondée sur la faiblesse du mésostyle de M3, le fort surplomb lingual de la P4 et la profondeur de l'échancrure nasale (Franzen, pl. 25-5). Je n'ai pas retrouvé les restes mandibulaires associés que Franzen signale.
- MNHN GY-378 (1908-7) (Gypse de Paris): mandibule dext. dégagée du côté lingual avec toutes les dents (sauf la I1); détermination fondée sur l'étroitesse des dents et la présence de cingulums internes fins et continus.

Franzen cite encore 2 fragments crâniens provenant d'autres gisements du Gypse parisien: MNHN GY-360 (EMP 185) (Noisy-le-Sec); EMP (Chelles). Enfin, un fragment provenant de Beduer (Quercy) se trouverait dans la collection Dolleau (MBO). Je n'ai pas vu ces dernières pièces.

Crâne

Il ressort de cette énumération que la restitution du crâne de *P. medium medium* repose essentiellement sur 2 pièces du Gypse parisien, malheureusement en très mauvais état. GY-348, figuré par de Blainville, aplati latéralement, incomplètement dégagé et fortement restauré et GY-425, aplati dorso-ventralement et incomplet en avant des prémolaires; il n'y a que peu de sutures réparables sur ces 2 spécimens.

La vue de profil repose principalement sur GY-348, en tenant compte de ce que l'orbite ramenée au même plan que la paroi latérale de l'échancrure nasale et l'arcade zygomatique refoulée contre la boîte crânienne indiquent un certain degré d'augmentation de la dimension verticale. Franzen avait déjà noté, par comparaison avec GY-425, l'augmentation de hauteur des crânes FSL 6531 (*euzetense*) et GY-348 et il admet pour cette espèce une hauteur crânienne peu différente de *P. curtum*. La partie arrière du crâne, au-delà de l'articulation squamoso-mandibulaire a été complétée grâce à GY-425.

C'est également sur ce dernier spécimen que reposent essentiellement les vues dorsale et ventrale (mais le contour du sommet de l'arrière-crâne est calqué sur GY-349). La largeur bizygomatique est assez bien déterminable, d'après la fosse orbito-temporale gauche peu déformée (Franzen, pl. 25-5). Il en est de même pour le volume de la boîte crânienne, la situation du rétrécissement post-orbitaire et la partie postérieure des nasaux libres.

Par contre, l'arcade dentaire y est presque totalement détruite et la partie antérieure du museau manque. La reconstitution de ce secteur est presque entièrement hypothétique. En particulier, l'étroitesse du museau est fondée principalement sur le fait que les 3 incisives de GY-348 sont entièrement dégagées de profil et sans recouvrement, ce qui semble indiquer une arcade allongée plutôt qu'arrondie (à moins que cela soit dû aussi à l'aplatissement post mortem!).

D'après la reconstitution, la longueur basicrânienne serait du même ordre qu'à Euzet, voisine de 300 mm. Franzen qui donne une évaluation un peu plus faible: 275 mm pour la distance prosthion-basion (soit environ 290 mm pour LBCT) estime qu'il y aurait une légère augmentation de taille par rapport à Euzet. La largeur bizygomatique (146 à 148 mm) correspond à un indice I/L de 0,49 un peu plus faible que chez *siderolithicum*, mais encore bien dans la moyenne des paléothères (fig. 23).

Le diastème post-canin mesure 20 mm au maxillaire chez GY-348, pour 122,5 mm de longueur de rangée dentaire, soit un rapport de 16,3%. A la mandibule il est plus court et ne

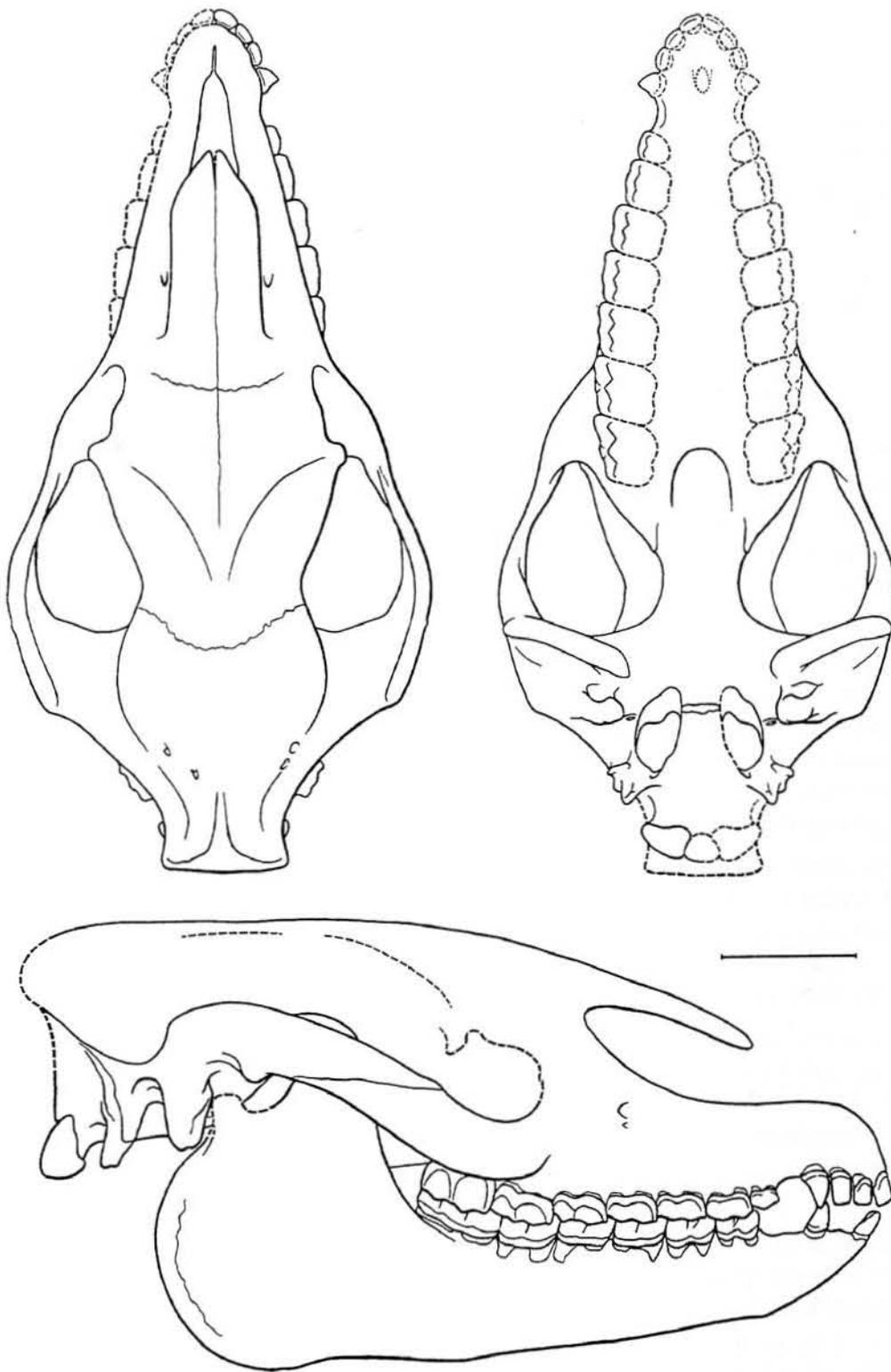


Fig. 10.—Crâne de *P. medium medium* d'après MNHN GY-348, complété à l'arrière par MNHNGY-425 et en vue dorsale par GY-349 (Gypse de Paris).

dépasse pas 16,5 mm soit 13,3%; sur la mandibule GY-378 il ne représente même que 12,8% de la rangée dentaire (17/133 mm). Je n'ai pas trouvé la position de la suture maxillo-prémaxillaire.

L'échancre nasale est haute et profonde; elle atteint au moins le milieu de M^1 . La partie libre des nasaux est longue de 63 mm et s'étend jusqu'au-dessus de la limite P^1-P^2 . Franzen note qu'ils sont rétrécis dans leur partie médiane "en cuillère". Ce ne semble pas être le cas sur GY-425.

Le bord antérieur de l'orbite est aligné sur le paracône de M^2 . Par voie de conséquence, le maxillaire est très étroit en projection sagittale dans la région préorbitaire. Le foramen infra-orbitaire qui débouche à proximité du rebord de l'ouverture nasale en face du mésostyle de P^4 est dédoublé par un petit foramen accessoire sous-jacent et le canal infra-orbitaire est assez court (36 mm sur GY-425).

La grande largeur de l'arcade zygomatique de GY-348 est un artefact; celle de GY-425 mesure environ 23 mm dans sa partie moyenne; elle n'est que modérément rétrécie à sa racine antérieure.

Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne est situé sur GY-346 et 425 à 50 mm en arrière des apophyses post-orbitaires. La fosse temporale est vaste, nettement plus longue que large en vue ventrale et le condyle du squamosal est cylindrique et allongé (46 à 48 x 9 mm), moins allongé cependant que chez *muehlbergi*.

L'apophyse post-glénoïde présente un apex robuste et bien dégagé; sa paroi antérieure est occupée par une facette articulaire ovoïdale à grand axe vertical. Le foramen post-glénoïde est gros et surmonté par un recessus bien creusé mais petit.

Le méat auditif externe n'est pas canalisé ventralement car le processus jugulaire, qui n'est pas très allongé, diverge vers l'arrière. Une étroite pars mastoïdea, au milieu de laquelle s'observe le foramen mastoïdien, semble s'insérer entre la base des apophyses post-tympanique et paroccipitale.

Les 2 pétreaux sont en place sur GY-425, très obliques et incomplètement dégagés; la base du tympano-hyal est seule conservée et il n'y a pas trace d'annexes ossifiées. Le hiatus pétro-sphénoïdal est très vaste; les éventuelles échancreures de son rebord antérieur sont peu visibles.

Mandibule

Elle ne semble pas présenter de caractères différents de celles d'Euzet et de la Débruge: symphyse prolongée jusqu'à P_2 ; bord ventral redressé vers l'avant en rupture de pente avec le rebord ventral du corps de la mandibule; branche horizontale plutôt basse; échancreure faciale nette; apophyse angulaire arrondie; apophyse coronoïde haute et large.

Moulage endocrânien

A cause d'un certain aplatissement et du dégagement très incomplet du moulage endocrânien de GY-349, il est impossible de déterminer le volume de l'encéphale, et par

suite, de tenter une quelconque évaluation du coefficient d'encéphalisation de *P. medium*. On observe toutefois que le neopallium est relativement quadrangulaire, plus large dans la région frontale que celui des équidés oligocènes. Edinger (1929) note la richesse de ses circonvolutions et Dechaseaux (1962) le rapproche des équidés miocènes par son degré de gyrencéphalie.

*
* *

Dans toute la lignée de *P. medium*, on constate d'importantes variations dans la grosseur des canines, indices probables d'un dimorphisme sexuel qui pourrait être également responsable de certaines variations de la morphologie crânienne (comme les longueurs disparates des diastèmes post-canins). On n'a pas assez de documents pour éclaircir le rôle de ce facteur. La documentation crânienne sur la lignée de *Palaeotherium medium* est en effet finalement très médiocre: le crâne de *P. medium suevicum* n'est pas connu; aucune sous-espèce n'a livré un seul spécimen complet et bien conservé. La plupart des sutures osseuses sont indiscernables sur les pièces qui viennent d'être décrites, et la configuration de l'intérieur des fosses orbito-temporales inconnue. Les reconstitutions proposées pour cette espèce sont, de ce fait, peu rigoureuses.

Néanmoins, il est intéressant d'avoir pu confronter 3 formes attribuées à la même espèce. De *P. medium euzetense* à *P. medium medium*, on voit ainsi se dessiner un certain remodelage du massif facial:

- l'orbite se déplace légèrement vers l'avant (du bord antérieur de M³ au paracône de M²) d'où un raccourcissement de la région pré-orbitaire: Franzen note que la distance prosthion-bord antérieur de l'orbite passe de 140 à 120 mm (ce n'est donc pas la série dentaire qui recule).
- l'échancrure nasale a tendance à se creuser un peu plus; la distance échancrure-orbite diminue et le maxillaire se réduit dans sa partie dorsale.
- Le canal infra-orbitaire se raccourcit légèrement, ce qui pourrait indiquer un accroissement de la concavité de la partie moyenne du museau.
- L'arcade zygomatique tend à s'élargir et à se rétrécir progressivement à sa racine antérieure sous l'orbite.

Par contre on ne note pas d'évolution caractérisée dans la longueur du diastème post-canin. Quant à la constriction antérieure de la boîte crânienne, elle est située, dès le niveau d'Euzet, très en arrière des apophyses post-orbitaires. Aucune différence fondamentale non plus n'est perceptible dans la morphologie mandibulaire.

P. medium perrealense (qui, chronologiquement et dans le schéma phylogénique proposé par Franzen, se positionne entre les 2 espèces précédentes) présente diverses particularités qui cadrent mal avec cette ligne évolutive: l'apophyse dorsale du prémaxillaire se prolonge plus en arrière, d'où probablement une moindre participation du maxillaire à l'encadrement nasal; le foramen infra-orbitaire s'ouvre un peu trop en arrière et le zygoma est plus large qu'à Montmartre. La forme de la Débruge pourrait donc représenter un rameau latéral de la lignée qui ne s'insérerait pas dans l'ascendance directe de *P. medium medium*.

Relations étroites des lignées *medium* et *siderolithicum*

Tout en l'enracinant à proximité de la souche de *P. siderolithicum* (o.c., fig. 20, p. 168), Franzen considérait *P. medium* comme un immigrant apparaissant pour la première fois à Euzet. Il avait souligné pourtant qu'il existait une grande similitude morphologique entre les crânes (cf. infra) et les dentitions des 2 espèces. Les dents ne se distinguent guère que par leur différence de taille, de l'ordre de 25% dans le niveau de Montmartre.

L'argument sur lequel Franzen se fondait pour les séparer est le caractère apparemment trop évolué de l'astragale de *siderolithicum* (seul élément connu du squelette post-crânien de cette espèce). Mais il ne disposait que de quelques spécimens plus ou moins défectueux et s'appuyait notamment sur 2 figures publiées respectivement par Pictet et Humbert (1869, pl. 22, fig. 3a-b) et par Gervais (1848-52 et 1859, pl. 14, fig. 12). Comme il existe d'autre part une forte variabilité de la morphologie de l'astragale de *P. medium euzetense*, que Franzen a lui-même signalée, il faut bien admettre que ce critère n'est pas irrécusable.

Or, le matériel dentaire récolté dans les gisements du Gard montre une gradation progressive de la taille des dents qui conduit insensiblement du *P. siderolithicum* typique de Fons 1 au *P. medium euzetense* d'Euzet (tabl. 6, fig. 11).

La transition se manifeste principalement grâce aux populations de Fons 6 et Fons 4. On avait tenté précédemment (Garimond *et al.*, 1975) de répartir en fonction de leurs dimensions les spécimens de ces gisements, dans l'une ou l'autre des deux espèces. Il ressort de la figure 10 que c'est illusoire, en l'absence de critères morphologiques déterminants: les histogrammes de ces populations ne laissent pas apparaître de distribution bimodale vraiment nette et leur coefficient de variabilité ne dépasse pas de beaucoup celui du *Palaeotherium* d'Euzet.

L'ensemble du matériel de Fons 6 reste dans les normes de *siderolithicum*, tandis que celui de Fons 4 s'inscrit à la base de la courbe divergente conduisant à la lignée *medium*. C'est à ce niveau qu'il semble donc judicieux de fixer conventionnellement la frontière interspécifique.

La morphologie crânienne apporte aussi des arguments en faveur de l'hypothèse d'une étroite relation entre les 2 espèces. Franzen les avait déjà rapprochées, avec *P. magnum*, dans un groupe de formes (A) à museau étroit, à fenêtres temporales allongées et à zygoma relativement peu élargi et dépourvu de brusque rétrécissement antérieur. On peut ajouter encore à ces caractères communs la terminaison en pointe de l'apophyse dorsale du prémaxillaire et la participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale.

Quant aux caractères différentiels, ils apparaissent comme la réalisation de tendances habituelles chez les *Palaeotherium* du Ludien ou poursuivies dans le cours ultérieur de la lignée *medium*. Ainsi peuvent s'expliquer l'approfondissement de l'échancrure nasale chez *P. medium*, l'accroissement de la participation du maxillaire au rebord de celle-ci, le déplacement de l'orbite en avant de la mi-longueur du crâne, le rétrécissement concomitant de la partie dorsale du maxillaire, la tendance au recul du foramen infra-orbitaire, l'élargissement modéré du zygoma, l'apparition d'un rétrécissement discret à sa racine antérieure, l'allongement accru du condyle squamosal et des fenêtres temporales.

Un point discordant concerne la position de l'orbite par rapport au massif alvéolo-

	p ²			p ³			p ⁴			M ¹			M ²			M ³			transformées				
	N	L-V	\bar{X}	N	L-V	\bar{X}	s	v															
Hobiac	2	156-184	170,1	4	184-242	217,3	2	280-294	286,9	3	312-356	333,3	2	382-399	390,3	2	370-429	399,7	15	0,53-0,80	0,695	0,067	9,7
Eclépens	8	145-177	159,9	9	208-248	227,6	6	266-313	288,4	1		282,7	4	351-423	382,0	8	394-508	434,8	36	0,60-0,89	0,696	0,064	9,3
Lamandine	8	147-179	166,0	8	219-269	237,6	10	252-306	281,2	11	288-330	306,4	13	297-444	373,3	10	349-452	403,2	60	0,55-0,82	0,693	0,050	7,2
Fons 1	2	167-181	174,2	1		285,6	1		315,0	2	312-374	343,0	2	425-430	427,1	2	394-413	403,8	10	0,69-0,84	0,759	0,053	7,0
Fons 6	15	137-237	187,0	11	224-335	274,6	12	267-339	305,9	9	302-417	357,7	9	365-505	421,3	14	372-612	450,4	70	0,57-1,07	0,782	0,100	12,8
Fons 4	5	193-280	222,1	6	323-390	359,3	3	405-448	424,8	5	411-516	462,5	10	428-654	581,8	6	578-752	661,0	35	0,79-1,32	1,054	0,124	11,8
Euzet	13	272-413	326,1	16	366-544	455,8	16	464-626	532,8	18	480-631	545,2	17	554-798	693,3	17	658-853	748,4	97	1,03-1,72	1,298	0,123	9,5
La Débruge	4	385-456	409,7	4	529-588	557,8	4	575-650	618,1	4	555-670	602,9	4	608-826	725,1	4	702-818	768,5	24	1,13-1,90	1,480	0,177	11,9
Montmartre (1)				1		319,2	1		379,4	1		403,9	1		465,3	1		484,8	5	0,85-0,93	0,895	0,036	4,0
Montmartre (2)	2	325-454	389,6	2	492-573	532,2	2	525-571	548,1	1		564,2	2	685-703	694,3	2	706-745	725,4	11	1,24-1,89	1,399	0,199	14,2
Frohnstetten	1		524,9	1		729,9	1		748,9	1		798,3	1		915,6	1		1055,6	6	1,70-2,19	1,912	0,189	9,9
moyennes générales	60		239,9	63		347,9	58		406,8	56		444,0	65		539,7	67		569,8					

23,5

(1) *P. siderolithicum* (MNHN GY-523)
(2) *P. médium médium* (EMP, MNHN GY-429).

Tabl. 6.— Surface des dents jugales supérieures dans le groupe *siderolithicum-médium*.

L'évaluation de surface donnée ici est le produit $D \times d$ (Remy, 1985). Pour pouvoir utiliser toutes les dents sur un même graphique (afin de compenser la petite taille des échantillons), la surface de chaque dent a été transformée en donnée adimensionnelle, en calculant son rapport à la moyenne générale (tous gisements confondus) des dents de son rang (voir fig. 11).

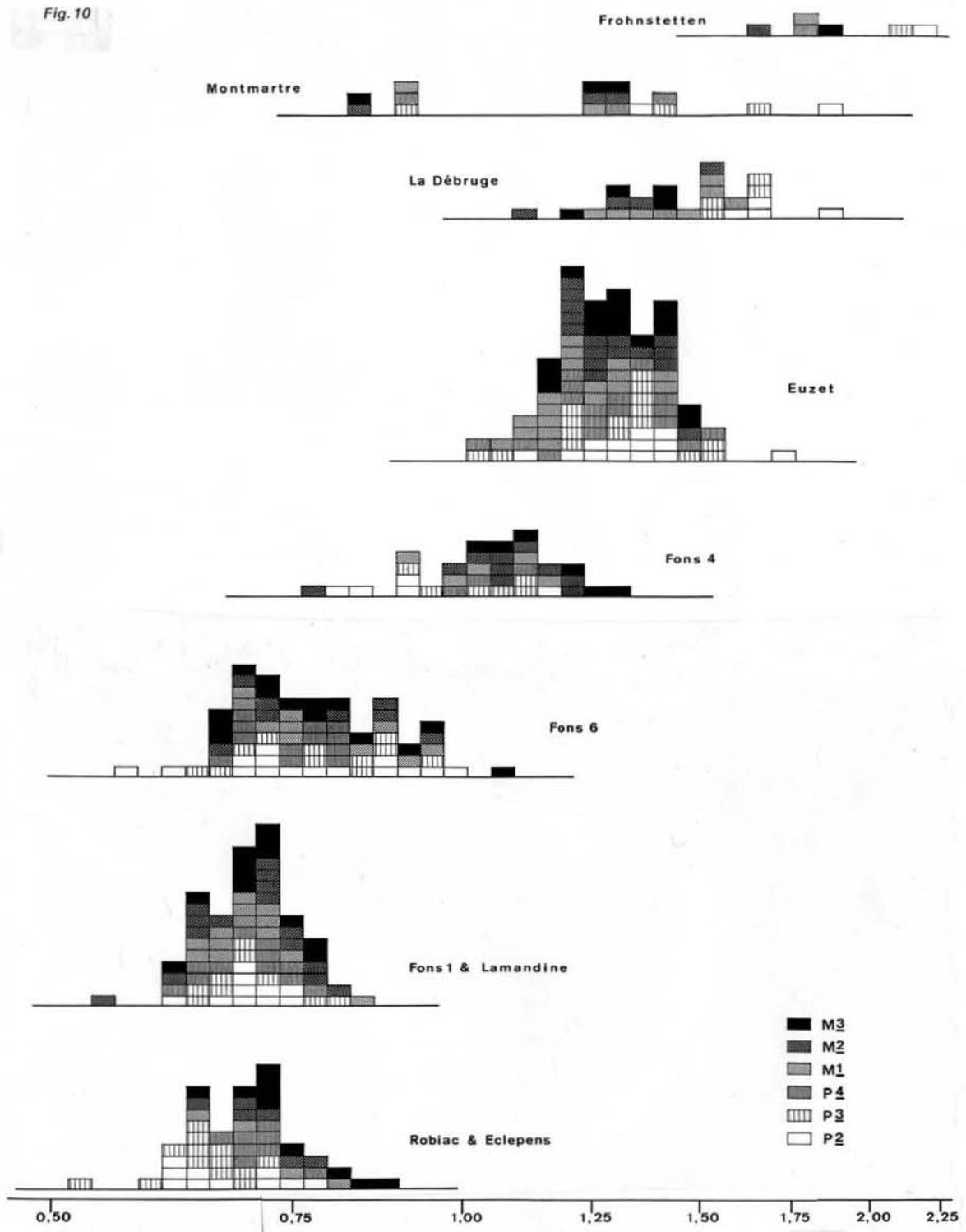


Fig. 11.— Evolution de la surface des dents jugales supérieures dans le groupe *siderolithicum-medium*. Transformées a-dimensionnelles calculées à partir du tableau 6 et figurées sous forme de données logarithmiques (voir légende tabl. 6).

dentaire qui implique une inversion du sens de déplacement relatif de ces structures au cours de l'évolution. Mais il ne s'agit peut-être que d'une désynchronisation entre l'accroissement de taille important qui intervient au niveau d'Euzet, les progrès dans la molarisation du secteur antérieur des dents jugales et l'évolution de la longueur faciale pré-orbitaire. Car on observe d'autre part une réduction continue de la distance orbite-échancrure nasale, tandis que, dès *euzetense*, l'orbite tend à se centrer en avant de la mi-longueur crânienne.

En conclusion, les transformations progressives de la morphologie crânienne et le gradient des mensurations dentaires conduisent finalement à envisager une relation de filiation directe entre les 2 lignées, sous forme d'une anagénèse de caractère endémique, régional. Le morphotype *siderolithicum*, absent d'Euzet, ne reparait —d'ailleurs timidement— dans le Midi de la France qu'à partir du niveau de La Débruge.

A considérer le schéma phylétique de la figure 11, on peut se demander s'il ne serait pas souhaitable de distinguer taxonomiquement la forme du Ludien supérieur de *P. siderolithicum* dont le type provient de Mormont-Eclépens. Mais les variations morphologiques sont faibles dans cette lignée. C'est la raison pour laquelle Franzen avait renoncé à y distinguer des chronoclines. La documentation fossile ne s'est guère enrichie depuis et l'on ne peut toujours pas trancher cette question.

Il est possible que la forme espagnole de Roc de Santa, *P. crusafonti* CASANOVAS, 1975, de taille intermédiaire, que son auteur caractérise notamment par la grandeur de la P¹ et la forme particulière de l'ectolophe de P², représente une autre branche dérivée du même tronc originel.

Palaeotherium crassum CUVIER, 1805

(Pl. 8, 9, 10; fig. 12-13)

Matériel

P. crassum robustum FRANZEN, 1968

- MBA Db-562 (La Débruge); (holotype): crâne aplati, dégagé par sa face ventrale, avec les 2 séries dentaires jugales et l'arcade zygomatique dext.; animal jeune (M3 fonctionnelles, non abrasées); très détérioré, pratiquement pas de structures osseuses visibles.
- MLY Gg-699 (La Débruge): fragment facial d'un jeune avec P1-D2-D4-(M1) sin. (Franzen, pl. 19-4).
- MNHN 151 (La Débruge): fragment facial d'un jeune avec P2-P3-P4-M1-M2-M3 sin. et dext., très déformé et écrasé latéralement.

P. crassum crassum CUVIER, 1805

- MNHN GY-350 (2868) (Montmartre): crâne dégagé par sa face ventrale avec la dentition jugale quasiment complète et les alvéoles des dents antérieures sin.. Absolument pas déformé, mais toute la partie dorsale, au-dessus du zygoma, manque (de Blainville 1839-64, pl. 5 à droite: "*crassum*"; Franzen, pl. 25-6).
- MNHN GY-428 (130) (Montmartre): crâne avec sa mandibule, dégagé par le côté gauche, aplati et détérioré.
- FSL 6632 (Mormoiron): crâne d'un jeune avec toute la dentition jugale (D2-D4 toujours en place, M2 fonctionnelles non abrasées, M3 incluses), brisé en avant des prémolaires et fortement écrasé dorso-ventralement (Roman, 1922, pl. 5 fig. 1 et 2; Franzen, pl. 19-5).
- MBA Lgs-1 (Langlès): fragment facial avec les 2 séries de dents jugales.
- FMA 95 (St-Aubin-d'Eymet): mandibule dext. avec (P4)-M3 (Franzen, pl. 24-2).

P. crassum renevieri STEHLIN, 1904

- MBA Mt-151 (Mormont-Entreroches): fragment de crâne avec les séries de dents jugales, incomplètement dégagé, comprimé et déformé; lectotype.

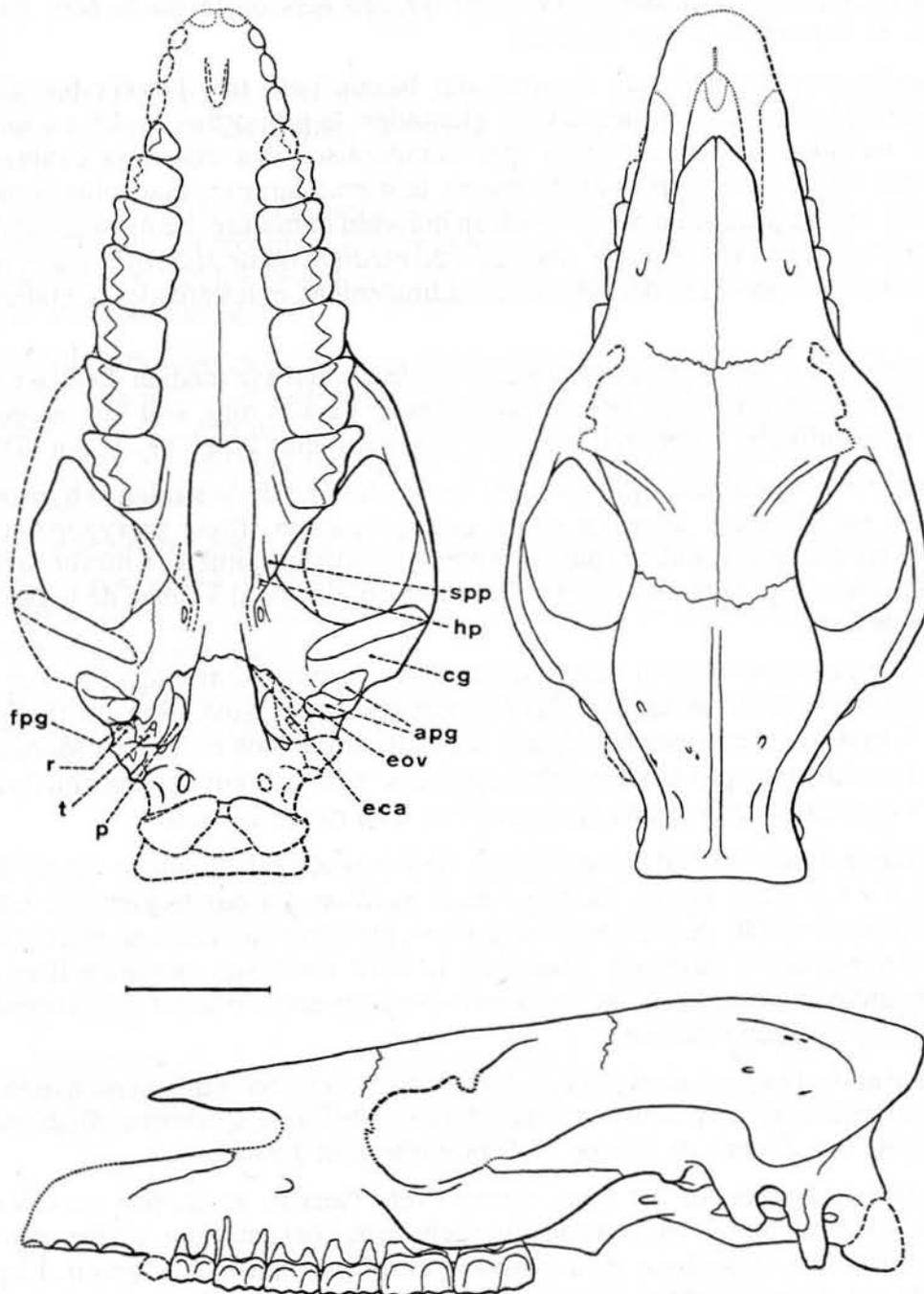


Fig. 12.— Crâne de *P. crassum crassum*, d'après MNHN GY-350 (Montmartre) et FSL 6632 (Mormoiron) (voir légende p. 111).

Crâne

En dehors d'une brève description du crâne de Mormoiron par Roman (1922), on ne trouve cités dans la littérature que les caractères anatomiques utilisés par Franzen dans la diagnose spécifique.

C'est le crâne de Montmartre GY-350 qui me servira de guide pour amorcer la description, en partant de la face ventrale.

Il mesure environ 310 mm de longueur basale pour une largeur bizygomatique maximale de 153 mm à l'avant des cavités glénoïdes: la proportion (0,49) est identique à celle de *P. medium*. On peut estimer (par comparaison des distances canine-condyle occipital) que 6632, avec approximativement la même largeur, était plus court de 5% environ, donc un peu plus trapu; mais c'était un individu immature. Le museau est décrit par Franzen comme un peu moins effilé que celui de *medium* ou de *siderolithicum*; toutefois, les incisives sont ici aussi très décalées longitudinalement, et les arcades dentaires à peine plus larges.

La fenestration antérieure du palais est ovoïde à grand axe médian. Le diastème post-canin est court (15,5 mm pour une rangée dentaire de 126 mm, soit une proportion de 12,3%). A la mandibule, il apparaît toutefois nettement plus long (19,7% sur GY-428).

La tubérosité maxillaire, qui reste très basse en dépit de la tendance hypsodonte de cette espèce, est allongée, avec un sillon ptérygo-palatin (fossa pterygopalatina) peu marqué, et le crochet ptérygoïdien (hamulus pterygoideus) est situé à 26 mm en arrière de la M³. La tubérosité est plus renflée sur 6632, vraisemblablement à cause de la présence du germe de cette dent.

Les fosses temporales sont vastes; considérées comme isométriques en vue ventrale par Franzen, elles sont en fait un peu plus longues que larges, aussi bien chez GY-350 que chez 6632. L'intérieur n'en a pas été dégagé sur le crâne parisien et celui de Mormoiron est écrasé; on n'accède donc pas aux forams optiques, mais on peut observer qu'ils devaient être séparés dans les 2 cas par une épaisseur d'os d'au moins 20 mm.

Le condyle du squamosal qui se détache bien de profil est cylindrique et modérément allongé (42,5 x 9,5 mm), moins long que chez *medium*. La cavité glénoïde est étroite. L'apophyse post-glénoïde, de section rectangulaire, présente sur sa face antérieure une large plage articulaire presque circulaire (diamètre 12 à 13 mm); son extrémité libre est bien dégagée, arrondie et recourbée vers l'intérieur. On y observe un assez gros foramen post-glénoïde à l'angle postéro-interne.

Le méat auditif externe n'est pas canalisé ventralement. Sa voûte est excavée à la partie interne par un recessus particulièrement bien délimité de forme sphérique (diamètre 11 mm environ) creusé aux dépens de la base de l'apophyse post-glénoïde.

Le processus jugulaire est long, orienté vers l'arrière et un peu vers l'extérieur. L'apophyse post-tympanique, qui en constitue la base du côté antérieur, est bien développée mais plus courte que l'apophyse post-glénoïde et lui est parallèle de profil. L'apophyse paroccipitale est allongée, de section semi-circulaire, son méplat antéro-externe étant affronté à l'apophyse post-tympanique. Les mêmes structures s'observent sur le crâne 6632, mais elles y sont un peu écrasées.

La poutre basale du crâne est large et robuste. Basioccipital et basisphénoïde font entre eux un angle de 15 degrés. L'anastomose sous-sphénoïdale, qui est présente dans les canaux alaires, est orientée obliquement vers l'avant.

Le bord antérieur du hiatus pétro-sphénoïdal est très oblique: la profonde échancrure carotidienne s'étire vers l'avant et une épine bien développée la sépare de l'échancrure ovale. Une zone d'affrontement pétro-sphénoïdal de 13 mm de long sépare le hiatus du foramen jugulaire.

Seule émerge la partie médiane du pétreux qui est très oblique latéralement vers le haut. La moitié externe est cachée sous une structure d'os spongieux de topographie complexe (pl. 9-3).

Au centre, une tige cylindrique sectionnée représente la base du tympano-hyal. Postéro-latéralement, on reconnaît, contre la base du processus jugulaire, le foramen stylo-hyoïdien secondaire, prolongé le long du tympano-hyal par une gouttière orientée vers l'avant et un peu latéralement.

Autour du tympano-hyal, le tympanique constitue une apophyse vaginale prolongée par trois protubérances: une aile antérieure terminée en pointe (soutien pour la trompe d'Eustache?), une aile ventrale, une aile latérale recourbée ventralement qui rejoint la base de l'apophyse post-glénoïde et constitue un anneau incomplet destiné sans doute à soutenir la membrane du tympan.

Cette structure ressemble d'assez près à celle que je décris chez *P. muehlbergi thaleri*. Elle n'est pas conservée sur le crâne 6632, ce qui s'explique peut-être par le jeune âge de cet individu, mais pourrait tout aussi bien être accidentelle, ce qui jetterait un doute sur son absence chez d'autres espèces.

Le foramen magnum affecte la forme d'un losange à bords très arrondis et mesure 26 mm de large pour 20 mm de haut.

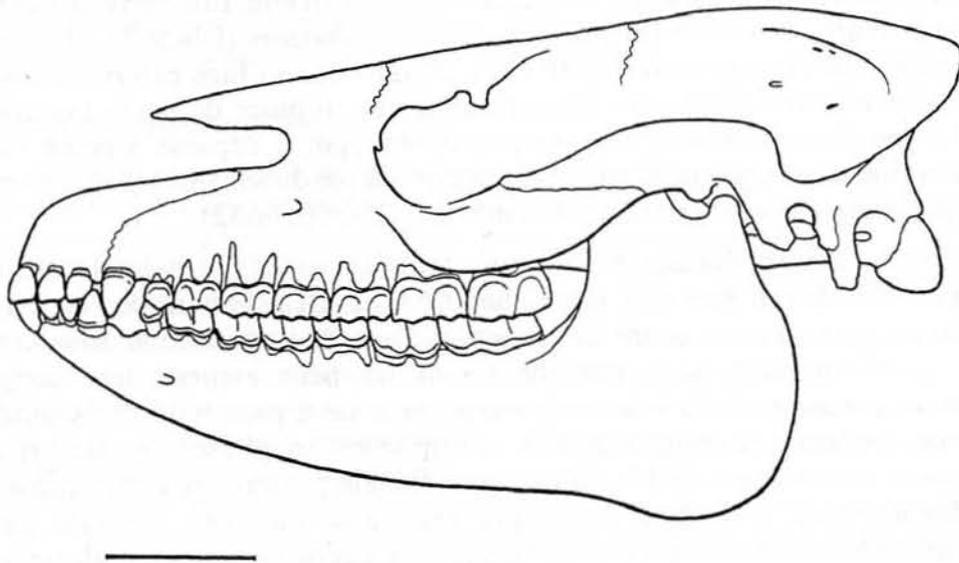


Fig. 13.— Restitution (partiellement hypothétique) de la tête de *P. crassum crassum*.

Toute la partie du crâne située au-dessus du zygoma est détruite sur le spécimen du Gypse parisien. Pour la décrire, il faut se référer principalement aux crânes 6632 et GY-428; même chez ceux-ci, la dimension verticale ne peut cependant pas être établie avec certitude.

L'ouverture nasale est conservée sur 6632, mais écrasée; il semble qu'elle ait été échancrée jusqu'au bord antérieur de D⁴. Chez GY-428, elle est proportionnellement moins profonde (limite P³-P⁴); les os nasaux y sont courts dans leur partie libre, et terminés en pointe (Franzen, pl. 25-2).

Sur MNHN 151, des rugosités à la partie antérieure du maxillaire correspondent, à l'évidence, à la suture maxillo-prémaxillaire et montrent les limites de l'extension de ce dernier os qui se terminait en une fine apophyse arrondie, légèrement déportée sur la face externe du museau, à l'aplomb du paracône de P³. La participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale était donc vraisemblablement assez réduite.

Le bord antérieur de l'orbite s'aligne sur le paracône (6632, MNHN 151) ou sur le métacône de M¹ (GY-350). Elle est donc plus antérieure que chez *P. medium* et se trouve centrée en avant de la mi-longueur du crâne: la région préorbitaire (LFAO) mesure 128 mm sur GY-350 et la région postorbitaire (LFPO) 146 mm sur 6632.

Les dimensions exactes de l'orbite ne sont pas connues. La figure 12 a été réalisée en prolongeant assez hypothétiquement ce qui reste du rebord orbitaire de GY-350; elle mesurerait ainsi près de 40 mm de long. Pourtant le rebord sourcillier ne dépasse pas 20 mm sur 6632, ce qui, ajouté à l'imprécision de la dimension verticale, laisse subsister la plus grande incertitude sur la superficie réelle de cette ouverture.

Le foramen infra-orbitaire s'ouvre généralement en face du paracône de P⁴, et éventuellement jusqu'à l'aplomb du mésostyle de M¹ (GY-428). A cause de la situation relativement antérieure de l'orbite, le canal infra-orbitaire est court: 23 à 24 mm sur 6632.

L'arcade zygomatique est large, 29 mm derrière l'orbite (GY-350) et insérée assez bas, à l'aplomb du plancher orbitaire qui est à peine concave; d'abord inclinée latéro-ventralement, elle ne se redresse que modérément vers l'arrière. Elle est fortement rétrécie à sa racine antérieure sous l'orbite, que ce soit chez *robustum* (Db-562), chez *c. crassum* (GY-350, 6632) ou chez *renevieri* (Mt-151). Aplatie sur sa face externe, mais avec des bords arrondis, elle se détache du massif facial sans rupture de pente marquée en vue ventrale. Le jugal exo-orbitaire est très peu développé; il dépasse à peine vers l'avant l'extrémité amincie du zygoma. L'apophyse zygomatique du squamosal se prolonge très en avant, jusqu'à l'angle postéro-externe de l'orbite (GY-350, 6632).

Quand bien même l'écrasement post mortem l'aurait un peu étalé, il reste indéniable que le toit frontal devait être très large chez 6632. L'affaissement de l'os dans la zone médiane laisse supposer en outre la présence d'une pneumatisation sous-jacente. Les apophyses post-orbitaires sont ébréchées; on ne peut estimer leur longueur. Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne est situé à proximité de la suture fronto-pariétale, mais seulement à une quarantaine de mm de ces apophyses, ce qui correspond à un développement relativement faible de la région faciale postérieure comparativement aux autres *Palaeotherium*; mais peut être est-ce encore un caractère juvénile. La jonction relativement antérieure des crêtes frontales et la minceur de la crête sagittale ont sans doute la même origine. Les crêtes occipitales sont proéminentes et débordent nettement les condyles occipitaux vers l'arrière.

Au sujet de la mandibule, on notera avec Franzen, à partir de celle de St-Aubin (FMA 95) que l'apophyse coronoïde n'est pas très développée dorsalement; elle surplombe moins le condyle que chez *P. medium*. La distance entre la surface articulaire et le plan occlusal des dents est par ailleurs modérée, de l'ordre de 44 mm.

***Palaeotherium muehlbergi* STEHLIN, 1904**

(Pl. 13-1 et 2; fig. 14 à 16 [Remy, 1985, pl. 4-2 et 3, 5, 6, 7, 8-1])

Matériel

La plupart des restes crâniens sont très fragmentaires; les données anatomiques qu'ils comportent seront répertoriées comme suit: 1, situation du foramen infra-orbitaire; 2, bord antérieur de l'orbite; 3, naissance de l'arcade zygomatique; 4, hauteur maximale de celle-ci sous l'orbite.

***P. muehlbergi praecursum* FRANZEN, 1968**

- MNHN 1903-20 (Bach): (holotype), maxillaire dext. avec P1-P4-(M1) (Franzen, pl. 27-4): 1
- BMNH 25227 (Hordwell): fragment de maxillaire sin. (juvénile) avec D3-D4-M1 (cité par Franzen et fig. pl. 27-3 sous le numéro 36783): 1, 2, 3.
- divers fragments de mandibules.

***P. muehlbergi thaleri* REMY, 1985**

- FMO Seo-2 (St-Etienne-de-l'Olm, Grès de Célas), holotype: crâne complet (un peu ébréché dans la région supraoccipitale) avec sa mandibule (privée d'une partie de la branche montante dext.) et une partie de l'arc hyoïdien d'un mâle adulte. Les incisives et canines ainsi que P1 sin. et dext. manquent, mais leurs alvéoles sont en partie conservés. Crâne légèrement aplati avec la partie dorsale déjetée sur la droite (Remy, 1985, pl. 4 fig. 2 et 3; pl. 5, 6 et 7: fig. 2; texte-fig. 6).
- FMO Seo-1 (St-Etienne-de-l'Olm): crâne complet (sauf le zygoma sin.) avec sa mandibule (privée de la branche montante dext.) et une partie de l'arc hyoïdien, d'une femelle adulte. Les incisives et canines manquent (sauf I2 et C sin.) mais leurs alvéoles sont conservés. Mêmes déformations que Seo-2 (Remy, 1985, pl. 5, 6, 7 et 8: fig. 1; texte-fig. 7 et 8).
- FLY 6537 (La Débruge): maxillaire dext. avec (alv. P1)-P2-M3: 1, 3.

***P. muehlbergi muehlbergi* STEHLIN, 1904**

- MBA Ri-1 (Rixheim): crâne écrasé visible ventralement avec une partie de la dentition jugale et les canines. Seule donnée anatomique accessible: le condyle. L'observation des limites osseuses révèle que la largeur du palais et celle des arcades zygomatiques ont été fortement majorées par un écrasement post mortem.
- MNHN GY-347 (2856) (Montmartre): du crâne incomplet figuré par Cuvier (1825, pl. 137-1), il ne subsiste que la série des 4 dents jugales (P3)-(M2) sin. avec le départ du zygoma: 3, 4.
- FMA (coll. Vasseur) (Gypse de Paris): fragment de maxillaire dext. avec M1-M3 (Franzen, pl. 27-1): 1, 2, 3.
- GSM 59334 (Sconce): fragment de maxillaire sin. avec M1-M2 (signalé par Franzen): 1.
- FMO UM-1756 (Gypse de Paris): arrière-crâne complet du côté dext. depuis le bord antérieur de l'orbite avec (M2)-M3, d'un individu adulte (M3 assez usée); quelque peu écrasé dorso-ventralement; l'os est brisé en petits fragments par endroits et certaines sutures sont peu reconnaissables.
- MNHN GY-345 (2860) (Gypse de Paris): crâne dégagé ventralement, très détérioré, avec restes des 3 M sin. (Cuvier, 1825, pl. 124-2). Détermination fondée sur la grande taille (LM2-M3: environ 48,5 mm). Aucune donnée anatomique sauf le moulage du foramen magnum et LABZ (173 mm).
- parmi les mandibules:

MNHN GY-352 (2872) (Montmartre) (Cuvier, 1825, pl. 121-1; de Blainville, 1839-64, pl. 2; Franzen, pl. 28-1).
 MNHN 1826 (Mont Anis) (Cuvier, 1825, pl. 148-1; de Blainville, 1839-64, pl. 2; Franzen, pl. 24-7, 11), type de "*P. velaunum*" DE BLAINVILLE.

Crâne et mandibule

Il ressort de cette énumération que l'anatomie crânienne de *P. muehlbergi* est connue principalement grâce aux 2 crânes des Grès de Célas Seo-1 et 2 récemment décrits (Remy, 1985). Je reprends ici cette description, pour l'essentiel, en y ajoutant les données observables sur les autres spécimens.

- Le crâne est trapu, c'est à dire large, haut, peu allongé (I/L : 0,57 à 0,62).
- Le museau est plus large que chez *P. medium*, cependant les incisives restent bien décalées de profil.
- La hauteur maximale est très postérieure, et située au niveau de la crête sagittale.
- La canine est proéminente chez le mâle.
- Le diastème post-canin est relativement court: au maxillaire, 13 à 14% de la longueur de la série dentaire. Franzen a noté cependant de fortes variations à ce sujet chez cette espèce.
- L'échancrure nasale est haute et profonde, atteignant la limite P^4-M^1 (avec des variations de $\pm 1/2$ longueur de dent).
- Le prémaxillaire forme un bourrelet épais, proéminent latéralement et allongé, qui se termine en lamelle arrondie à son extrémité, légèrement déportée du côté externe, et à l'aplomb du fond de l'échancrure nasale.
- Le prémaxillaire reste séparé de la courte épine nasale antérieure par une bande de maxillaire oblique de 6 à 10 mm de large.
- L'extrémité libre des os nasaux, très longue, atteint le niveau des canines; ils sont larges et assez nettement rétrécis "en cuillère" dans leur partie moyenne, ce qui ménage une concavité sous-nasale dans le maxillaire en prolongement de l'échancrure nasale.
- Le bord antérieur de l'orbite est aligné sur le paracône de M^2 , position que l'on retrouve chez les 2 autres sous-espèces.
- L'orbite est centrée un peu en avant de la mi-longueur du crâne et la région faciale anté-orbitaire mesure environ 40% de la longueur totale de la tête.
- Le maxillaire est haut, mais très étroit dans sa partie dorsale.
- La suture naso-maxillaire est courte et fortement arquée.
- Le lacrymal exo-orbitaire, peu développé vers l'avant, est étiré en hauteur.
- Il existe un contact naso-lacrymal de 5 mm de long séparant le maxillaire du frontal.
- Le massif alvéolo-dentaire est relativement élevé: l'orbite est insérée assez dorsalement et la tubérosité maxillaire épaisse de 25 à 28 mm; le foramen infra-orbitaire débouche sur la paroi latérale du museau à 32 mm du rebord alvéolaire; enfin, l'arcade zygomatique ne cache pas les dents en vue latérale.

- Par ailleurs, le bord postéro-externe du foramen infra-orbitaire, très oblique, est aligné sur le paracône de M^1 . Cette position est intermédiaire entre celles observées chez *praecursum* (mésostyle de P^4) et chez *m. muehlbergi* (limite M^1 – M^2), ce qui tendrait à confirmer le déplacement phylétique de cet orifice vers l'arrière (Franzen).
- Le canal infra-orbitaire, oblique dorsalement vers l'avant, est court chez *thaleri* (23 à 25 mm). Compte tenu de la position stable de l'orbite dans la lignée, il a vraisemblablement tendance à se raccourcir dans le temps.
- L'arcade zygomatique est épaisse et large, jusqu'à 28 mm chez *thaleri*. Chez la sous-espèce nominale (GY-347, UM-1756) elle atteint même 32 mm de largeur.
- Elle est rétrécie à son origine sous l'orbite, plus fortement sur 1756 que chez *thaleri*, et se détache du massif facial avec une rupture de pente variable, mais généralement forte.
- En divergeant fortement vers l'arrière, l'arcade ménage une fosse et une gouttière temporales vastes (UM-1756: id.).
- La suture squamoso-jugale est horizontale. L'apophyse zygomatique du squamosal présente un léger renflement dorsal, suggérant une discrète amorce de processus frontal (UM-1756: id.); elle entre en contact avec le maxillaire sur la face interne de l'arcade, à l'angle postéro-externe du plancher orbitaire.
- L'orbite est petite, avec un rebord antérieur et dorsal tourmenté, un peu plus petite, semble-t-il, chez la sous-espèce nominale (UM-1756) que chez *thaleri*.
- La voûte frontale est large; les apophyses post-orbitaires, pas très longues, sont bien individualisées par une profonde échancrure sus-orbitaire (UM-1756: id.).
- L'écaille du squamosal est basse mais très allongée; à l'arrière, elle atteint le supra-occipital; à l'avant elle remonte en direction du frontal qu'elle ne rejoint cependant pas: il semble qu'une bande sinueuse de pariétal, large d'environ 10 mm sépare ces 2 os comme chez les autres paléothériidés (UM-1756).
- Les crêtes frontales, dédoublées, sont peu accentuées; elles se rejoignent un peu en avant de la suture fronto-pariétale sur Seo-1 et 2, un peu en arrière sur UM-1756, en une crête sagittale bien développée et même proéminente à son sommet. La crête nuchale est très puissante (UM-1756) et déborde vers l'arrière les condyles occipitaux.
- Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne est reporté à 48 mm en arrière des apophyses post-orbitaires, juste en avant (Seo-1 et 2) ou au niveau (UM-1756) de la suture fronto-pariétale.
- Dans la fosse orbito-temporale, le foramen sphéno-palatin est vaste (grand diamètre 9 mm) et centré sur le bord postérieur de M^3 .
- Sur UM-1756 les foramens dissimulés derrière la crête ptérygoïdienne ont pu être dégagés (fig. 24e). Ils sont tous relativement grands; trou déchiré antérieur et trou grand rond sont séparés par une mince cloison osseuse. Le canal de l'alisphénoïde, très court, débouche à la base du trou grand rond.
- Le foramen optique s'ouvre beaucoup plus antérieurement, à 25 mm en avant de la crête ptérygoïdienne. C'est un orifice étroit, de 3 à 4 mm de diamètre (Seo-1 et 2, UM-1756), séparé de son homologue par une épaisseur d'os de 15 à 18 mm.

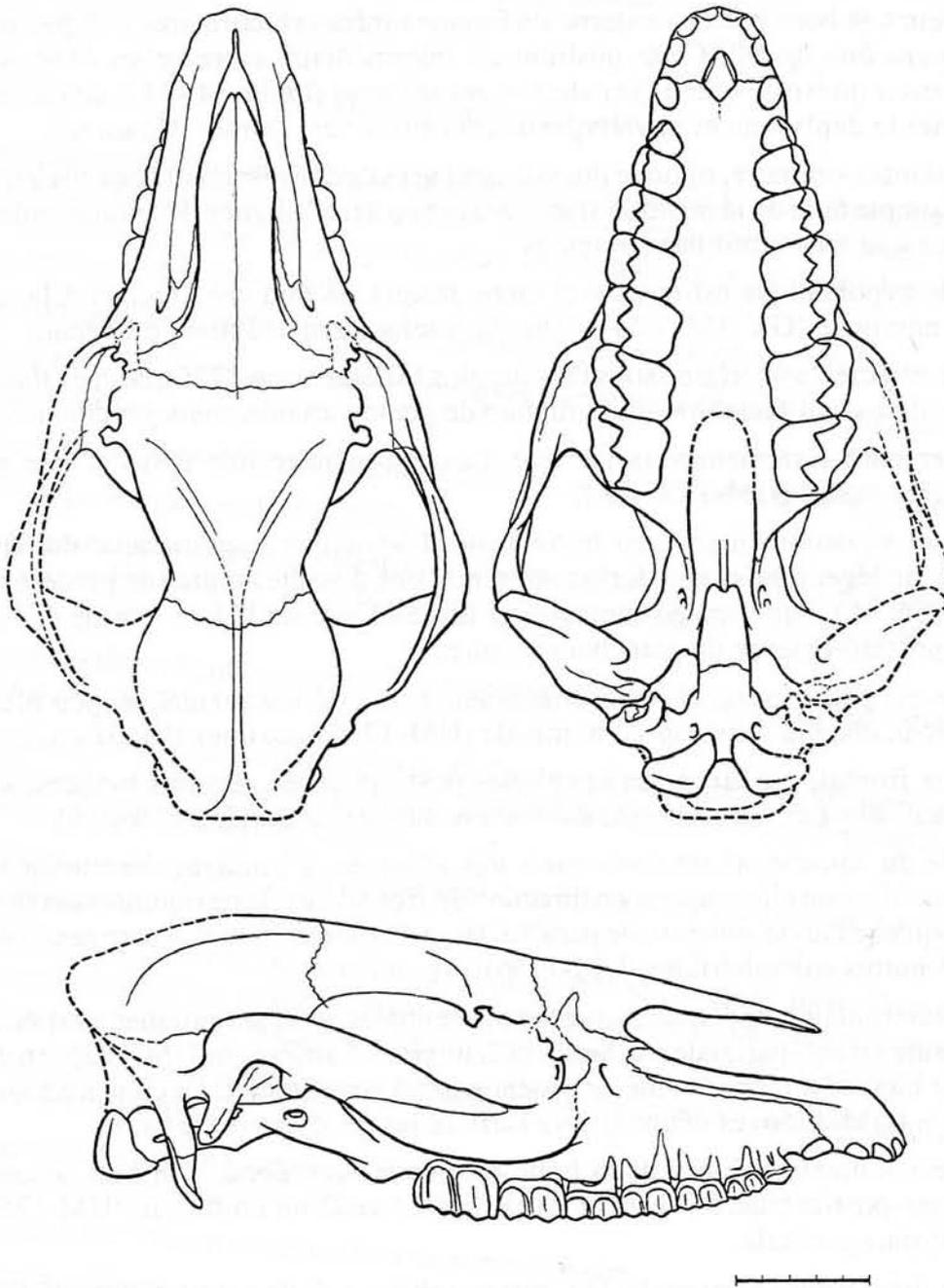


Fig. 14.— Crâne (femelle) de *P. muehlbergi thaleri* FMO Seo-1 (St-Etienne-de-l'Olm).

- Les deux canaux optiques mesurent 35 mm de long; ils ne se confondent qu'à proximité immédiate de leur ouverture postérieure dans la cavité encéphalique (UM-1756).
- Dans l'ouverture postérieure du canal alaire on observe la présence du canal transverse intra-sphénoïdal, qui est rectiligne sur UM-1756 et large de 3 mm.
- L'articulation squamoso-mandibulaire, insérée assez haut (45 à 55 mm au-dessus du plan

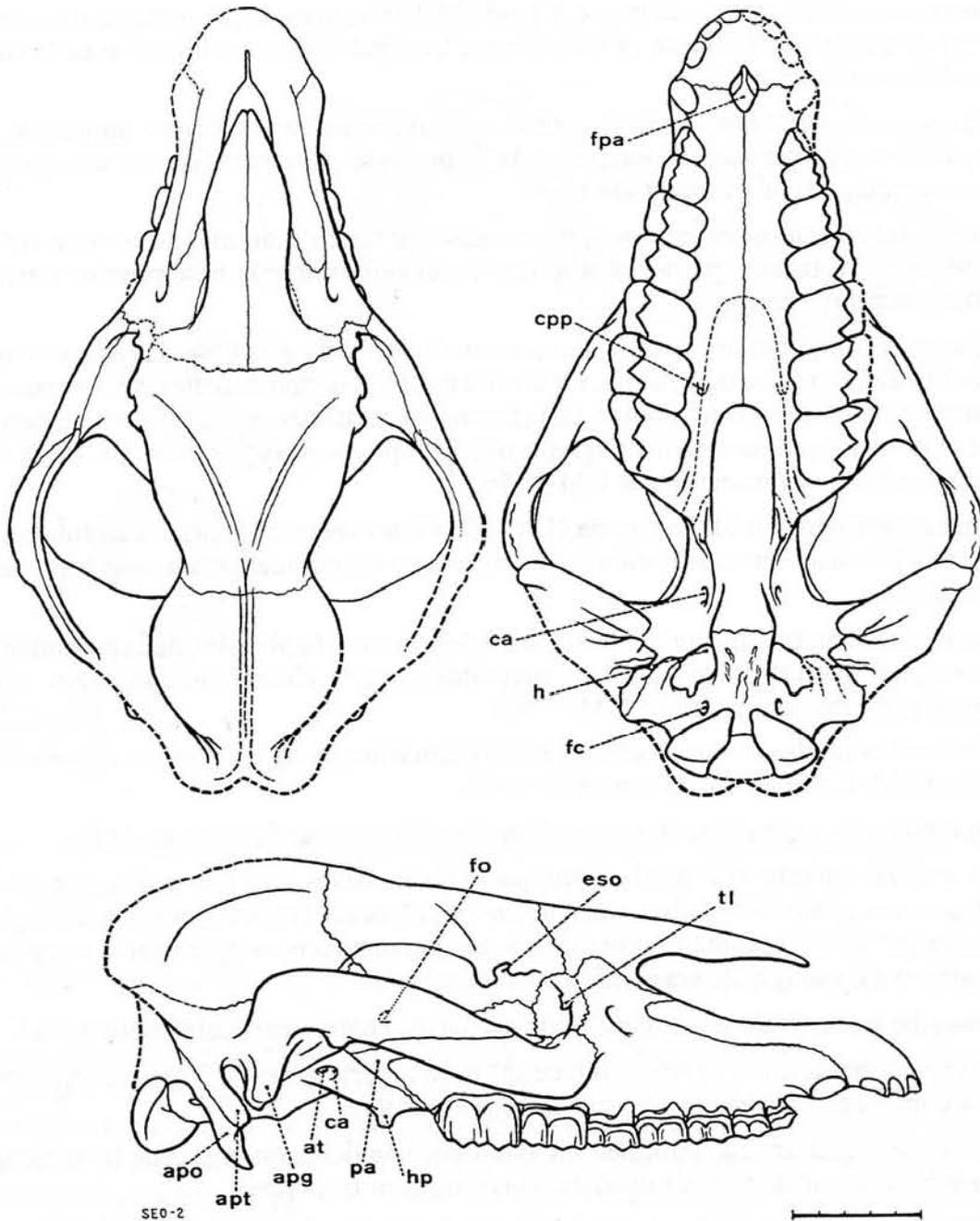


Fig. 15.— Crâne (mâle) de *P. muehlbergi thaleri* FMO Seo-2 (St-Etienne-de-l'Olm) (voir légende p. 111).

occlusal) est relativement écartée du plan sagittal médian.

- Le condyle du squamosal, cylindrique, mesure de 53 à 56 mm de long pour 9 à 10 mm de diamètre chez *thaleri*; sur le crâne de Rixheim et sur 1756, l'allongement est du même ordre (>51 × 10 à 11 mm).
- L'apophyse post-glénoïde, inclinée postéro-médianement, est très développée et

présente une extrémité bien dégagée. Chez UM-1756 on remarque sur sa paroi antérieure une grande facette articulaire grossièrement triangulaire en continuité avec la surface articulaire condylienne.

- Le processus jugulaire, orienté antéro-médianement, associe une apophyse post-tympanique, qui dépasse la longueur de l'apophyse post-glénoïde, et une apophyse paroccipitale particulièrement allongée.
- Le méat auditif externe est entièrement canalisé par ces formations osseuses; sa voûte est creusée du côté interne par un profond recessus qui excave la base postéro-interne de l'apophyse post-glénoïde.
- Une annexe tympanique ossifiée, non pneumatisée, enserre la base du tympano-hyal et cache la moitié externe du pétreux. De conformation voisine de celle de *P. crassum*, elle comprend une forte protubérance dirigée antéro-ventralement, et du côté externe un anneau tympanique partiel, n'atteignant pas l'apophyse post-glénoïde (pl. 13-2). Cette structure n'est pas conservée sur UM-1756.
- Le hiatus pétro-sphénoïdal est vaste (UM-1756); les secteurs ovale et carotidien y sont bien individualisés entre une ondulation du rebord sphénoïdal et la pointe émoussée du promontoire.
- L'axe basicrânien fait un angle d'environ 20 degrés avec la plan du palais secondaire. Le basioccipital est accidenté de fortes rugosités, surtout chez Seo-2; sa suture avec le sphénoïde est très en relief (id. UM-1756).
- Le foramen condylien atteint 7 x 5 mm et le foramen magnum, losangique, mesure de 26 x 20 mm (UM-1756) à 28 x 23 mm (GY-345).
- La symphyse mandibulaire, large et allongée, s'étend jusqu'au niveau de P₂.
- Chez *thaleri*, son rebord ventral est oblique et les incisives bien redressées, comme chez la plupart des paléothères, alors que chez *m. muehlbergi* l'os alvéolaire est très aplati et les dents presque horizontales. On manque de documents pour apprécier la constance et la portée systématique de cette différenciation.
- La branche horizontale de la mandibule est large, épaisse et relativement basse.
- Le foramen mentonnier s'ouvre en face du bord antérieur de P₃; il est accompagné sur Seo-1 d'un foramen accessoire situé 15 mm en arrière.
- L'apophyse angulaire est délimitée en avant par une échancrure faciale bien marquée; elle est bordée par de fortes rugosités d'insertions musculaires.
- La branche montante est large dans le sens antéro-postérieur avec un bord antérieur perpendiculaire au plan occlusal des dents ou même légèrement surplombant.
- La fosse zygomatoco-mandibulaire est très marquée.
- Le condyle, bien dégagé par une large échancrure sigmoïde, est étroit et très allongé (56 x 10 mm chez Seo-2), oblique antéro-latéro-dorsalement, semi-cylindrique de profil et convexe transversalement.
- L'apophyse coronoïde n'est pas très élevée au-dessus du condyle, mais très large et recourbée en crochet vers l'arrière.

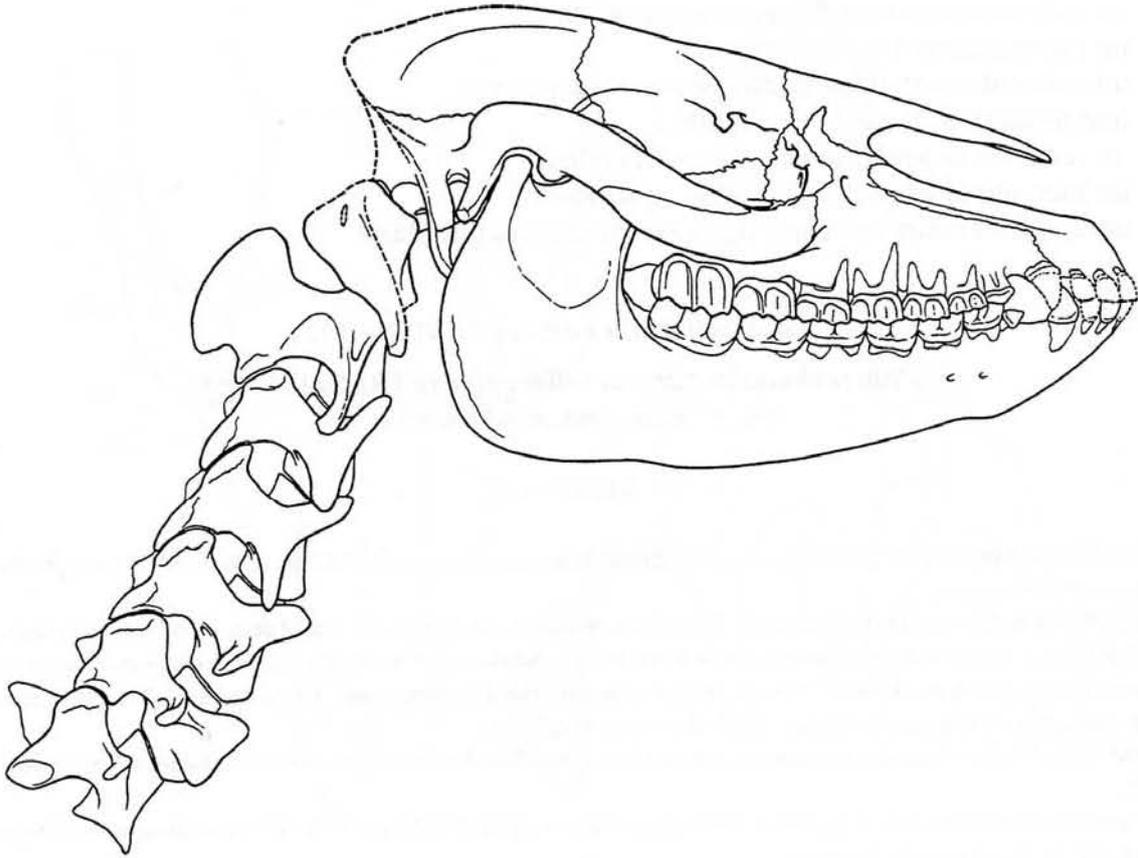


Fig. 16.— Restitution du squelette préthoracique chez *P. muehlbergi thaleri* d'après FMO Seo-1 et Seo-3.

- Le stylo-hyal est long avec un talon (*angulus stylohyoideum*) déplacé très ventralement.

Les deux crânes des Grès de Célas manifestent une différenciation sexuelle. Comparativement à Seo-2, qui devait être un mâle, la femelle Seo-1 possède des canines plus petites, un museau plus étroit et allongé sans relief canin et des particularités qui révèlent une musculature moins puissante: arcades zygomatiques un peu moins massives et moins divergentes, apophyses post-orbitaires moins développées, crête sagittale moins proéminente, crochet ptérygoïdien moins marqué, processus jugulaire plus grêle, branche horizontale de la mandibule moins haute, apophyses coronoïdes moins larges, stylo-hyals plus fins.

En dépit de la médiocre documentation de la sous-espèce nominale, on y a relevé finalement quelques différences de structure par rapport à *thaleri*. Considérant le décalage chronologique probable et le caractère un peu archaïque de la dentition de ce dernier (Remy, 1985), on peut supposer que ces différences (qui restent d'ailleurs minimes) reflètent quelques unes des tendances évolutives de la lignée. On observe ainsi de *thaleri* à *m. muehlbergi*:

- un déplacement du foramen infra-orbitaire vers l'arrière,

- un raccourcissement du canal infra-orbitaire,
- un élargissement du zygoma,
- une accentuation de son rétrécissement antérieur,
- une réduction de taille de l'orbite,
- un recul de la jonction des crêtes frontales,
- un raccourcissement du condyle squamosal,
- un aplatissement antérieur de la symphyse mandibulaire.

Palaeotherium curtum CUVIER, 1812

Palaeotherium curtum villerealense FRANZEN, 1968

(Fig. 17 [Remy, 1985, pl. 8-2 à 4, 9-1 et 2])

Matériel

- FMA 30 (St-Martin-de-Villeréal), holotype: fragment de massif facial avec P2-M3 sin. et dext. (P4, M1 dext. et M1, M2 sin. sans ectolophe).
- MNHN 1901-22-1A à D (St-Bonnet-de-Rochefort): fragments de maxillaires sin. et dext. associés avec la dentition.
- FMO Scx-1 (Ste-Croix-de-Brignon): crâne d'une femelle adulte, brisé à l'arrière des tubérosités maxillaires et des arcades zygomatiques, avec P2-M3 sin. et dext. et les alvéoles des autres dents. Un peu écrasé latéralement et déjeté dorsalement vers la gauche (Remy, 1985, pl. 8-3; pl. 9-1; fig. 9).
- FMO Scx-55 (Ste-Croix-de-Brignon): maxillaire dext. avec P2-M3 et les alvéoles de C et P1 (Remy, 1985, pl. 8-4; pl. 9-2).
- Parmi les mandibules: MLY Gg-394 (La Débruge) (Franzen, pl. 31-3); FMA 104 (Ste-Croix-de-Beaumont); FMO Scx-46, 49, 51 (Ste-Croix-de-Brignon).

Crâne et mandibule

Le crâne de Brignon étant le moins incomplet, j'en reprends la description (Remy, 1985) avec l'appoint de quelques données énumérées par Franzen dans sa diagnose.

- La longueur basicrânienne peut être évaluée très hypothétiquement à 300 mm environ.
- La largeur, difficile à restituer, semble avoir été un peu plus grande que celle du crâne du Gypse (voir *P. c. curtum*), mais l'extrémité du museau est plus fine et sans relief canin. La petite taille de la canine laisse supposer qu'il s'agissait d'une femelle (tandis que le spécimen-type FMA 30 et le maxillaire Scx-55 auraient été des mâles).
- Le diastème post-canin est long. Sur les 2 spécimens de Brignon, il mesure 22,5 mm soit 20% (Scx-1) à 21% (Scx-55) de la longueur de la série dentaire.
- Le carrefour maxillo-prémaxillaire est échancré dans le palais par une vaste fenestration ovoïde.
- L'échancrure nasale est peu profonde et en position assez ventrale; sa limite distale, largement arrondie, est centrée aux 2/3 de la hauteur du museau et ne dépasse pas en arrière l'aplomb du paracône de P⁴.
- Le prémaxillaire forme à l'avant un bourrelet épais, puis il se déporte légèrement du côté externe et se termine en lamelle arrondie en face de P².

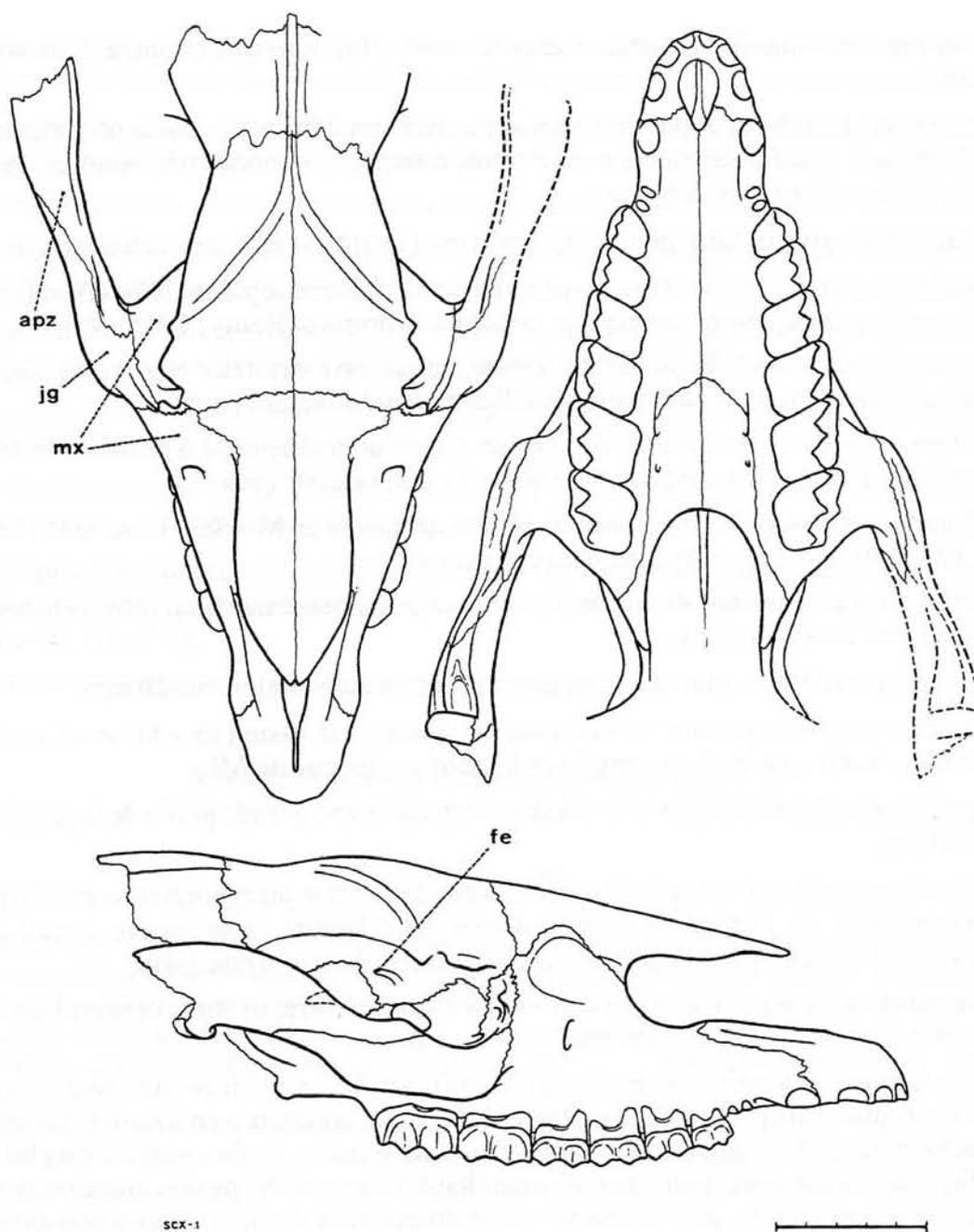


Fig. 17.— Crâne de *P. curtum villerealense* FMO Scx-1 (Ste-Croix-de-Brignon) (voir légende p. 111).

- La partie libre des nasaux s'étend jusqu'au-dessus de la ligne joignant les canines; ils sont larges, à bords parallèles avec une extrémité obtuse.
- L'os nasal de chaque côté redescend assez nettement sur la paroi latérale du nez, mais ne se prolonge pas sur le rebord ventral de l'échancrure; par suite, le maxillaire participe à ce rebord sur 30 mm environ.

- La suture naso-maxillaire est très arquée, mais plus longue que chez *P. muehlbergi thaleri*.
- L'extrémité dorsale du maxillaire est assez nettement déprimée dans le prolongement de l'échancre nasale, ce qui pourrait être interprété comme une amorce de fosse préorbitaire (voir *frohnstettense*).
- Le lacrymal exo-orbitaire peu développé vers l'avant est allongé verticalement.
- Il semble cependant y avoir une liaison fronto-maxillaire séparant le nasal du lacrymal, qui peut être interprétée comme une structure primitive (Remy, 1985: 206).
- Comme chez *P. muehlbergi thaleri*, orbite, canal infra-orbitaire et zygoma sont situés assez dorsalement et la tubérosité maxillaire est relativement épaisse.
- L'orbite est petite, circulaire, mais avec un pourtour accidenté. La position de son bord antérieur varie du mésostyle de M² (Scx-1) à celui de M¹ (Scx-55).
- Le foramen infra-orbitaire s'ouvre à l'aplomb du milieu de M¹ (Scx-1) ou de P⁴ (Scx-55); sur FMA-30, il est accompagné de trous accessoires.
- L'orbite est peu profonde en avant; l'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire n'est qu'à 10 mm de son rebord.
- Ce canal, parallèle au plan sagittal, est court et mesure seulement 28 mm.
- Le foramen sphéno-palatin, ouvert dans le palatin, est vaste (15 x 10 mm), ovalaire à grand axe antéro-ventral, et centré sur le bord postérieur de M³.
- Le palatin est très développé vers l'avant et constitue une grande partie de la paroi interne de l'orbite.
- Le foramen optique s'ouvre à 20 mm en avant de la crête ptérygoïdienne et à 70 mm du bord antérieur de l'orbite; il mesure 4 mm de diamètre et se trouve séparé de son homologue par une paroi osseuse d'une quinzaine de mm d'épaisseur.
- Les canaux optiques sont très peu convergents vers l'arrière; ils sont conservés sur 25 mm chez Scx-1, mais leur longueur totale est inconnue.
- L'arcade zygomatique est extrêmement large (jusqu'à 32 mm), tout en restant mince dans le plan frontal. Elle est fortement rétrécie à sa racine antérieure en avant de l'orbite et se détache du massif facial avec une brusque rupture de pente. Sa face externe est plane mais inclinée dorso-médianement; insérée assez haut (elle ne cache pas les molaires de profil) et d'abord horizontale, elle se relève modérément vers l'arrière jusqu'à son expansion maximale en avant de l'articulation squamoso-mandibulaire.
- La suture squamoso-jugale est horizontale. L'apophyse zygomatique du squamosal entre en contact avec le maxillaire à l'angle postéro-externe de l'orbite. On y observe juste derrière une amorce de processus frontal.
- En vue ventrale, les fenêtres temporales sont vastes, approximativement isométriques.
- La voûte frontale est fortement bombée; mais elle n'est pas très large relativement aux os nasaux et elle ne surplombe guère les orbites.
- Les apophyses post-orbitaires sont peu développées, mais elles sont nettement individualisées par l'échancre sus-orbitaire.

- Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne est reporté à 50 mm en arrière, à l'aplomb de la suture fronto-pariétale, et à 20 mm en arrière du foramen optique.
- Les crêtes frontales sont faibles et dédoublées; elles se rejoignent en avant de la suture fronto-pariétale, en une crête sagittale qui semble avoir été puissante.
- L'arrière et la base du crâne ne sont connus sur aucun spécimen rapporté à *villerealense*.
- La mandibule est massive et lourde avec une branche horizontale haute (Franzen) et une symphyse plutôt large (Scx-49, FMA 104).
- La position du foramen mentonnier varie de l'avant de P₂ à l'arrière de P₃; Franzen signale un foramen accessoire chez Gg-394 en face de l'intervalle P₄-M₁.
- Une échancrure faciale individualise la région angulaire dont le relief marginal est bien accentué (Scx-51, Gg-394).
- Le bord antérieur de la branche montante est perpendiculaire au plan occlusal ou légèrement en surplomb (Scx-46, Gg-394).
- L'apophyse coronoïde est large et haute, moins élevée cependant que chez *c. curtum* (Franzen). Son bord supérieur est arrondi, mais non prolongé en crochet vers l'arrière (Scx-46, Gg-394).
- La fosse zygomatiko-mandibulaire est peu creusée.

Palaeotherium curtum curtum CUVIER, 1812

(Pl. 11, 12-4; fig. 18)

Matériel

- MNHN GY-424 (2876) (Montmartre): crâne complet (sauf l'arcade zygomatique dext. et une partie de la sin.). La face ventrale du crâne et le fond des fosses orbito-temporales sont restés engagés dans le bloc de gypse. Un écrasement post mortem a déporté sur la droite la région naso-frontale et l'a télescopée sur le massif maxillaire avec un chevauchement de 6 à 7 mm en avant de l'orbite; il n'y a pas de décalage antéro-postérieur et les mesures de largeur ne semblent pas avoir été affectées. Adulte jeune (M3 peu usées). (Cuvier, 1825, pl. 134-1, pl. 135-1; de Blainville, 1839-64, pl. 1; Franzen, pl. 30-1).
- MNHN GY-514 (2884) (Montmartre): maxillaire dext. avec P₁-M₁-(M₂) (Cuvier, 1825, pl. 125-1).
- MNHN sans No (Gypse de Paris): mâchoire supérieure avec la plupart des dents détériorées (Cuvier, 1825, pl. 136-4).
- FMA 50 (Ste-Sabine): massif facial avec P₁-M₃ dext. et les alvéoles des dents antérieures (Franzen, pl. 30-14, pl. 25-7).
- Parmi les mandibules:
 - MNHN GY-431 (2880) (Montmartre): mandibule sin. associée à l'origine au crâne GY-424 (voir Cuvier, 1825, pl. 134-1); abimée dans la région incisive; le condyle et l'apophyse angulaire manquent (Franzen, pl. 24-3).
 - FMA sans No (Gypse de Paris): mandibule sin. (Franzen, pl. 24-8).

Je n'intègre pas dans cette liste le fragment de crâne MLA Lm-507 avec sa mandibule Lm-506 de Mormont-Entreroches, attribués par Franzen à *P. curtum curtum*. Ces pièces présentent des caractères ambigus qui les éloignent à la fois de *P. curtum* (dents jugales peu allongées transversalement, surplomb lingual des prémolaires assez marqué), de *P. crassum crassum* (faiblesse des cingulums externes des dents inférieures et de la crête du protoconide de P₂) et de *P. crassum renevieri* (mésostyles bien marqués, même sur P₂), et leur donnent un cachet original (rétrécissement peu apparent de la racine antérieure du zygoma, position très avancée de l'orbite et du foramen infra-orbitaire, faible profondeur de l'ouverture nasale, apophyse dorsale du prémaxillaire peu allongée, forte inclinaison des incisives inférieures). Peut-être ne sont-ce toutefois que des caractères juvéniles (M3 non

fonctionnelles) et/ou des déformations dues à l'écrasement post mortem (étroitesse et surplomb interne des dents jugales supérieures).

Crâne

Franzen ne donne pas de description détaillée du crâne de Montmartre GY-424/431, tout au plus des indications qui s'y réfèrent dans les diagnoses spécifique et subs spécifique, et quelques éléments de comparaison avec le fragment crânien de Ste-Sabine FMA 50. Il me semble donc nécessaire de reprendre la description de ces pièces pour préciser un peu plus quelles sont les structures observables.

La longueur basicrânienne est de 300 mm environ et la largeur bizygomatique de 159 mm. Le rapport I/L (0,53) n'indique pas un crâne spécialement large. La grande largeur dont fait état Franzen ne concerne en fait que la région faciale: le palais est plus ample que chez *medium* (Franzen); la région incisivo-canine est également plus large et plus courte avec des incisives peu décalées de profil. Ce sont d'ailleurs pro parte des caractéristiques sexuelles de mâle; le museau est plus étroit et les canines plus petites sur FMA 50 et MNHN sans No: il s'agit sans doute de femelles.

Le diastème post-canin mesure 19,5 mm chez GY-424 pour une rangée dentaire de 116,5 mm soit un rapport de 16,7%.

Comme chez *villerealense*, l'échancrure nasale est peu profonde, ne dépassant pas le métacône de P³, et axée très ventralement. Ici aussi, l'extrémité de l'apophyse latérale du prémaxillaire se présente comme une écaille arrondie, légèrement déportée sur la paroi externe du nez et atteignant l'aplomb de la limite P²-P³.

Le nasal est appliqué contre la paroi interne du maxillaire; il ne semble pas se prolonger sur le rebord ventral de l'échancrure nasale. Le maxillaire participe à celle-ci sur 20 mm environ, obliquement comme chez *P. muehlbergi* et sur une moindre longueur que chez *P. curtum villerealense*. Les nasaux s'avancent encore un peu plus en avant et sont plus larges que chez *villerealense* en vue dorsale. Leur portion libre est longue de 58 mm pour une largeur maximale de 40. Ils présentent des bords parallèles non rétrécis "en cuillère" dans leur partie moyenne (Franzen). A l'arrière, ils s'étendent dans le plan médian jusqu'au-dessus des orbites.

La suture naso-maxillaire est très arquée. L'apophyse latérale du nasal est cependant courte; mais comme le lacrymal est très étiré dorsalement, il existe un contact naso-lacrymal franc, long de 8 mm, qui sépare le maxillaire du frontal.

Le jugal est très peu développé vers l'avant.

L'orbite, située assez dorsalement, est petite: je l'ai estimée à 33 x 25 mm environ (compte tenu d'une évaluation de la perte de hauteur post mortem). Son bord antérieur est aligné sur le paracône de M¹. Elle se trouve ainsi centrée bien en avant de la mi-longueur du crâne: en projection sur le plan basicrânien, la région pré-orbitaire (117 mm) représente seulement les 3/4 de la longueur post-orbitaire (152 mm).

Le foramen infra-orbitaire débouche en face du paracône de P⁴, à 29 mm du rebord alvéolaire. Le canal infra-orbitaire, légèrement oblique dorso-antérieurement, est court: sans doute pas plus de 28 mm.

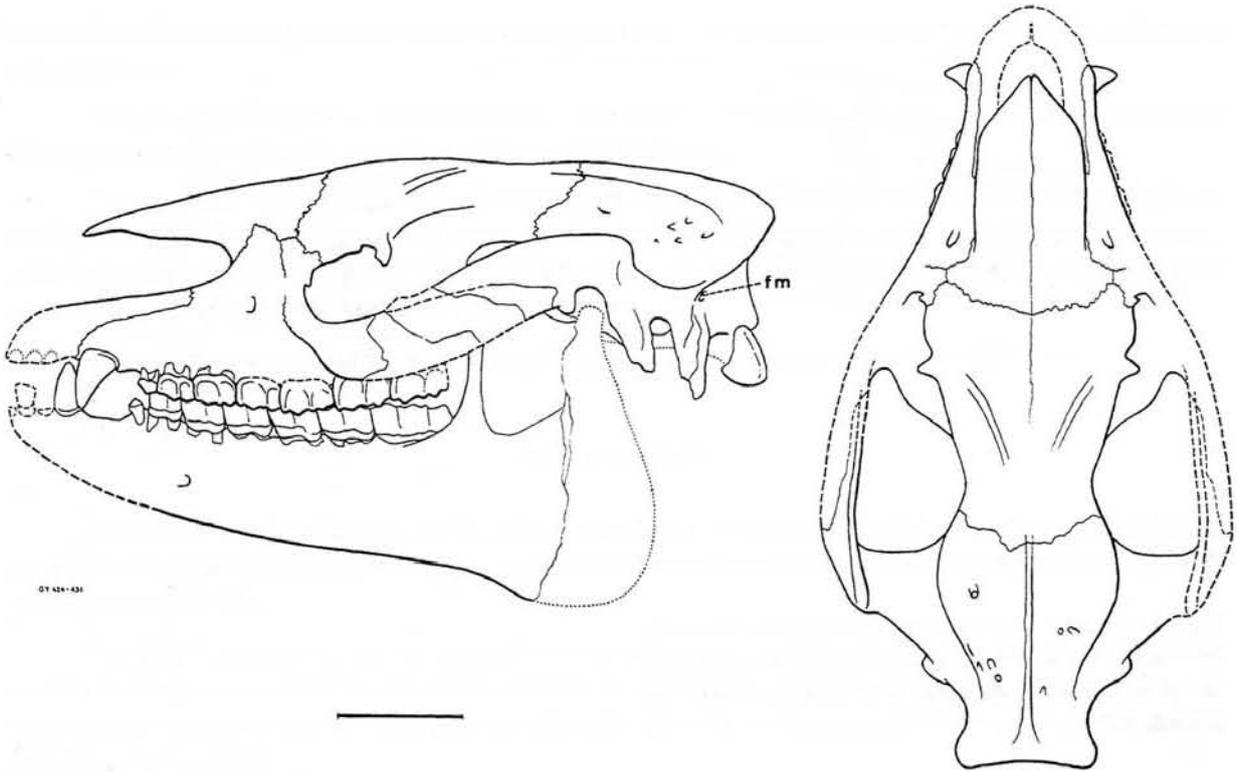


Fig. 18.— Crâne de *P. curtum curtum* MNHN GY-424/431 (Montmartre). **fm**: foramen mastoïdien.

Les relations entre échancrure nasale, orbite et foramen infra-orbitaire sont à peu près identiques chez FMA 50, mais l'ensemble de ces structures est déplacé vers l'arrière par rapport à la rangée dentaire (respectivement paracône de P⁴, bord antérieur de M², bord antérieur de M¹); ces variations, analogues à celles qui ont déjà été signalées chez *villerealense*, sont sans doute liées à la différenciation sexuelle.

Brusquement rétrécie à sa racine antérieure, l'arcade zygomatique est à la fois très mince et particulièrement large: jusqu'à 33 mm dans la région squamosale; Franzen fait remarquer qu'elle est plus large qu'il n'apparaît sur les dessins de Cuvier.

Elle s'écarte du massif facial avec une forte rupture de pente par rapport à la surface du museau. Sa face externe, arrondie à l'avant, s'aplatit vers l'arrière; elle est fortement oblique dorso-médianement; d'abord inclinée ventralement, elle se relève assez fortement jusqu'au-dessus de l'articulation mandibulaire. L'apophyse du squamosal, qui atteint l'angle externe de l'orbite, est surélevée chez FMA 50 par une amorce d'apophyse frontale (zone détériorée sur GY-424).

La voûte frontale est large, elle dépasse en ampleur la boîte crânienne, et fortement bombée dans le plan transversal.

Les apophyses post-orbitaires, précédées d'une profonde échancrure, sont peu allongées, arrondies en forme de cheville (Franzen).

Le rétrécissement antérieur maximal de la boîte crânienne est situé à 47 mm en arrière de ces apophyses.

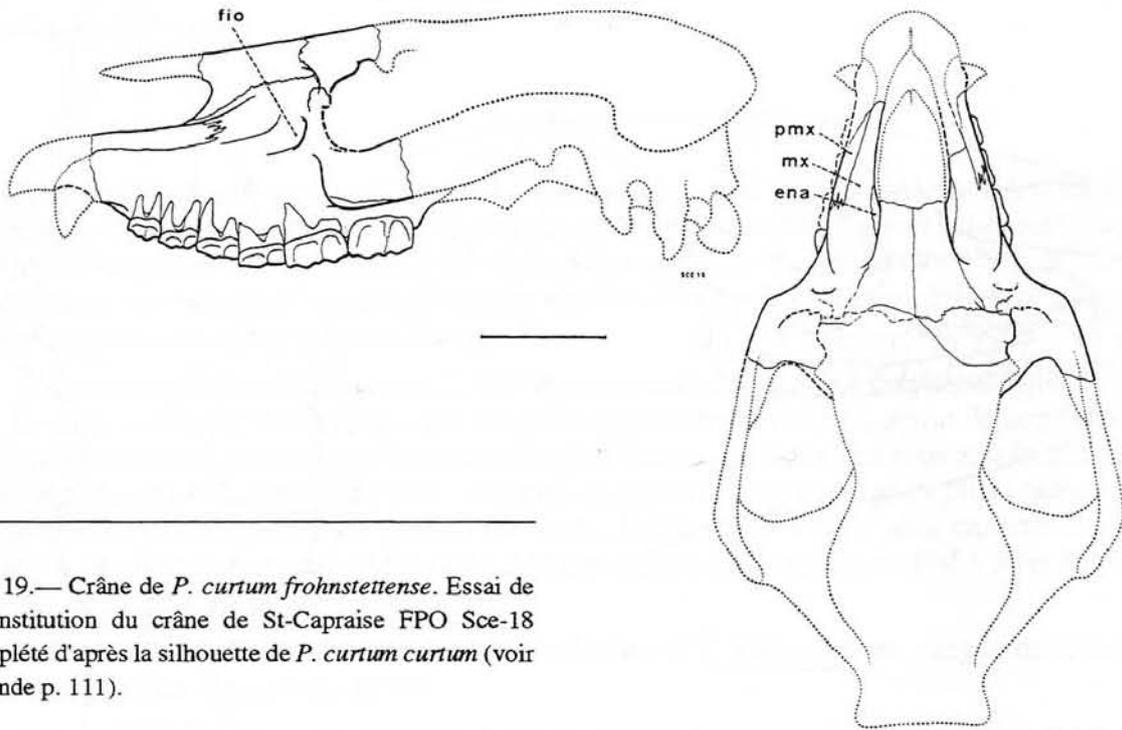


Fig. 19.— Crâne de *P. curtum frohnstettense*. Essai de reconstitution du crâne de St-Capraise FPO Sce-18 complété d'après la silhouette de *P. curtum curtum* (voir légende p. 111).

Les crêtes frontales, dédoublées, sont à peine marquées, et elles se rejoignent très postérieurement, un peu en arrière de la suture fronto-pariétale. La crête sagittale présente un développement modéré tandis que la crête nuchale est très proéminente et surplombe fortement la face postérieure, concave, du crâne.

A la jonction de ces crêtes est individualisé un interpariétal assez étendu qui entre en contact latéralement avec l'extrémité de l'écaille du squamosal. On observe dans cette région un assez grand nombre de foramens vasculaires.

Les gouttières temporales, de chaque côté de la boîte crânienne, sont très amples. Les fenêtres temporales ne sont pas observables par la face ventrale chez GY-424, mais chez FMA 50, elles sont plus larges que longues et donc plus développées transversalement que chez *villerealense*.

Franzen décrit le condyle de *P. curtum* comme étant plus court et plus large que chez *P. crassum*. Celui de gauche est partiellement visible sur le crâne parisien; on constate qu'il mesure au moins 40 mm de long; il est donc moins court que Franzen ne l'a figuré chez FMA 50 (pl. 25-7).

L'apophyse post-glénoïde, particulièrement longue et forte, est oblique vers l'arrière et médio-ventralement; elle présente sur sa face antérieure une très vaste surface articulaire ovoïde à grand axe parallèle à son bord latéral; on reconnaît un petit foramen post-glénoïdien.

L'apophyse post-tympanique est parallèle à la précédente et encore plus longue. Elle est accidentée par un prolongement aigu de la crête lambdoïde. L'apophyse paroccipitale,

qui la double du côté postéro-interne n'est pas très développée et ne la dépasse ventralement que de peu.

A la base de ce processus jugulaire s'ouvre le foramen mastoïdien, mais on ne peut pas distinguer si une pars mastoidea affleure en surface.

Le recessus habituel est observé à la partie interne du toit du méat auditif externe; il est petit, ne mesurant que 7 mm de diamètre, mais creuse néanmoins la base de l'apophyse post-glénôïde. Son rebord interne se prolonge assez ventralement, ce qui semble indiquer une orientation presque horizontale du pérotique.

Le foramen magnum, ovulaire, plus large que haut, mesure 26 x 22 mm.

Mandibule

Franzen note la robustesse de la branche horizontale de la mandibule qui est plus haute que chez *medium*; la symphyse est large; le foramen mentonnier ne dépasse pas en avant le protoconide de P₂.

Le bord antérieur de la branche montante est surplombant; la surface articulaire condylienne devait être assez haute, environ 45 mm au-dessus du plan occlusal; elle était surmontée par une apophyse coronoïde très élevée et large, pourvue d'un bord dorsal presque horizontal.

Palaeotherium curtum frohnstettense FRANZEN, 1968

(Pl. 12-1 à 3; fig. 19)

Matériel

- FPO Sce-18 (St-Capraise-d'Eymet): fragment de massif facial, de l'alvéole de la canine dext. aux tubérosités maxillaires et à la voûte frontale, avec une partie des dents jugales plus ou moins brisées; animal adulte (M3 assez usées). Spécimen apparemment peu déformé (Brunet & Guth, 1968, pl. 1 fig. c; Jehenne, 1969, pl. 3 fig. 1 et 2).

Crâne

Le spécimen donne une impression de robustesse; il s'agissait certainement d'un crâne relativement très large et trapu; pourtant la gouttière linguale est plutôt étroite à cause de la grande dimension transversale des dents. Le diastème post-canin est court; il mesure 12,5 mm pour une rangée de 111,7 mm soit une valeur relative de 11,2%.

L'échancrure nasale est déportée très dorsalement contrairement aux sous-espèces précédentes; elle est creusée en arrière jusqu'à l'aplomb du paracône de P⁴. Son rebord ventral forme en avant un bourrelet large et très aplati. Des indentations à la surface de l'os permettent de supposer que l'extrémité du prémaxillaire formait une écaille allongée, déportée latéralement, et prolongée au moins jusqu'au-dessus de P³. Le nasal se prolongeant vers l'avant sur une quinzaine de mm, il restait une bande oblique de maxillaire large de 7 à 8 mm sur le pourtour de la fenêtre nasale.

En vue dorsale, les os nasaux, dont l'extrémité libre manque, sont étroits dans leur partie postérieure, à l'inverse des crânes précédents; chacun d'eux redescend nettement sur la face latérale du museau et la suture naso-maxillaire est peu arquée.

Le massif alvéolaire est particulièrement haut: la tubérosité maxillaire est très épaisse, 31 mm ($w_{HTMX} = 1,45$) et l'orbite rehaussée; l'arcade zygomatique insérée très haut ne cache pas les molaires en vue latérale et le foramen infra-orbitaire s'ouvre à 31,5 mm du rebord alvéolaire.

L'orbite semble avoir eu la petite taille habituelle chez les paléothères; son bord antérieur est aligné avec le métacône de M^2 . Le canal infra-orbitaire est très gros et exceptionnellement court puisqu'il s'ouvre au-dessus de M^2 et n'est recouvert que par une arche osseuse de 8 mm de large ce qui est tout à fait inhabituel chez *Palaeotherium*.

Le relief de la paroi latérale du museau est particulièrement accidenté. Le fort bourrelet du prémaxillaire ménage tout d'abord une dépression allongée au-dessus de la rangée dentaire. En avant et au-dessus du foramen infra-orbitaire, le maxillaire présente en second lieu un fort renflement allongé horizontalement, dans le prolongement du bourrelet dorsal du prémaxillaire. Ce relief constitue la base d'une dépression corrélée à la faible largeur du nasal. Plus en arrière enfin, à l'aplomb de la limite antérieure du frontal, une crête marque la limite postérieure d'une nette concavité.

Le lacrymal est très peu développé en avant de l'orbite, mais il s'étire dorsalement en direction du nasal, qu'il ne paraît toutefois pas atteindre. Encore que ce carrefour soit peu lisible, comme c'est souvent le cas, le prolongement de la partie visible des sutures semble indiquer en effet qu'il y avait un contact maxillo-frontal; par analogie avec *P. magnum*, ce contact doit être interprété comme une structure secondaire, liée à la faible largeur de l'os nasal.

Très fortement rétrécie à l'avant, l'arcade zygomatique est large de 25 mm avec une surface plane et des bords nets. Elle s'écarte brusquement du massif alvéolo-dentaire avec une forte rupture de pente et sa face ventrale présente une large zone rugueuse pour l'insertion des faisceaux antérieurs du masséter.

La tubérosité maxillaire est relativement allongée et le crochet ptérygoïdien devait se trouver à plus de 25 mm en arrière de la M^3 . C'est l'indice d'un allongement de la partie postérieure de la face comme on l'a observé chez les autres *Palaeotherium*.

*
* *

La morphologie dentaire et la stratigraphie incitent Franzen à considérer les 3 taxons réunis sous le nom d'espèce *curtum* comme appartenant à une même lignée. Si cette hypothèse phylétique est exacte, et pour autant que les variations anatomiques observées ne soient pas des artefacts d'échantillonnage, les tendances évolutives de cette lignée seraient quelque peu inhabituelles:

- Raccourcissement du diastème post-canin qui passe de 20-21% chez *villerealense*, à 16% chez *c. curtum* et à 11% chez *frohnstettense*.
- Réduction de la participation du maxillaire au rebord de l'ouverture nasale de 30 à 20 puis à 7-8 mm.
- Raccourcissement extrême du canal infra-orbitaire qui, de 28 puis 23 mm, se réduit

jusqu'à 8 mm chez *frohnstettense*, tandis que son diamètre s'accroît.

- Rétrécissement des nasaux et réduction de largeur du zygoma entre *c. curtum* et *frohnstettense*.

La situation de l'orbite est assez problématique: elle est plus avancée par rapport à la rangée dentaire chez la sous-espèce nominale que chez les autres, mais ces variations sont difficiles à interpréter car seul le crâne du Gypse parisien est complet et on ne peut donc pas dire si elles sont liées à des déplacements de l'orbite ou de la rangée dentaire ou des 2 successivement.

Surprenantes sont également les transformations du carrefour osseux anté-orbitaire: tandis qu'une synarthrose naso-lacrymale est présente chez *c. curtum*, séparant le frontal du maxillaire, c'est le contraire qu'on observe chez les 2 autres taxons. Mais le contact maxillo-frontal chez *villerealense* pourrait être, il est vrai, une réminiscence archaïque (Remy, 1985: 206) tandis qu'il représente plutôt une structure secondaire chez *frohnstettense*, liée à l'augmentation de largeur du crâne et au rétrécissement de la partie postérieure des os nasaux.

Palaeotherium duvali POMEL, 1853

(Pl. 13-3; fig. 20)

Matériel

- MNHN GY-522 (2885) (2884 in Franzen, 1968) (Montmartre) ("Tête de Cuvier" in Stehlin, 1938): partie antérieure d'un crâne (brisé à l'arrière de l'orbite) avec la mandibule, dégagé en vue latérale sin., aplati latéralement, très détérioré et fortement restauré. Jeune individu (M3 non abrasées, C en cours d'éruption). (Cuvier, 1825, pl. 123-1: "*P. curtum*"; de Blainville, 1839-64, pl. 1 au milieu à droite; Franzen, pl. 34-1).
- ITÜ Ma-1279-450 (Mähringen): fragment de maxillaire sin. avec P2-M1-(M2-M3). (Franzen, pl. 2-2).
- MBA Gc-645 (Gosgen-Kanal): fragment de maxillaire dext. avec (M1-M3).
- Du squelette de Villejuif désigné comme lectotype par Franzen ne subsistent au point de vue crânien qu'un fragment de maxillaire dext. avec C, P2 et les alvéoles de P1, P3, (P4) (MCZ 4804) et une mandibule sin. comportant les alvéoles de I2 à M3 avec une partie de la dentition (MCZ 4800). Moulages au Musée de Bâle (respectivement FE-16 et FE-9). (Gervais, 1859, pl. 16 fig. 2 et 3; Franzen, pl. 2-1; pl. 35-2).
- Franzen figure également (pl. 25-4) un fragment crânien de Mähringen conservé au Musée de Berlin et comportant l'extrémité libre des nasaux.

Crâne

La "tête de Cuvier" GY-522 n'a pas été décrite par Franzen. Elle lui a fourni néanmoins, avec l'appoint des autres pièces répertoriées ci-dessus, quelques données ostéologiques énumérées dans la diagnose spécifique.

D'après les dimensions des dents, il s'agirait d'un animal de taille légèrement inférieure à *siderolithicum*, un peu supérieure à *lautricense*. L'aplatissement semble avoir majoré la dimension verticale (j'en ai tenu compte dans la reconstitution); c'était sans doute néanmoins un crâne relativement haut et trapu. A noter une forte déclivité du profil supérieur du museau. Il ne m'a pas été possible de restituer la largeur originelle, l'arcade

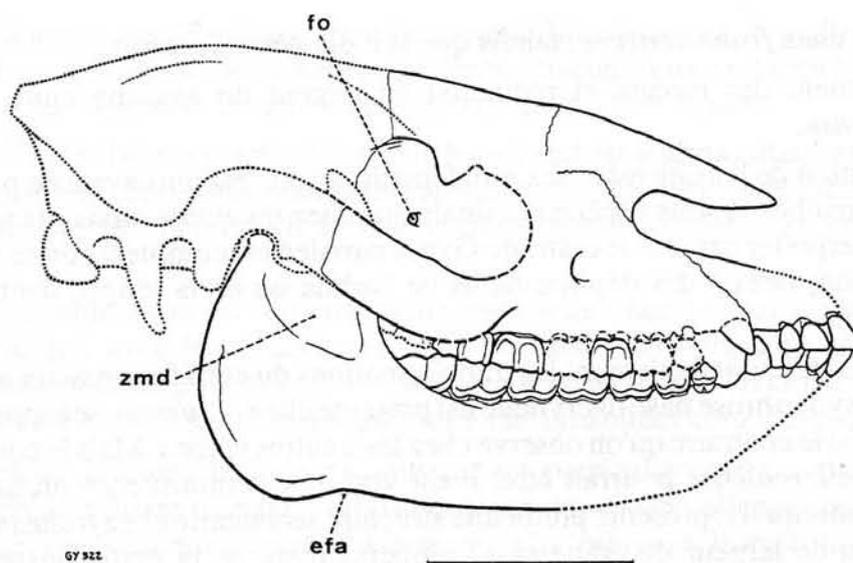


Fig. 20.— Crâne de *P. duvali duvali* MNHN GY-522 (Montmartre) (voir légende p. 111).

zygomatique est trop enfoncée. On observe cependant que les incisives sont toutes visibles de profil et bien décalées dans le sens antéro-postérieur, avec un petit diastème pré-canin, ce qui indiquerait un museau plutôt fin.

La grosseur de ses canines laisse supposer que GY-522 était un mâle. L'état de l'os et l'absence de la P^2 ne permettent pas de mesurer le diastème post-canin au maxillaire. Sur le squelette de Villejuif, il fait environ 10 mm; si l'on admet une longueur de 73 mm pour la rangée dentaire, comme sur le maxillaire de Mähringen, cela donne une valeur relative de 13,7%: ce serait un diastème court. Sur la mandibule de GY-522, le diastème post-canin semblerait plus long (environ 23,5%), mais la continuité osseuse à ce niveau n'est pas assurée et la région incisivo-canine est probablement déplacée vers l'avant.

L'échancrure nasale, bien arrondie et relativement basse, est creusée sur GY-522 jusqu'à l'aplomb de la limite P^2 - P^3 ; il devait en être à peu près de même sur le lectotype.

L'extrémité libre des nasaux est exceptionnellement longue pour un *Palaeotherium*, elle va sans doute jusqu'au-dessus des secondes incisives. Ces os sont larges, à bords parallèles en vue dorsale, si l'on en juge d'après le fragment du musée de Berlin (Franzen, pl. 25-4); à l'arrière, ils redescendent sur la paroi latérale du museau. Le nasal ne participe cependant pas au rebord ventral de l'échancrure nasale.

Le prémaxillaire qui en constitue la partie antérieure, devait se prolonger jusqu'au-dessus de P^1 . Le maxillaire présente, entre prémaxillaire et nasal, un bord libre d'environ 15 mm de long.

Le foramen infra-orbitaire est à 13 mm du rebord alvéolaire; il est gros et s'ouvre au-dessus du milieu de la P^4 . Le bord antérieur de l'orbite, qui est relativement vaste pour un *Palaeotherium*, est aligné sur le mésostyle de M^1 ; par suite, le canal infra-orbitaire devait être court (environ 18 mm), indice d'un rétrécissement antérieur du museau; 1279-450 présente la même disposition.

Le plancher de l'orbite étant pratiquement plan, l'arcade zygomatique est insérée assez bas; par suite elle recouvre partiellement les molaires en vue latérale. Sa largeur est d'environ 18 mm; elle se rétrécit fortement à la racine antérieure sous l'orbite; elle devait s'écarter du massif facial avec une brusque rupture de pente, si l'on en juge d'après les autres fragments crâniens.

Le carrefour osseux préorbitaire est trop restauré pour pouvoir être interprété.

Le foramen optique est visible à l'intérieur de l'orbite, à 30 mm seulement en arrière du rebord orbitaire antérieur, et à 10 mm environ en arrière de l'axe des apophyses post-orbitaires. Sa configuration laisse supposer qu'il était confluent avec son homologue.

Le frontal devait être assez bombé dans le plan transversal. L'apophyse post-orbitaire est très détériorée; sa position est confirmée par l'aboutissement de la crête frontale. A une quinzaine de mm en arrière, l'os est parcouru de stries qui indiquent l'emplacement de l'extrémité écailleuse du pariétal. A cet endroit, le frontal se relève latéralement, ce qui permet de penser que le rétrécissement post-orbitaire maximal se situait juste en arrière des apophyses post-orbitaires, contrairement à toutes les espèces précédentes, mais comme chez *lautricense*. Les dessins de Cuvier (pl. 123-1) et de de Blainville (pl. 1), réalisés à une époque où le fossile était peut-être moins abîmé, font clairement apparaître cette disposition.

Mandibule

Franzen souligne que la branche horizontale de la mandibule 4800 est remarquablement basse au niveau des dernières molaires, beaucoup plus basse que chez *siderolithicum* et avec un gradient de hauteur plus faible entre les régions prémolaire et molaire. La symphyse est plutôt large (contrairement au museau de GY-522?). Le foramen mentonnier principal est plus antérieur que chez *siderolithicum* (en avant de P₁).

A cause de la faible hauteur de la branche horizontale mandibulaire, l'échancrure faciale est particulièrement bien marquée sur GY-522. Le pourtour de l'apophyse angulaire est souligné par un bourrelet d'insertion musculaire et la fosse zygomatoco-mandibulaire est relativement creuse et nettement délimitée.

Les bords de la branche montante convergent dorsalement. L'apophyse coronoïde est haute; son bord antéro-supérieur dépasse au-dessus du zygoma. Le condyle est écrasé et caché derrière cette arcade.

Palaeotherium lautricense STEHLIN, 1904

(Pl. 14, 15; fig. 21-22)

Matériel ("Sables du Castrais")

- MTO 130 (Lautrec), lectotype: mâchoire supérieure avec les 2 séries de dents jugales.
- MTO 179 (Montespieu): crâne décrit et figuré par Stehlin (1904a) puis par Franzen (1968). Il était jusque là resté inclus dans un bloc de calcaire grés-marneux d'où n'émergeaient que ses faces latérale gauche et dorsale ainsi que l'arcade zygomatique droite. J'ai complété le dégagement, d'abord par une attaque à l'acide acétique, puis mécaniquement, en prenant soin de conserver une certaine épaisseur de matrice contre la face interne des zygomatas pour les soutenir. Le crâne s'est révélé quasiment complet avec les deux pétéux en place. A part une légère torsion à l'avant de la rangée

dentaire gauche vers l'intérieur, la voûte palatine est pratiquement intacte, notamment dans sa partie postérieure. Il en est de même pour la base de l'arrière-crâne du côté gauche; l'arcade zygomatique droite enfin a conservé des relations normales avec le massif facial. Le spécimen a subi par ailleurs un tassement vertical notable qui a déjeté toute la surface dorsale un peu vers la gauche. Le galbe de la voûte crânienne est affecté, mais de manière plastique, sans fracturation. L'analyse de la dissymétrie résultante dans le plan frontal m'a conduit à estimer à 4 mm environ la perte de hauteur générale. L'os est remarquablement bien conservé et les sutures très apparentes. Individu adulte (M^3 légèrement abrasées).

- MNHN EBA-268 (1903-20) (Lautrec): crâne moins déformé que le précédent, quoiqu'également un peu aplati dorso-ventralement mais incomplet: la région postérieure est très érodée, le secteur incisif manque ainsi que les zygomatas. Adulte un peu plus jeune et un peu plus grand que MTO 179.
- Divers fragments de mandibules parmi lesquelles MTO 131 (Montespieu): mandibule sin. avec P3-M3 (Franzen, pl. 3-4).

Stehlin (1904a: 455) signalait encore sous la même rubrique de *P. lautricense* un autre crâne de la collection Noulet (MTO), provenant de Castres. Après dégagement de ce spécimen qui était inclus dans un bloc gréseux et dont on ne voyait que la face dorsale, j'ai constaté qu'il ne se rapportait pas à ce taxon; je le décrirai ultérieurement.

Crâne

L'excellent état de conservation, déjà souligné, du crâne MTO 179 (à savoir la netteté de la surface osseuse, la très bonne lisibilité des sutures et des orifices, l'absence de déformations trop prononcées) m'a permis de donner une restitution schématique de la morphologie crânienne de cette espèce (fig. 21) qui est certainement la plus rigoureuse de toutes et qui se trouve contrôlée au surplus par un 2^{ème} spécimen également bien conservé, quoique moins lisible (EBA-268).

On notera en premier lieu qu'avec 156 mm de longueur basicrânienne, c'est le plus petit de tous les paléothériinés. La reconstitution proposée à la figure 21 est assez différente de celles de Stehlin et de Franzen. Après dégagement complet de la pièce, il s'avère en effet que la largeur bizygomatique a été sous-estimée par Franzen; le schéma de Stehlin est encore plus étroit, mais si l'on se réfère à l'échelle mentionnée en légende, c'est une importante erreur de dessin qui est en cause dans ce cas: la figure 1 de Stehlin devrait être plus courte d'au moins un centimètre! A partir des critères d'estimation que j'ai justifiés plus haut, on arrive à un diamètre bizygomatique de 82 mm environ, ce qui donne une proportion largeur/longueur de 0,53, proche de la moyenne des paléothères.

La hauteur relative, que je donne comme à peu près identique à celle du dessin de Franzen, n'est pas particulièrement faible; le crâne est un peu moins haut cependant que chez *P. muehlbergi* ou *duvali*; on remarque surtout que sa partie postérieure est abaissée, nettement plus que sur la figure de Stehlin.

Le palais est plutôt étroit; son rebord postérieur est renforcé par un bourrelet osseux. La tubérosité maxillaire est très courte au-delà de la M^3 . Le crochet ptérygoïdien se situe à 5 mm seulement en arrière de cette dent; un sillon bien marqué, équivalent d'une fosse ptérygo-palatine rudimentaire, l'en sépare. L'orifice du canal post-palatin s'ouvre à l'aplomb de la limite M^1 - M^2 , sur la suture maxillo-palatine.

Le massif alvéolo-dentaire, moins dilaté à l'arrière que sur le dessin de Franzen, s'amincit très progressivement vers l'avant, sans rétrécissement post-canin notable.

Le diastème post-canin est très court; il ne mesure que 7,5 mm, soit 11,4% de la longueur P²-M³. Sur le type (MTO 130), ce diastème est un peu plus long: 10 mm soit 15% de la longueur de la rangée dentaire. La fenêtre palatine antérieure est vaste, avec une limite postérieure ogivale, conformément au type paléothérien.

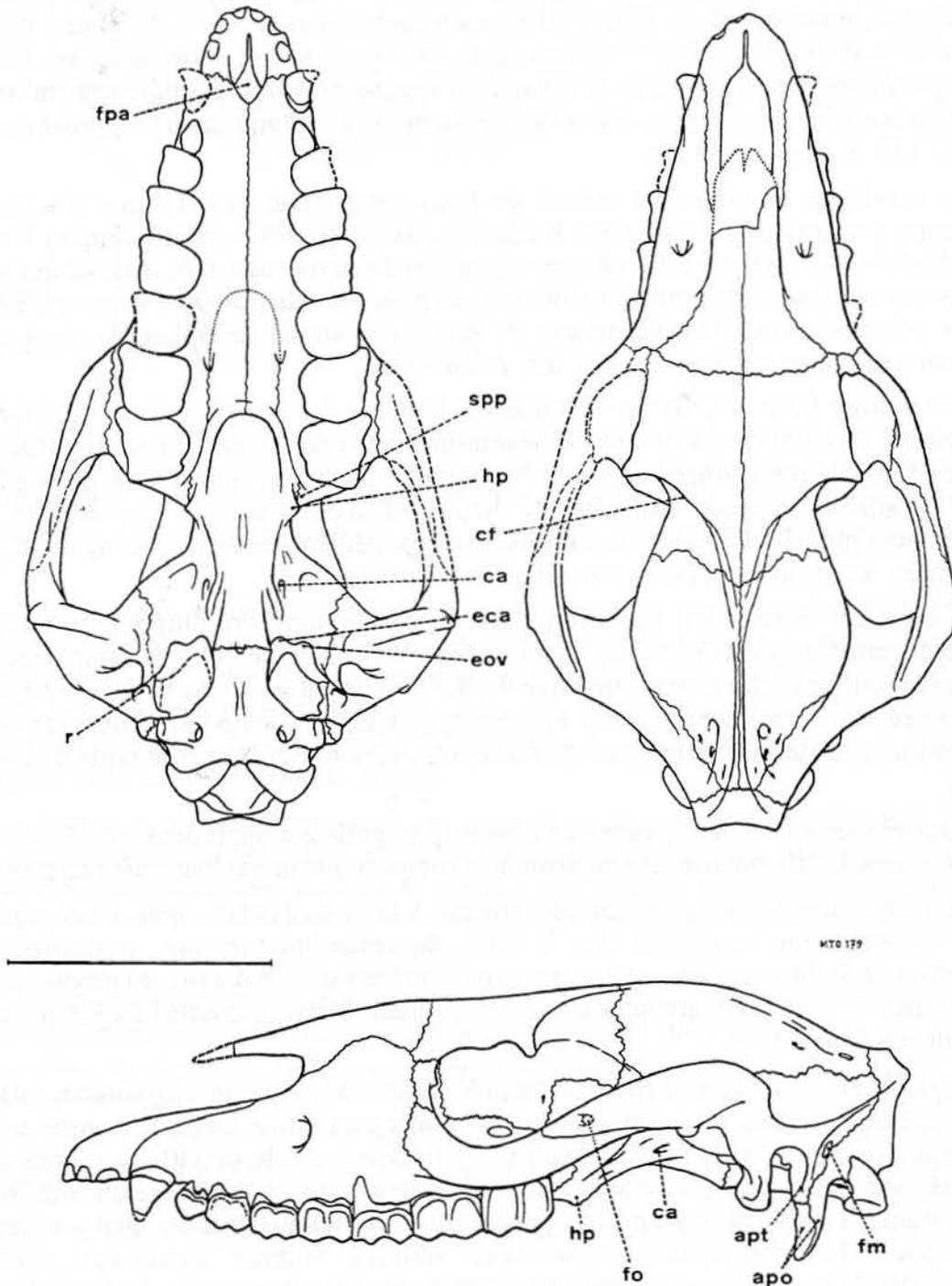


Fig. 21.— Crâne de *P. lauricense* MTO 179 (Montespieu) (voir légende p. 111).

L'ouverture nasale est arrondie en coupe frontale, aussi large que haute; elle est échancrée jusqu'au niveau du bord antérieur de P⁴, un peu plus loin que l'estimation de Franzen; sur EBA-268, elle s'enfonce même jusqu'au-dessus du mésostyle de P⁴.

La synarthrose inter-prémaxillaire est courte, les apophyses palatines des prémaxillaires étant séparées par une étroite fissure; je n'ai pas décelé de canal incisif. Le rebord dorsal du prémaxillaire forme un bourrelet arrondi assez épais. La suture maxillo-prémaxillaire, d'abord verticale en avant de la canine, s'incurve fortement vers l'arrière, presque parallèlement au rebord du nez; l'apophyse nasale du prémaxillaire se termine ainsi en pointe très effilée, légèrement déportée latéralement, à l'aplomb de la face postérieure de P² (MTO 130: mésostyle de P²).

Le maxillaire participe au rebord de l'ouverture nasale sur 10 mm. Le fond de l'échancrure est arrondi, comme chez les autres paléothériidés —contrairement à ce que figurait Stehlin—, situé assez dorsalement et entièrement ménagé dans le nasal qui n'émet toutefois qu'une très courte pointe en direction du prémaxillaire; on peut voir sur EBA-268 que cette pointe s'insinue dans l'épaisseur du maxillaire, au lieu de tapisser la paroi interne du nez comme chez certaines espèces (ex. *P. curtum*).

L'extrémité libre des nasaux manque sur le crâne de Montespieu; l'amincissement dorso-ventral de celui de droite qui est néanmoins conservé assez loin permet d'affirmer qu'ils ne dépassaient certainement pas la P¹ et qu'ils étaient donc plus courts que ne l'avait supposé Franzen; ils sont par ailleurs étroits et rectilignes en vue dorsale, sans rétrécissement médian. La suture naso-maxillaire est peu arquée et assez longue; la suture naso-frontale se projette un peu en avant de l'orbite.

L'orbite est centrée sur la mi-longueur du crâne; son bord antérieur est aligné à l'aplomb du paracône (MTO 130) ou du métacône (MTO 179) de M². Elle est insérée assez bas (la tubérosité maxillaire ne mesure que 9 à 9,5 mm d'épaisseur). Sa surface a été un peu sous-estimée sur la reconstitution de Franzen (pl. 3-2); elle reste toutefois relativement petite comme chez les autres espèces de *Palaeotherium*, malgré la petite taille de l'animal (fig. 39).

L'apophyse post-orbitaire est assez longue, plus grêle que sur le dessin de Stehlin; elle est séparée du sourcil orbitaire, qui est arrondi et rugueux, par une échancrure peu profonde.

Le lacrymal est allongé verticalement en dehors de l'orbite, peu développé vers l'avant. L'observation comparée des 2 côtés du crâne montre que, contrairement à l'affirmation de Stehlin reprise implicitement par Franzen sur son dessin, le lacrymal n'entre pas en contact avec le nasal; une suture maxillo-frontale, bien que courte (2 à 3 mm), sépare nettement ces deux os.

Je suis également amené à rectifier les précédentes descriptions à propos des relations maxillo-lacrymo-jugales. Franzen a interprété à tort un trait de fracture comme étant la suture maxillo-jugale, ce qui le conduisait à considérer que le maxillaire participait au rebord orbitaire entre jugal et lacrymal. Le meilleur dégagement de la pièce du côté droit (le gauche est inutilisable sur ce point) m'a permis de constater au contraire qu'il y a bien une courte suture lacrymo-jugale exo-orbitaire oblique comme d'habitude chez les paléothériidés; le jugal est aussi un peu plus étendu vers l'avant que sur le dessin de Franzen mais il ne remonte pas entre maxillaire et lacrymal comme le supposait Stehlin, et une suture maxillo-lacrymale relativement longue existe.

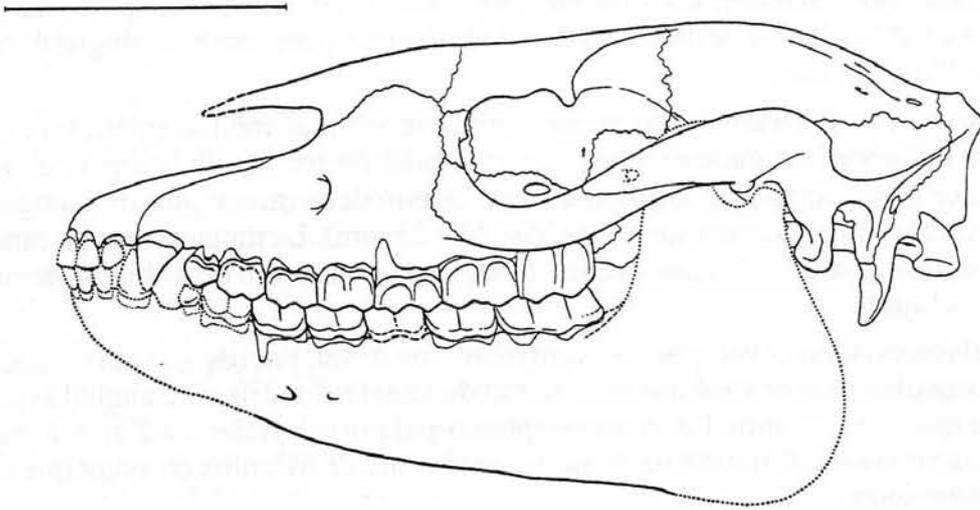


Fig. 22.— Essai de restitution d'une tête de *P. lauricense*.

La surface latérale du museau est légèrement convexe; il n'y a pas trace de fosse préorbitaire, seulement une légère concavité sous la moitié antérieure de la suture nasomaxillaire. Le foramen infra-orbitaire est situé de 11 à 12 mm au-dessus du rebord alvéolaire; son bord postéro-externe est aligné sur le mésostyle de P⁴, comme sur le type MTO 130.

L'affirmation des auteurs précédemment cités que *P. lauricense* aurait présenté une longue crête faciale est consécutive à une erreur d'interprétation au niveau d'une large zone de fracturation. Je ne trouve trace d'une telle crête ni à droite ni à gauche et le rebord inférieur aigu du zygoma s'estompe comme chez les autres paléothériidés sous l'orbite, près de la suture maxillo-jugale. Le crâne EBA-268, non fracturé dans cette région, confirme sans ambiguïté cette absence de crête faciale.

L'arcade zygomatique présente une largeur modérée (9 mm sous l'orbite). En raison de la situation ventrale de l'orbite, elle recouvre un peu les molaires en vue latérale. D'après Franzen, *P. siderolithicum* aurait eu un zygoma plus robuste; en fait la différence est faible sur les spécimens dont on dispose et elle rentre certainement dans le cadre des variations individuelles, ontogéniques ou sexuelles.

L'arcade n'est pas rétrécie à sa racine antérieure sous l'orbite mais elle présente quand même une largeur maximale dans sa partie postérieure la plus dorsale et la plus écartée du plan médian, au-dessus de l'articulation squamoso-mandibulaire. Sa face externe est plane (et non pas arrondie comme sur le dessin de Stehlin), délimitée par des bords nets et elle est oblique dorso-médianement. Elle se détache du massif facial avec une brusque rupture de pente par rapport à la surface du museau. La suture squamoso-jugale est horizontale; le squamosal s'avance sur la face interne du zygoma jusqu'à l'angle postéro-externe du plancher orbitaire où il entre en contact avec le maxillaire comme chez les autres *Palaeotherium*.

A l'intérieur de l'orbite, le canal lacrymal (unique sur 179, dédoublé sur EBA-268) est situé juste derrière et un peu en-dessous du tubercule lacrymal, qui n'est pas très proéminent.

Un peu médio-ventralement, on observe une cuvette circulaire peu profonde (mieux conservée sur EBA-268 où elle mesure 3 mm de diamètre), peut-être homologue de celle qui existe chez *Plagiolophus*.

L'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire, oblique médianement vers l'arrière, est à 10 mm du rebord orbitaire externe; la suture maxillo-lacrymale la sépare du jugal; le canal, presque parallèle au plan sagittal, mesure 26 mm de long, soit plus de 2 longueurs de molaire (il est un peu plus court sur EBA-268: 24 à 25 mm). L'emplacement du canal post-palatin est écrasé, mais on le retrouve sur EBA-268 à l'arrière d'un sillon prolongeant le canal infra-orbitaire.

Le palatin est bien développé en avant mais il ne devait pas dépasser la mi-hauteur de l'orbite; il constitue plus des 3/4 internes du toit du canal infra-orbitaire auquel le lacrymal ne participe que sur 1 à 2 mm. Le foramen sphéno-palatin est ovale, 5 x 2 mm, à grand axe horizontal; il est situé à l'aplomb de la moitié antérieure de M^3 , plus en avant que chez les *Palaeotherium* ludiens.

La crête orbito-temporale est bien marquée à la base de l'apophyse post-orbitaire; orientée ventralement vers l'arrière, elle est visible sur une quinzaine de millimètres. En avant de cette crête s'ouvre un petit canal frontal. Sous l'apophyse post-orbitaire un sillon dirigé postéro-médio-ventralement aboutit chez EBA-268 à un petit pertuis qui est sans doute le foramen ethmoïdal.

Le foramen optique, qui mesure 2,5 mm de diamètre, s'ouvre à 7 mm en avant de la crête ptérygoïdienne, à l'aplomb du crochet ptérygoïdien et à 34 mm du bord antérieur de l'orbite. Sur 179, il est confluent avec son homologue en perforant de part en part la base du crâne pour conduire dans un canal optique impair et médian qui semble relativement long. Sur EBA-268, la perforation n'est pas complète; une mince cloison sépare les 2 foramens optiques, mais la confluence s'effectue néanmoins juste en arrière de leur rebord postéro-externe.

Derrière la crête ptérygoïdienne, le canal alaire débouche à la base du trou grand rond dans un conduit commun; le trou déchiré en est séparé par une épaisse cloison osseuse.

Orbito- et alisphénoïde semblent avoir été bien développés dorsalement; frontal et squamosal sont séparés par une suture alisphénoïde-pariétal longue de 7 mm qui chevauche la crête temporale antérieure.

Le sommet du crâne se caractérise par une morphologie qui n'est pas sans rappeler celle des *Plagiolophus*. Le rétrécissement antérieur maximal de la boîte crânienne se situe en effet juste derrière les apophyses post-orbitaires comme chez *P. duvali*, mais contrairement aux autres *Palaeotherium*, et bien dans le frontal, loin de la suture fronto-pariétale.

Les crêtes frontales, très marquées à leur naissance, se dédoublent et rejoignent leurs homologues sur la ligne médiane 5 à 10 mm en arrière de cette suture (elles sont donc moins obliques en arrière que sur le dessin de Stehlin). La crête sagittale n'était certainement pas très puissante sur le crâne de Montespieu et la crête nuchale beaucoup moins développée que chez les autres *Palaeotherium*, ce qui explique, au moins en partie, le surbaissement du sommet de l'arrière-crâne. Dans la zone postérieure du pariétal, rétrécie, il semble qu'il y ait eu quelques pertuis vasculaires de taille variée. L'écaille du squamosal qui est peu développée dorsalement dans sa partie antérieure se prolonge dorso-postérieurement

presque jusqu'à la jonction médiane des crêtes sagittale et nuchale. Les gouttières et les fosses temporales sont vastes comme chez tous les paléothériinés, ces dernières un peu plus longues que larges en vue ventrale.

La poutre axiale basicrânienne est assez épaisse, le basisphénoïde relativement court; on retrouve l'anastomose paléothérienne transversale entre les trous alaires postérieurs.

La racine postérieure du zygoma est insérée assez bas et peu redressée dorso-latéralement. La cavité glénoïde est mal définie et peu profonde. Le condyle du squamosal n'est que modérément allongé, 15 x 4 mm; ses bords, parallèles, se prolongent jusqu'à la face externe du zygoma et il reste bien visible en vue latérale: Franzen a fait justement remarquer que son absence sur le profil représenté par Stehlin était un oubli. L'apophyse post-glénoïde est bien dégagée, allongée, de section ovale avec un apex comprimé sagittalement et caréné à son extrémité arrondie. Toute sa face antérieure concave, de forme irrégulière, constitue une facette articulaire en continuité avec la partie interne de la surface articulaire condylienne. Près de sa base s'ouvre à l'angle postéro-interne un gros foramen. Le méat auditif externe n'est pas canalisé ventralement; le recessus qui excave la base de l'apophyse post-glénoïde chez tous les paléothériidés est ici peu profond.

L'apophyse post-tympanique est presque aussi allongée que la précédente. Elle sert de base antérieure à un long processus jugulaire dont l'apophyse paroccipitale, comprimée sagittalement, forme la racine postéro-interne et le sommet. Une étroite pars mastoidea, où se remarque le foramen mastoïdien, s'insinue entre squamosal et occipital au-dessus du processus jugulaire dont elle ne semble pas cependant atteindre le bord antérieur.

La face postérieure du crâne est resserrée et basse, comme l'a déjà fait remarquer Franzen, à peine surplombée par la crête nuchale. Le foramen magnum, un peu plus large que haut, mesure 15 x 11 mm. Les condyles occipitaux sont allongés transversalement; leurs 2 faces articulaires séparées par une crête émoussée ont l'orientation habituelle. Le foramen condylien est assez gros.

Le hiatus pétro-sphénoïdal est large sagittalement et transversalement et situé très en avant, puisqu'il s'avance jusqu'au niveau de la partie interne du condyle du squamosal. Les échancrures carotidienne et ovale sont séparées par une ondulation du rebord osseux sphénoïdal; l'échancrure épineuse se découpe plus en arrière, à l'aplomb de l'apophyse post-glénoïde. Le bord interne du pétreux, arrondi, ne lui assure qu'un contact incertain avec le basioccipital; le trou déchiré postérieur est ainsi plus ou moins confluent avec le hiatus pétro-sphénoïdal.

La face ventrale du pétreux, légèrement oblique latéralement, est peu convexe. Le promontoire est terminé en pointe émoussée et dépourvu d'impression vasculaire. L'orifice de sortie du nerf facial est assez antérieur; la paroi osseuse qui protège latéralement le ganglion géniculé se prolonge ventralement par une petite apophyse cylindrique. Le VII est également bien canalisé dans sa 3ème portion, derrière la base du tympano-hyal (qui est brisé des 2 côtés sur le spécimen) avant sa sortie par le trou stylo-mastoïdien primitif que signale une gouttière située juste derrière cette apophyse. Il n'y a pas trace d'ossification tympanique. Les mêmes structures sont observables sur EBA-268.

Je n'ai eu entre les mains que des fragments de branches horizontales mandibulaires sans données ostéologiques notables, sauf un gradient de hauteur important entre les régions prémolaire et molaire.

LA MORPHOLOGIE CRANIENNE DU GENRE *PALAEOTHERIUM*

LE GENRE *PALAEOTHERIUM* CONSIDERE GLOBALEMENT

Au terme de ces descriptions, une constatation s'impose: malgré l'abondance relative des *Palaeotherium* dans les faunes paléogènes ouest-européennes, la documentation concernant l'anatomie crânienne de ces animaux est assez médiocre. Les crânes sont peu nombreux, le plus souvent détériorés et/ou fragmentaires. On a déjà noté que pour plusieurs sous-espèces on ne possédait aucun reste crânien; il en va de même pour plusieurs lignées spécifiques, surtout parmi les plus archaïques. La plupart des fossiles proviennent en effet du Ludien moyen et supérieur (fig. 1). L'espèce lutétienne *eocaenum* n'est connue que par des dents isolées. Au Bartonien, on ne possède de *P. ruetimeyeri* que des fragments de séries dentaires et de *pomeli* que la mandibule (caractérisée ainsi par Franzen: "ramus horizontalis... inhabituellement bas, ligne de profil ventrale régulièrement convexe en vue latérale, même dans la partie symphysaire. Région symphysaire non brusquement rétrécie en avant en vue dorso-ventrale: museau pointu. Foramen mentonnier le plus antérieur situé... encore plus en avant que le bord antérieur de D₁. Diastème (post-canin)... relativement long..." [traduction]). Quant aux formes ludiennes espagnoles, elles sont définies sur des dents ou des séries dentaires dépourvues, semble-t-il, de données ostéologiques.

La synthèse des descriptions précédentes donne cependant une vision d'ensemble assez complète et précise de la morphologie crânienne de ce genre considéré globalement.

- A l'exception de *lautricense* et, à un moindre degré, de *siderolithicum* et de *duvali*, ce sont des animaux de grande taille; la longueur du crâne est dans l'ensemble supérieure à celle des autres paléothériidés; seuls les plus grands plagiolophes et *Cantabrotherium truyolsi* atteignent des dimensions du même ordre ou les dépassent.
- La hauteur relative du crâne, donnée le plus souvent difficile à établir en raison des déformations post mortem, paraît être dans les normes des autres Equoidea, si l'on s'en tient aux spécimens non sujets à caution. Les variations spécifiques ne sont probablement pas très importantes.
- La largeur maximale du crâne, pour laquelle on ne dispose également que de peu d'estimations fiables, ne paraît pas s'écarter de celle des autres Equoidea et ne présente pas non plus de grandes variations. Le diagramme de dispersion de ce paramètre par rapport à la longueur basicrânienne LBCT (fig. 23) présente un coefficient de corrélation élevé, de 0,969 et une pente d'allométrie de 0,959, voisine de 1. Les espèces les plus aberrantes ne s'écartent que modérément de l'axe principal comme cela ressort des transformées adimensionnelles ($w = 0,93$ pour *magnum* et *medium*, jusqu'à 1,18 max. pour *muehlbergi thaleri*).
- La distinction établie par Franzen entre des morphotypes étroits et larges (groupes A et B) s'applique surtout aux variations de la partie antérieure du museau (largeur des nasaux, de l'avant du massif alvéolo-dentaire, de la symphyse mandibulaire) qui reste cependant, au regard de l'ensemble des périssodactyles, relativement fin et allongé dans tous les cas.

- Mais, à la différence des équidés, chez qui le maximum de largeur de la tête est généralement situé à l'aplomb de la racine antérieure des arcades zygomatiques, qui sont par ailleurs plus ou moins parallèles entre elles, cette dilatation est reportée plus en arrière chez *Palaeotherium* (comme chez les autres paléothériidés à l'exception de *Leptolophus*), en face des articulations squamoso-mandibulaires, et les zygomas convergent vers l'avant, parallèlement aux parois antérieures du museau (voir p. 206).
- Les diastèmes post-canins sont généralement courts, parfois même très courts (Franzen, 1972b): la distance C–P2 ne dépasse habituellement pas 20% de la longueur de la rangée dentaire de P2 à M3 (sauf *P. magnum*: jusqu'à près de 25%). Ils sont donc plus courts que chez les autres paléothériidés (à l'exception de *Paraplagiolophus*).
- Le hiatus maxillo-prémaxillaire à l'avant du palais est large et de forme losangique avec des bords postérieurs obliques, contrairement à *Plagiolophus*.
- Même chez les mâles, la racine de la canine n'est pas aussi proéminente sur la paroi latérale du museau que chez *Plagiolophus*.
- L'ouverture nasale est fortement échancrée, au minimum jusqu'à P³ (*duvali* et *siderolithicum*), parfois jusqu'à l'aplomb du bord antérieur de l'orbite au-dessus de la M² (*magnum*). Chez les autres paléothériidés, elle n'atteint habituellement pas la P³ (sauf chez *Plagiolophus* (*Paloplotherium*) *cartailhaci*: P⁴).
- L'apophyse dorsale du prémaxillaire est réduite comme chez les autres paléothériidés, mais avec deux variantes: elle est tantôt rapidement terminée en pointe effilée, d'aplomb sur le rebord de l'ouverture nasale, tantôt prolongée davantage sous forme d'une lamelle arrondie à son extrémité et légèrement déportée du côté externe. Ces deux variantes concordent respectivement avec les groupes A et B de Franzen; voir p. 120.

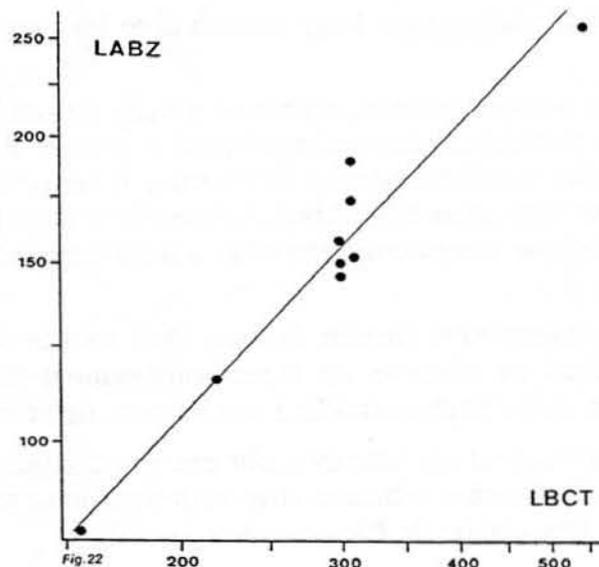


Fig. 23.— Variations de la largeur bizygomatique (LABZ) chez *Palaeotherium* en fonction de la longueur basicrânienne (LBCT).

- Le maxillaire participe habituellement, mais dans des proportions variables, au rebord de l'ouverture nasale.
- Proportions et forme de l'extrémité libre des os nasaux sont différenciées spécifiquement (Depéret, 1917; Roman, 1922), mais si leur longueur est variable en fonction de la profondeur de l'échancrure, ils se prolongent toujours vers l'avant chez l'adulte au moins jusqu'au-dessus de P¹ et parfois même au-delà de la canine, presque autant que chez les équidés.
- La suture naso-maxillaire est généralement courte et plus ou moins fortement arquée.
- Jugal et lacrymal sont peu développés en avant de l'orbite.
- Le lacrymal est allongé dorsalement et le plus souvent il entre en contact avec l'apophyse postéro-latérale du nasal. (La synarthrose maxillo-frontale observée chez *P. lauricense* est probablement une disposition archaïque tandis que chez *P. magnum* et *P. curtum frohnstettense* elle peut être considérée comme développée secondairement).
- L'orbite se trouve centrée généralement en avant de la mi-longueur du crâne contrairement aux autres Equoidea, et Franzen a observé qu'elle se déplaçait légèrement vers l'avant dans la lignée de *P. medium*. Ce raccourcissement relatif de la partie antérieure de la face, inhabituel dans cette super-famille, reste cependant modéré et ne s'accompagne pas de régression de la région incisive. Le bord antérieur de l'orbite reste d'ailleurs aligné le plus souvent sur M¹ ou M², comme chez la plupart des Equoidea paléogènes.
- L'orbite est proportionnellement plus petite que chez les autres Equoidea (fig. 39 et p. 208).
- Le foramen infra-orbitaire se situe chez l'adulte à l'aplomb de P⁴ ou de M¹ (sauf chez *P. curtum frohnstettense*: M²).
- L'arcade zygomatique est relativement large surtout chez les espèces du groupe B de Franzen.
- Elle présente parfois un brusque rétrécissement au niveau de son insertion antérieure sous l'orbite (Franzen), particulièrement marqué dans le groupe B, mais qui tend à se développer également chez les autres espèces. (Par contre, la dénivellation plus ou moins accentuée du zygoma par rapport au massif facial, considérée aussi par Franzen comme une caractéristique spécifique, me paraît surtout liée à la différenciation sexuelle — voir *P. muehlbergi thaleri*).
- L'orbite est largement ouverte vers l'arrière comme chez tous les Equoidea primitifs, mais sur plusieurs crânes on observe un léger soulèvement du rebord dorsal de l'apophyse zygomatique qu'on peut assimiler à une amorce de processus frontal.
- Cette apophyse du squamosal est très allongée; elle entre en contact avec le maxillaire à l'angle postéro-externe du plancher orbitaire, disposition qu'on ne retrouve pas chez les autres paléothériidés (à l'exception de *Plagiolophus javali*).
- La paroi latérale du museau, le plus souvent régulièrement concave, est parfois accidentée par des concavités plus localisées mais qui restent toujours mal délimitées (à l'exception de *P. curtum frohnstettense*); il n'y a jamais de crête faciale en avant de l'orbite.

Les détails structuraux de l'intérieur de l'orbite sont généralement peu accessibles. Ceux des caractères suivants qui s'y rapportent sont connus presque uniquement d'après les crânes des Grès de Célas (Remy, 1985) et celui de *P. lauricense*.

- L'orbite est peu profonde antérieurement. L'orifice postérieur du canal infra-orbitaire s'ouvre à peu de distance de son rebord externe (10 à 15 mm).
- Le canal infra-orbitaire, dont la longueur varie entre 1 et 2 longueurs de molaires, est plutôt plus court que chez les autres paléothériinés (à l'exception de *Leptolophus*) et il tend à se raccourcir au cours de l'évolution, comme on peut le constater chez *P. medium* (Franzen), *P. muehlbergi* et surtout *P. curtum*.
- Le canal lacrymal, généralement unique, s'ouvre juste derrière le tubercule lacrymal.
- Le jugal intra-orbitaire est réduit à une étroite bande osseuse contre le rebord externe de l'orbite; il est séparé de l'orifice du canal infra-orbitaire par une synarthrose maxillo-lacrymale.
- Le palatin est bien développé vers l'avant; il remonte chez *P. curtum villerealense* presque jusqu'au sommet de l'orbite.
- Le foramen sphéno-palatin est vaste, ovale et situé à l'aplomb du bord postérieur de la dernière molaire (un peu plus antérieurement chez *P. lauricense*).

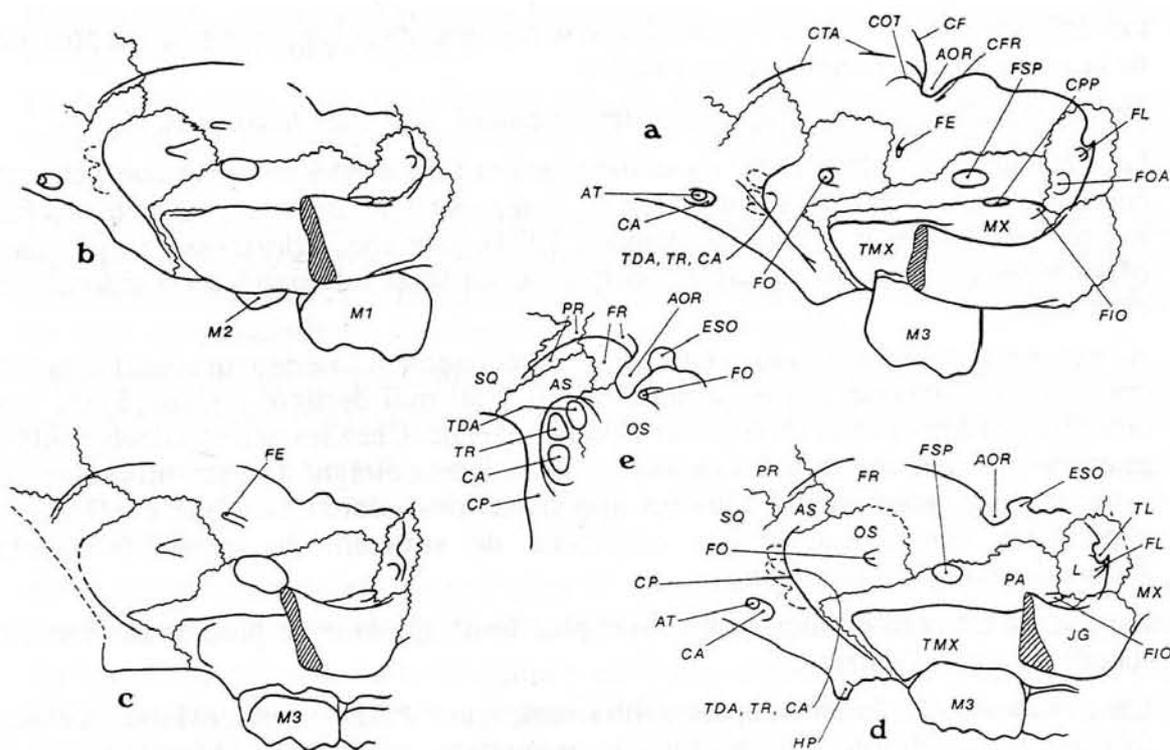


Fig. 24.— La fosse orbito-temporale chez *Palaeotherium*. a: *P. lauricense* (MTO 179). b: *P. magnum girondicum* (SCX-3). c: *P. curtum villerealense* (SCX-1). d: *P. muehlbergi thaleri* (SEO-2). e: *P. muehlbergi muehlbergi* (MTO 1756) (voir légende p. 111). a-d: vues latérales ; e: vue frontale vers l'arrière.

- Le foramen optique s'ouvre nettement en avant de la crête ptérygoïdienne, caractère considéré comme archaïque (MacFadden, 1976); il est généralement petit ou même très petit (diamètre 2 mm chez *magnum girondicum*); chez toutes les espèces, à l'exception de *lautricense* et de *duvali*, il est séparé de son homologue par une paroi osseuse épaisse (fig. 24).
- Les deux canaux optiques homologues sont longs —plus de 60 mm chez *P. magnum* (Brunet, 1974)—, presque parallèles et ils aboutissent séparément dans la cavité cérébrale au niveau du sillon chiasmatique. Chez *lautricense* cependant (et probablement aussi chez *duvali*), il n'y a qu'un canal optique médian, mais il semble de même relativement long.
- Les autres orifices crâniens de cette région sont regroupés derrière le profond repli de la crête ptérygoïdienne; trou déchiré et trou grand rond rapprochés mais distincts, canal alaire se confondant souvent vers l'avant avec le trou grand rond (fig. 24).
- Les ailes du sphénoïde sont bien développées dorsalement et une synarthrose pariéto-sphénoïdale, large, sépare le frontal du squamosal.
- La voûte frontale est large et bombée, généralement plus large que la boîte crânienne.
- De chaque côté, l'apophyse post-orbitaire, précédée par une échancrure sus-orbitaire plus ou moins profonde en fonction du développement ontogénique, semble n'avoir jamais été très allongée.
- Les crêtes frontales, dédoublées et faibles, se rejoignent sur la ligne médiane à proximité de la suture fronto-pariétale chez l'adulte.
- Le sommet du crâne est situé très postérieurement, sauf chez *lautricense*.
- La crête sagittale, plus ou moins saillante selon l'âge et le sexe, peut être puissante, comme Roman (1922) l'a noté chez *P. magnum* et *P. crassum*; la crête nuchale, habituellement très proéminente (Brunet, 1974), sauf chez *lautricense*, surplombe et débordé vers l'arrière les condyles occipitaux; un large interpariétal est individualisé chez le jeune.
- A l'exception de *P. lautricense* et *duvali*, le rétrécissement antérieur maximal de la boîte crânienne est déporté très en arrière, de 40 à 50 mm derrière les apophyses post-orbitaires, et à proximité de la suture fronto-pariétale. Chez les autres paléothériidés et plus généralement chez tous les autres Equoidea, il reste éloigné de cette suture et se situe juste derrière, voire même sous les apophyses post-orbitaires. Cette configuration particulière dénote une grande originalité de structure du massif facial chez *Palaeotherium* (voir plus loin).
- Les fosses temporales sont vastes (voir plus loin), quoique de proportions variables spécifiquement (Franzen).
- L'axe osseux basicrânien est épais, contrairement aux *Plagiolophus*, et large. A chaque fois que les conditions d'observation le permettent, on retrouve un canal transverse réunissant les canaux alaires au niveau de leur orifice postérieur. Cette anastomose, qui existe aussi chez les tapirs et les rhinocéros actuels, est assimilé par Brunet (1974) au système veineux sous-sphénoïdal de certains artiodactyles; ça n'est toutefois chez *Palaeotherium* qu'un canal simple, rectiligne et non ramifié, donc très différent du sinus

vaste et complexe des oréodontes figuré par Whitmore (1953). Contrairement à l'affirmation de Brunet, je n'ai jamais constaté la présence de cette anastomose transversale chez les plagiolophes, dont l'axe basicrânien aplati dorso-ventralement se prêterait d'ailleurs mal à cette canalisation.

- Le condyle du squamosal est cylindrique, allongé, et parfois très allongé transversalement.
- L'apophyse post-glénoïde est massive, large à sa base dans le plan transversal, avec une extrémité libre longue et bien dégagée. Elle présente sur sa face antérieure une large surface articulaire pour le condyle mandibulaire. La présence d'un foramen post-glénoïdien paraît constante.
- Le processus jugulaire est toujours très long, comme chez les équidés. L'apophyse post-tympanique, qui en constitue la base du côté antérieur, est bien développée et déborde parfois ventralement l'apophyse post-glénoïde. L'apophyse paroccipitale appliquée du côté postéro-interne est encore plus longue et très élancée.
- Le toit du méat auditif externe, qui est canalisé ventralement chez *P. muehlbergi* par un rapprochement des apophyses post-glénoïde et post-tympanique, est excavé, comme chez les autres paléothériidés, par un recessus souvent très creux, en portion de sphère, à la base de l'apophyse post-glénoïde (et donc en principe en dehors de la cavité tympanique?).
- Brunet (1974) a souligné la grande taille du foramen condylien chez *P. magnum*; il en va de même chez les autres espèces.
- Le foramen ovale et le trou déchiré moyen sont réunis en un vaste hiatus pétrosphénoïdal; le trou déchiré postérieur en est généralement séparé par une zone d'affrontement entre pétreux et basioccipital.
- La pars petrosa du périotique est oblique dorso-latéralement. Le promontoire ne porte pas d'empreinte vasculaire; son extrémité antérieure est obtuse et moins symétrique que chez *Plagiolophus*. Le nerf facial reste bien canalisé dans ses 2ème et 3ème portions par un repli osseux du pétreux (sauf en face de la fenêtre ovale).
- L'apparition en surface d'une étroite pars mastoïde n'a pu être observée que chez *P. magnum* (Brunet, 1974) et chez *P. lautricense*; on ne peut pas dire si elle est habituelle.
- C'est le seul genre de paléothériidé chez qui on ait constaté occasionnellement la présence d'une annexe tympanique ossifiée, bien que non pneumatisée (*P. crassum* et *muehlbergi*).
- Le moulage endocrânien observé chez *P. medium* dénote une gyrencéphalie assez avancée avec une région frontale au moins aussi large que chez les équidés oligocènes.
- La branche horizontale de la mandibule est le plus souvent haute et épaisse avec une symphyse allongée; la largeur et le profil inférieur de celle-ci sont par contre sujets à variations spécifiques.
- L'apophyse angulaire est limitée en avant par une échancrure faciale nette; elle est développée surtout vers l'arrière comme chez les équidés paléogènes.
- La branche montante est relativement large dans le sens antéro-postérieur et peu élevée comparativement aux équidés. L'articulation squamoso-mandibulaire est moins haute

que chez *Plagiolophus minor* ou *Leptolophus*.

- L'apophyse coronoïde est large antéro-postérieurement et trapue.
- Le condyle mandibulaire est habituellement très allongé transversalement et de forme cylindrique.
- Les fosses zygomatico-mandibulaire et ptérygoïdienne interne sont généralement bien marquées.

PARTICULARITES SPECIFIQUES

(fig. 25 et 26)

Les descriptions ont montré que les particularités remarquables du crâne sont le plus souvent communes à 2 ou plusieurs lignées. J'ai essayé de dégager ci-dessous les caractères distinctifs qui m'ont paru les plus discriminants pour chaque espèce, à la mesure de ce qu'on en sait actuellement. Ceux que Franzen mentionne dans ses diagnoses sont suivis d'une astérisque *.

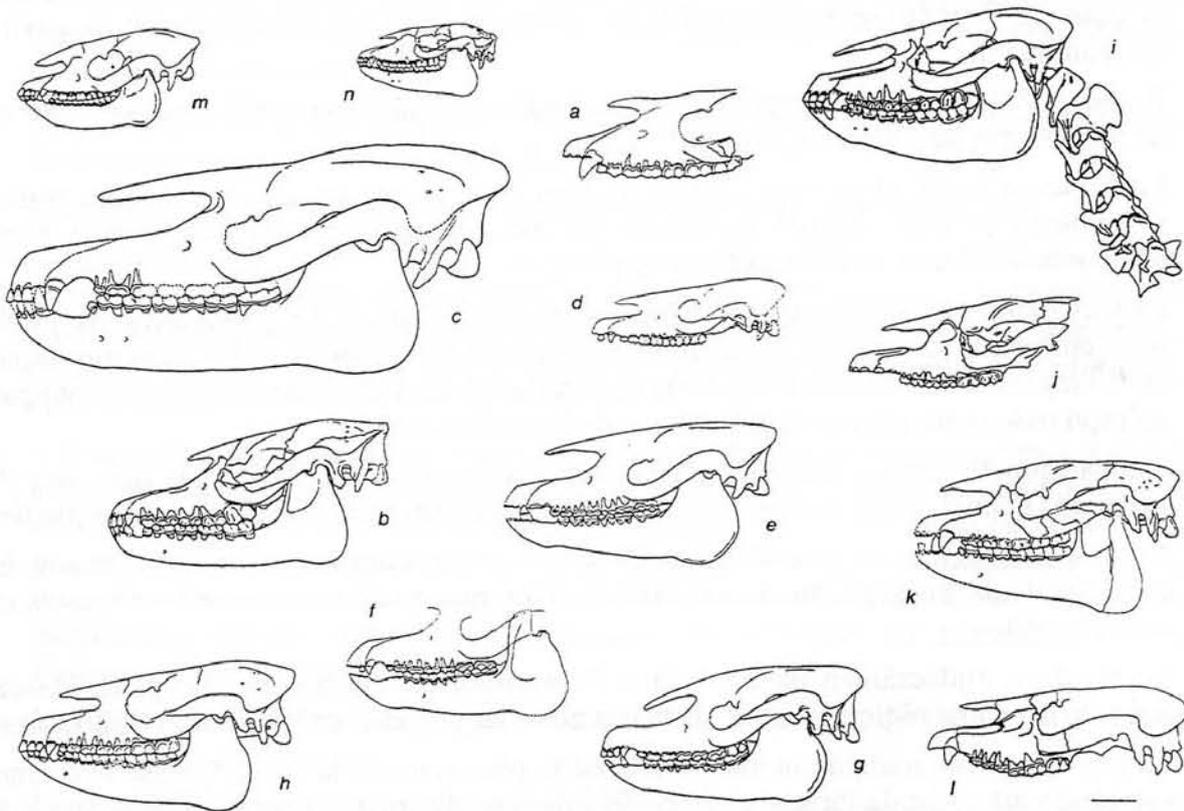


Fig. 25.— Crânes de *Palaeotherium* en vue latérale, rapportés à la même échelle. a: *P. castrense robiacense*. b: *P. magnum girondicum*. c: *P. magnum magnum*. d: *P. siderolithicum*. e: *P. medium euzetense*. f: *P. medium perrealense*. g: *P. medium medium*. h: *P. crassum crassum*. i: *P. muehlbergi thaleri*. j: *P. curtum villerealeense*. k: *P. curtum curtum*. l: *P. curtum frohnstettense*. m: *P. duvali*. n: *P. lautricense*.

Palaeotherium castrense

- Museau court et large.
- Diastèmes post-canins très courts.
- Apophyse dorsale du prémaxillaire de type effilé, d'aplomb sur le rebord de l'ouverture nasale.
- Participation minimale du maxillaire à ce rebord *.
- Foramen infra-orbitaire relativement haut (44 mm du rebord alvéolaire).
- Canal infra-orbitaire très long (63 mm).
- Arcade zygomatique brusquement rétrécie à l'avant.
- Apophyse coronoïde allongée et recourbée en crochet.

Palaeotherium magnum

- Crâne relativement bas.
- Tête et museau étroits.
- Diastèmes post-canins longs (20 à 25%).
- Echancre nasale très profonde (M¹ à M²) *.
- Apophyse dorsale du prémaxillaire de type effilé en pointe.
- Très longue participation du maxillaire au pourtour de l'ouverture nasale *.
- Os nasaux très longs, rétrécis "en cuillère" *.
- Synarthrose maxillo-frontale en avant de l'orbite.
- Arcade zygomatique de largeur modérée *.
- Arcade zygomatique non rétrécie brusquement à l'avant *.
- Orbite relativement petite.
- Foramen optique très petit (diamètre 2 mm chez *gironicum*).

Palaeotherium siderolithicum

Espèce assez peu caractérisée morphologiquement; se tient dans la moyenne pour la plupart des paramètres. Cependant:

- Echancre nasale peu profonde (P³) *.
- Apophyse dorsale du prémaxillaire de type effilé en pointe.
- Suture naso-maxillaire longue.
- Zygoma non rétréci brusquement à l'avant *.
- Condyle du squamosal relativement court (34 mm).
- Recessus sus-méatique peu profond.
- Fort gradient de hauteur de la branche horizontale mandibulaire *.

Palaeotherium medium

- Museau fin, région incisive allongée *.
- Echancre nasale profonde (M¹) *.
- Apophyse dorsale du prémaxillaire de type effilé en pointe.
- Très longue participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale (50 mm ou plus) *.

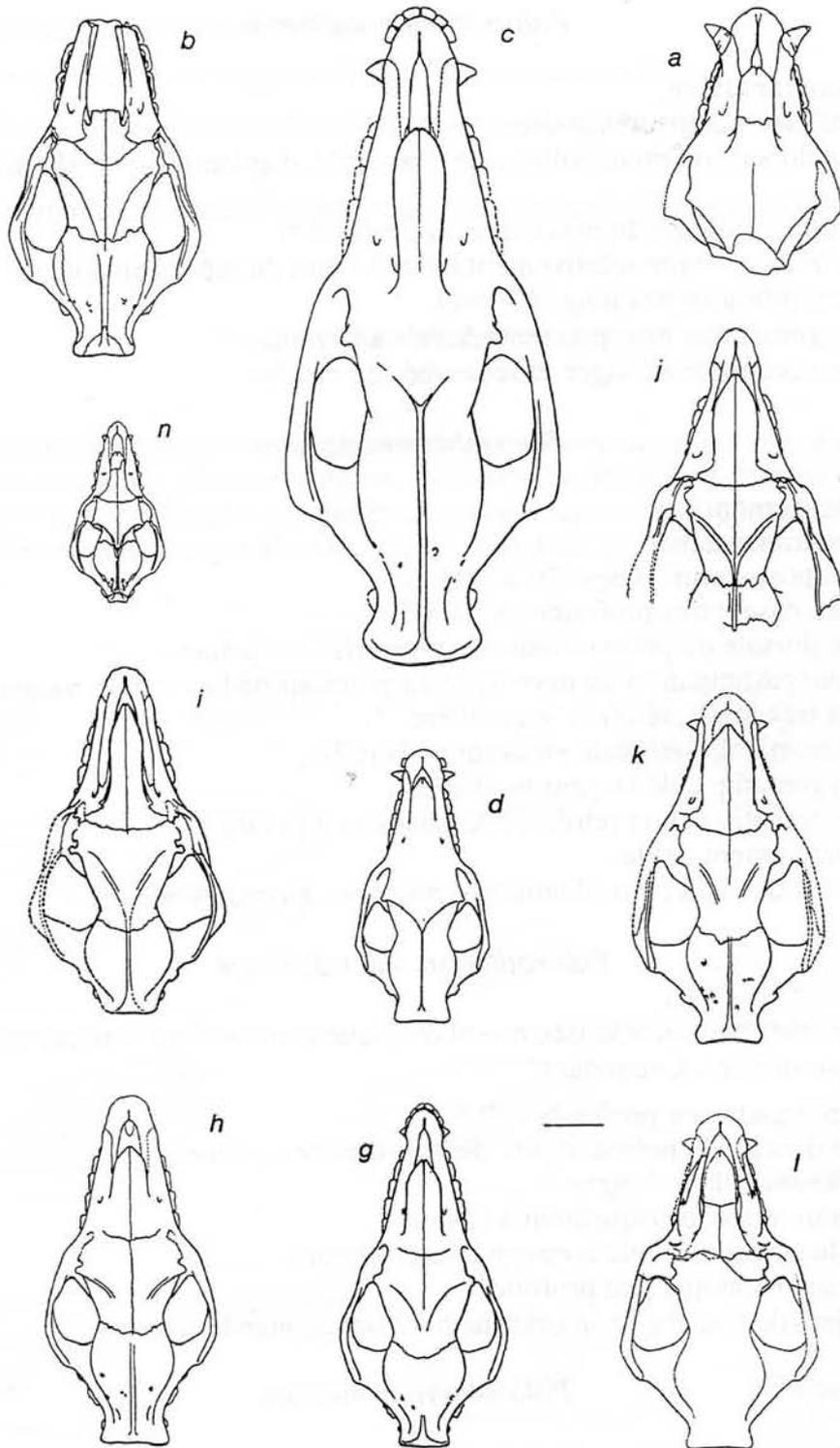


Fig. 26.— Crânes de *Palaeotherium* en vue dorsale, rapportés à la même échelle. a: *P. castrense robiacense*. b: *P. magnum girondicum*. c: *P. magnum magnum*. d: *P. siderolithicum*. g: *P. medium medium*. h: *P. crassum crassum*. i: *P. muehlbergi thaleri*. j: *P. curtum villerealense*. k: *P. curtum curtum*. l: *P. curtum frohnstettense*. n: *P. lautricense*.

- Os nasaux allongés *.
- Rétrécissement antérieur du zygoma faible à modéré.
- Fenêtres temporales nettement plus longues que larges en vue ventrale *.
- Condyle du squamosal modérément allongé mais étroit (47 x 8 mm) *.

Tendances évolutives observées:

- Légère avancée de l'orbite.
- Creusement de l'échancrure nasale.
- Rétrécissement "en cuillère" des os nasaux *.
- Raccourcissement du canal infra-orbitaire.
- Accroissement de largeur du zygoma.
- Rétrécissement de plus en plus marqué de sa racine antérieure.

Palaeotherium crassum

- Echancrure nasale peu profonde chez l'adulte (P³) *.
- Faible participation du maxillaire à son encadrement.
- Os nasaux courts *.
- Position avancée de l'orbite par rapport aux dents (M¹).
- Condyle du squamosal relativement peu allongé et moins étroit que chez *medium* (42,5 x 9,5 mm) *.
- Recessus sus-méatique profond.
- Tympanique ossifié.

Palaeotherium muehlbergi

- Crâne relativement large et haut.
- Museau plutôt large (symphyse large *) quoique la région incisive soit allongée.
- Echancrure nasale profonde (P⁴ à M¹).
- Apophyse dorsale du prémaxillaire en forme de baguette épaisse, arrondie à son extrémité et déportée latéralement.
- Faible participation du maxillaire à l'échancrure nasale (10 mm ou moins).
- Os nasaux très longs et élargis "en cuillère".
- Synarthrose naso-lacrymale en avant de l'orbite.
- Massif alvéolo-dentaire relativement haut.
- Fort rétrécissement du zygoma à sa racine antérieure *.
- Canal infra-orbitaire court.
- Condyle du squamosal très allongé (53 mm ou plus).
- Canalisation osseuse ventrale du méat auditif externe.
- Tympanique ossifié.

Tendances évolutives observées:

- Déplacement du foramen infra-orbitaire vers l'arrière.
- Raccourcissement du canal infra-orbitaire.

Palaeotherium curtum

- Museau large * (du moins chez les mâles).

- Echancre nasale peu profonde (P³ à paracône de P⁴) *.
- Apophyse dorsale du prémaxillaire de type arrondi, déportée latéralement.
- Participation modérée du maxillaire au pourtour de l'ouverture nasale *.
- Tendance au développement de fosses préorbitaires.
- Massif alvéolo-dentaire relativement haut.
- Rétrécissement brusque du zygoma à l'avant *.
- Canal infra-orbitaire court ou très court.
- Condyle du squamosal relativement peu allongé et large *.
- Apophyse paroccipitale à peine plus longue que la post-tympanique.
- Apophyse coronoïde large et haute avec un contour dorsal horizontal *.

Tendances évolutives observées:

- Raccourcissement des diastèmes post-canins.
- Réduction de la participation du maxillaire au rebord nasal.
- Fort raccourcissement du canal infra-orbitaire.
- Acquisition d'un contact secondaire maxillo-frontal en avant de l'orbite.
- Rétrécissement des nasaux.

Palaeotherium duvali

- Diastème post-canin probablement court au maxillaire (13,7%) *.
- Echancre nasale très peu profonde (limite P²-P³) *.
- Os nasaux larges * et prolongés très en avant.
- Orbite assez antérieure par rapport aux dents.
- Canal infra-orbitaire court.
- Rétrécissement brusque du zygoma à l'avant *.
- Foramens optiques confluent (un seul canal optique?).
- Constriction post-orbitaire très antérieure.
- Branche horizontale de la mandibule basse dans la région molaire *.

Palaeotherium lautricense

- Museau étroit *.
- Diastème post-canin très court (11,4%) *.
- Ouverture nasale peu profonde *.
- Apophyse dorsale du prémaxillaire en pointe.
- Synarthrose maxillo-frontale en avant de l'orbite.
- Canal infra-orbitaire relativement long.
- Massif alvéolo-dentaire bas.
- Pas de rétrécissement antérieur du zygoma *.
- Arrière-crâne abaissé.
- (Pas de crête faciale, contrairement à la supposition de Franzen).
- Foramens optiques confluent.
- Un seul canal optique.
- Constriction post-orbitaire très antérieure.
- Condyle du squamosal peu allongé.

ESSAI D'ANALYSE STRUCTURALE ET FONCTIONNELLE

Les données biométriques concernant le genre *Palaeotherium*, trop peu nombreuses pour assurer une différenciation spécifique sur une base quantitative, permettent néanmoins, si on les considère globalement, d'accéder à une certaine compréhension de divers secteurs de l'anatomie fonctionnelle, par comparaison avec les autres groupes de périsso-dactyles.

Les diagrammes de dispersion des différents paramètres en fonction des références de stature mettent en évidence les transformations impliquées dans les changements de taille. Mais, chez les paléothères, ils reflètent aussi d'une certaine manière la phylogénèse dans la mesure où, malgré l'amplitude des variations de stature d'espèces contemporaines (Franzen, 1972b: 339), la plus petite est aussi la plus ancienne et une des plus archaïques tandis que les plus grandes, à l'exception de *P. castrense*, sont des formes plus tardives et plus modernisées.

Le matériel de comparaison est ici en grande partie iconographique et donc de valeur discutable (p. 109). Pourtant, en ce qui concerne les équidés, les coefficients de corrélation et les droites de régression se sont révélés voisins de ceux que Radinsky avait obtenus avec un matériel plus abondant et plus diversifié (1984), ce qui tend à confirmer leur validité.

PROPORTIONS GENERALES ET STRUCTURE DU MASSIF FACIAL

Développement global de la face

Le grand développement acquis par la région faciale est un des traits dominants de l'évolution crânienne des équidés. A ce sujet, on leur oppose parfois, plus ou moins explicitement, les paléothériidés et en particulier les *Palaeotherium*, qui auraient gardé tout au long de leur histoire une face relativement courte d'équidés primitifs.

En réalité, si l'on considère le massif facial dans son ensemble, c'est à dire toute la partie de la tête située en avant de la boîte crânienne (splanchnocrâne), et non pas seulement la région préorbitaire, cette opposition n'est pas très marquée.

Les figures 27a et 27b montrent les relations entre le paramètre LTMF, représentatif de la longueur totale du massif facial et les références SM1⁵ et LBNC. Sur le premier diagramme, les plages de répartition des données, toutes étroitement corrélées ($r > 0,91$), se chevauchent en grande partie, bien que les paléothères se situent dans l'ensemble en-dessous des équidés. Les pentes d'allométrie sont positives dans les 2 cas ($b = 1,09$ et $1,23$), mais il y a en fait une large divergence entre les équidés brachyodontes ($b = 0,94$) et les hypsodontes ($1,57$).

Avec moins de données disponibles, le graphique relatif à LBNC donne des indications assez concordantes. Noter d'ailleurs que la donnée la plus divergente ($w = 0,80$) concerne une valeur de LBNC estimée indirectement (*P. curtum curtum*).

Le splanchnocrâne des *Palaeotherium*, qui représente de 68 à 74% de la longueur basicrânienne chez les espèces ludiennes, n'est donc pas, dans l'ensemble, beaucoup moins développé que celui des équidés. Son allongement en fonction de la taille obéit en outre à une relation allométrique franchement positive, moins forte certes que chez les équidés

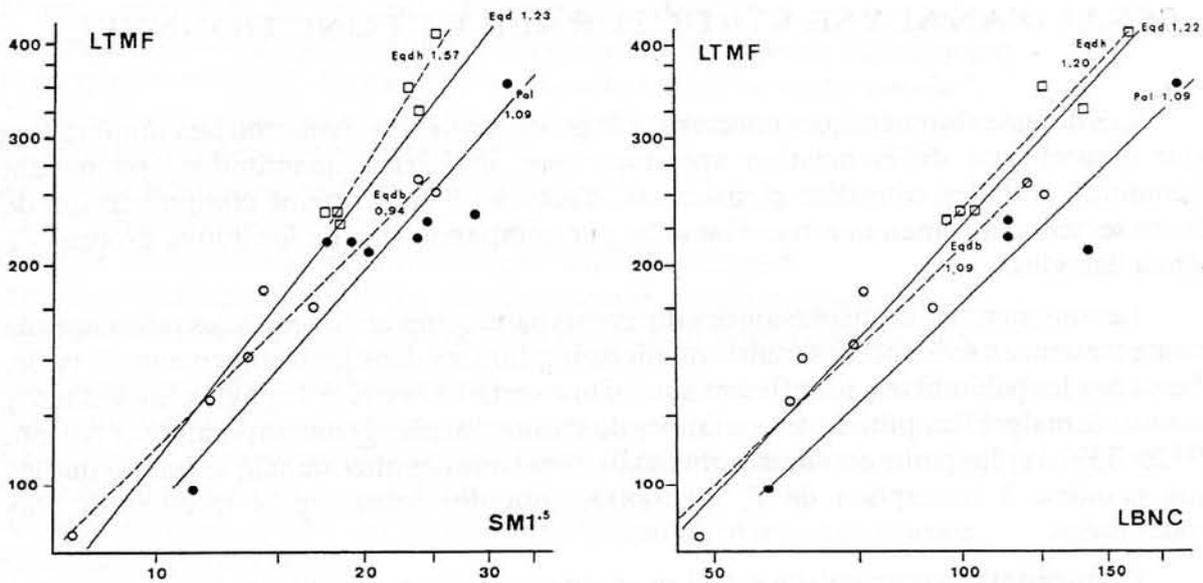


Fig. 27.— Développement du massif facial (LTMF) chez les Equoidea, en fonction de la surface de la M^1 ($SM1^5$) et de la longueur basale du neurocrâne (LBNC), paramètres représentatifs de la stature générale.

Légende commune aux fig. 27 à 39: les droites sont les axes principaux réduits des divers groupes taxonomiques qui sont identifiables comme suit:

- | | |
|-----------------------------|--|
| ● Pal: <i>Palaeotherium</i> | ☆ Pald: Palaeotheriidae, à l'exclusion de <i>Palaeotherium</i> |
| Eqd: Equidae | ○ Eqdb: Equidae brachyodontes |
| □ Eqdh: Equidae hypsodontes | EQDA: ensemble des Equoidea |
| △ Brt: Brontotherioidea | |

Les valeurs mentionnées sont les pentes des axes principaux.

hypsodontes, mais plus nette que chez les brachyodontes.

Le grand développement du massif facial caractérise d'ailleurs finalement de nombreux périssodactyles. Ainsi, même chez les brontothères (notamment les plus dolichocéphales), remarquables pourtant par le raccourcissement de la région préorbitaire (à laquelle Osborn restreint la notion de "face"), le splanchnocrâne peut prendre une énorme importance (Osborn, 1929, fig. 254).

Situation de l'orbite

La situation de l'orbite conditionne la structure du massif facial. Elle conduit à distinguer une zone préorbitaire ou museau et une zone postorbitaire.

La situation de l'orbite sur le profil crânien peut être quantifiée en comparant la longueur de la région préorbitaire (LFAO) et celle de toute la partie du crâne situé en arrière de l'orbite (LFT).

On ne dispose que d'un petit nombre de données chiffrées. Cependant, $LFAO = LFT$ chez *lautricense* (et *siderolithicum*?) tandis que $LFAO < LFT$ chez les autres espèces ludiennes:

		LFAO	LFT
<i>crassum crassum</i>	(GY 350)	128	
(id.)	(6632)		146
<i>curtum curtum</i>	(GY-424)	124	160
<i>magnum magnum</i>	(213740)	249	290
<i>muehlbergi thaleri</i>	(SEO-2)	138	150
(id.)	(SEO-1)	135	151

D'autre part Franzen a observé une réduction en valeur absolue de LFAO dans le temps chez *medium*.

A partir d'une disposition archaïque, à mi-longueur du crâne, l'orbite tend donc à se déplacer vers l'avant chez *Palaeotherium*, pour autant qu'on le sache, dans la plupart des lignées ludiennes. On en verra les conséquences sur le développement du museau.

Région anté-orbitaire ou museau

(= chanfrein chez le cheval, = "face" dans certaines publications: Osborn, 1929, par ex.)

Longueur du museau

La longueur totale du museau, LFAO, n'est pas toujours accessible avec des spécimens fragmentaires. Conjointement à cette mesure, j'ai pris également en considération la distance canine-orbite (LCOR) qui permet de disposer pour *Palaeotherium* d'un échantillonnage différent et un peu plus important.

En l'absence de données suffisamment nombreuses relatives à LBNC, les régressions de LFAO et de LCOR sur $SM1^{-5}$ sont représentées sur les figures 28a et 28b. On y constate que les points concernant

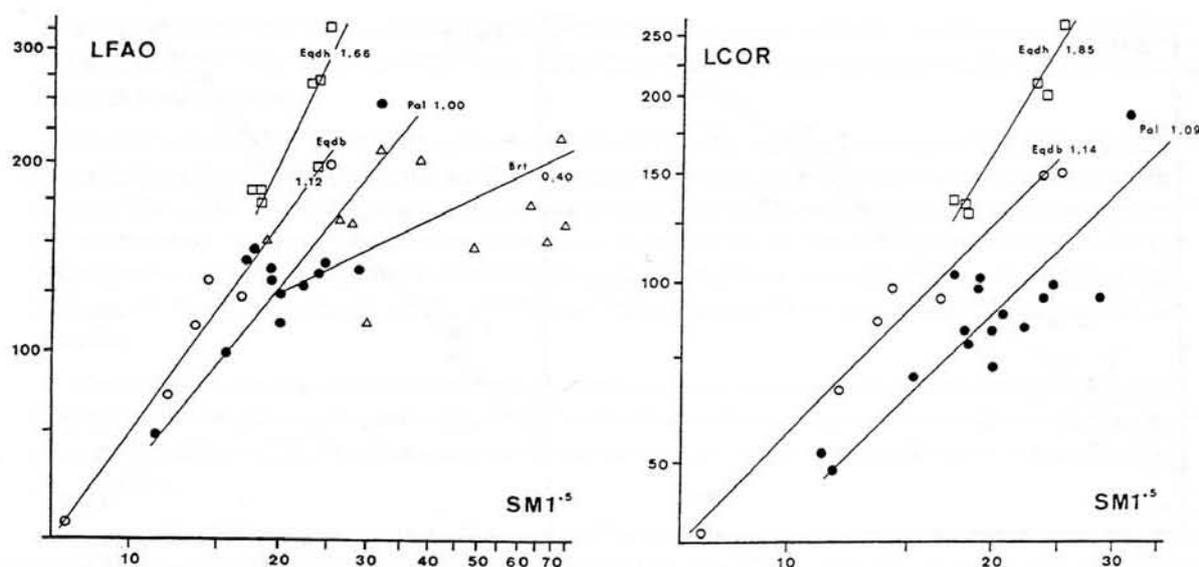


Fig. 28.— Allongement de la région faciale anté-orbitaire, d'après les distances prosthion-orbite (LFAO) et canine-orbite (LCOR), en fonction de la surface de la M^1 , représentative de la stature générale, chez *Palaeotherium* et divers Périssodactyles (voir légende fig. 27).

Palaeotherium, bien qu'assez dispersés ($r = 0,80$ et $0,85$ respectivement) se situent nettement en-dessous de ceux des équidés. La pente de leur axe principal réduit est voisine de 1, tandis qu'il y a chez les équidés une allométrie légèrement (*E. brachyodontes*) ou fortement positive (*E. hypsodontes*). De grandes variations de la longueur du museau s'observent chez les brontothères ($r = 0,26$). Mais il se dégage globalement de leur groupe une allométrie fortement négative ($b = 0,40$).

Le museau des *Palaeotherium* est donc proportionnellement plus court que celui des équidés, à stature égale.

En outre, on peut dire que dans l'ensemble, malgré une certaine variabilité, il s'allonge isométriquement en fonction de la taille: le déplacement de l'orbite vers l'avant compense à ce niveau l'allongement global du crâne facial noté précédemment.

Les *Palaeotherium* se distinguent donc à la fois des équidés chez qui le museau s'allonge fortement par rapport à la taille et au cours de la phylogénèse, et, à l'inverse, des brontothères et de nombreux Cératomorphes qui connaissent une réduction plus ou moins importante de cette région.

Massif alvéolo-dentaire

Diastème post-canin (DPC).— Franzen (1972b) en a analysé les relations allométriques et le rôle fonctionnel chez les Equoidea. Il a tiré argument du court diastème des *Palaeotherium* pour dissocier les paléothériidés s.s. des autres Equoidea et les faire dériver directement d'un stock ancestral condylarthre indépendamment de la souche originelle des équidés, en postulant que les relations allométriques reflétaient directement en l'occurrence la phylogénèse.

Cette hypothèse soulève pourtant certaines difficultés (Remy, 1976: 15). D'autre part,

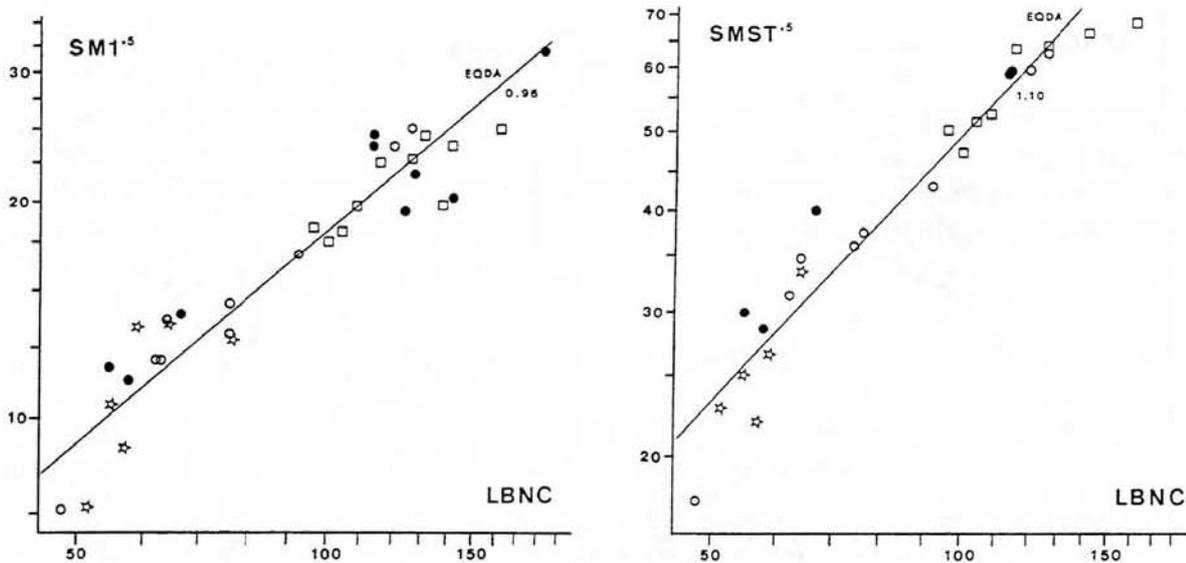


Fig. 29.— Corrélation entre la longueur basale du neurocrâne (LBNC) et la surface masticatoire, représentée par la surface de la M^1 ($SM1^5$) ou par une évaluation de la surface globale des dents jugales supérieures ($SMST^5$) chez les Equoidea (voir légende fig. 27).

j'ai montré qu'en partant des données traitées par Franzen, et en les reportant sur une échelle de temps, on pouvait aboutir à une interprétation différente: dès leur origine connue, les équidés se caractérisent par un long DPC tandis que la radiation européenne des Equoidea (paléothériidés s.l.) manifeste une rapide et large diversification de ce caractère, diversification qui ne serait pas incompatible avec une structure originelle commune (Remy, 1976: 13, fig. 3 et 4). Mais il est bien évident qu'on manque également de documents pour étayer cette hypothèse alternative.

Pour en revenir plus spécialement au genre *Palaeotherium*, la polarité de ce caractère n'est pas établie avec certitude, d'autant plus qu'on évalue mal l'ampleur des variations individuelles.

Ainsi, chez l'espèce bartonienne *castrense*, le DPC est presque inexistant, les dents étant pratiquement en série continue. Au contraire, il est relativement long chez *medium* et surtout chez *magnum* au Ludien supérieur. Cela irait dans le sens d'une tendance globale vers un allongement de cette région. Mais certaines lignées ludiennes (*crassum*, *curtum*) conservent un diastème court, et chez *curtum*, il semble même se raccourcir dans la séquence phylétique. En outre, on a récemment découvert une forme primitive pourvue d'un long DPC (25.8% à la mandibule) (inédit).

L'évolution de cette structure pourrait d'ailleurs être variable selon les cas, avec parfois, peut-être, des renversements de tendance. Il n'est pas exclu que dans certaines lignées de *Palaeotherium* la brièveté du diastème soit une acquisition secondaire, peut-être liée à la molarisation des prémolaires, car la rangée dentaire conserve généralement des relations à peu près constantes avec l'orbite (bord antérieur aligné sur M²).

Volume dentaire.— On a déjà admis implicitement (p. 117), en prenant les dents comme références de la stature générale, qu'il existait une étroite relation entre la longueur du neurocrâne et la surface masticatoire.

Effectivement, avec la documentation disponible ici, les coefficients de corrélation entre LBNC d'une part et SM1⁵ (fig. 29a) ou SMST⁵ (fig. 29b) d'autre part sont respectivement de 0,94 et 0,98 pour l'ensemble des Equoidea.

Dans le cas de SM1⁵, la relation est très proche de l'isométrie ($b = 0,96$). Avec SMST⁵ calculé à partir de la surface totale de la série des dents jugales, on trouve par contre une allométrie légèrement positive ($b = 1,10$). Cette différence, pour autant qu'elle ne résulte pas d'artéfacts d'échantillonnage ou de mensuration, est peut-être liée au progrès de la molarisation des prémolaires au cours de la phylogénèse (et donc globalement chez les plus grands animaux); elle rappelle les observations de Pilbeam et Gould (Gingerich *et al.*, 1982) sur l'allométrie positive des secteurs extrêmes de la dentition.

Ce qu'il est intéressant de noter maintenant, c'est que les *Palaeotherium* ne s'écartent pas de façon significative (compte tenu du petit nombre de données disponibles) des nuages de répartition des autres taxons: sur la figure 27a, 5 espèces se positionnent au-dessus de l'axe principal réduit et 4 au-dessous ($\bar{x}_w = 1,027$).

Les paléothères présentent donc, semble-t-il, une surface masticatoire à peu près équivalente à celle des équidés. Etant donné le degré modéré d'hypsodontie auquel ils sont parvenus, le volume total de leurs tissus dentaires calcifiés, disponibles pour la fonction masticatoire, ne devait pas être très supérieur à celui des équidés brachyodontes (cf. infra, p. 207).

Hauteur de l'os alvéolaire.— Il s'agit de la portion du maxillaire qui supporte les dents. Limitée dorsalement par le canal infraorbitaire qui longe la base du sinus maxillaire, elle se prolonge en arrière sous l'orbite par la tubérosité maxillaire. Par conséquent, on peut estimer sa hauteur par la distance entre le rebord osseux alvéolaire et la base du foramen infraorbitaire (HFIO) ou par l'épaisseur de la tubérosité (HTMX).

Rapportées à $SM1^{-5}$ (fig. 30a, 30b), ces 2 variables présentent une allométrie nettement positive chez les paléothères ($b = 1,28$ et $1,31$ respectivement). Il faut même noter que si l'on exclut *girondicum* dont la faible hauteur d'os alvéolaire ($w = 0,71$ et $0,74$) est probablement d'origine ontogénique (individu juvénile), les 2 coefficients sont de $1,42$ et $1,41$. Chez les équidés brachyodontes, la hauteur du foramen infraorbitaire évolue de façon similaire ($b = 1,31$); le coefficient d'allométrie est beaucoup plus élevé chez les hypsodontes ($b = 2,79$). De même, la tubérosité maxillaire de *Mesohippus* n'est pas plus haute que celle d'un *Palaeotherium*, tandis que *Pliohippus* et le cheval ont un maxillaire très épais, juste en avant de l'orbite.

On pourrait penser que cette évolution est simplement destinée à permettre l'implantation des dents de plus en plus hypsodontes. Pourtant, la corrélation n'est pas si évidente chez *Palaeotherium*: 2 des espèces qui ont les dents les plus hautes, *castrense* et *crassum*, présentent un os alvéolaire moins épais que la moyenne (avec HTMX, $w = 0,73$ à $0,92$).

L'allométrie fortement positive de ce paramètre même dans un groupe qui n'a pas atteint une véritable hypsodontie, comme les paléothères ou les équidés brachyodontes, pourrait donc avoir d'autres causes; peut-être y a-t-il globalement une tendance évolutive vers l'adaptation à de plus fortes contraintes masticatoires chez les grands animaux? La hauteur de l'os alvéolaire intervient en effet dans la résistance mécanique du système manducateur car elle conditionne la surface des ligaments alvéolo-dentaires.

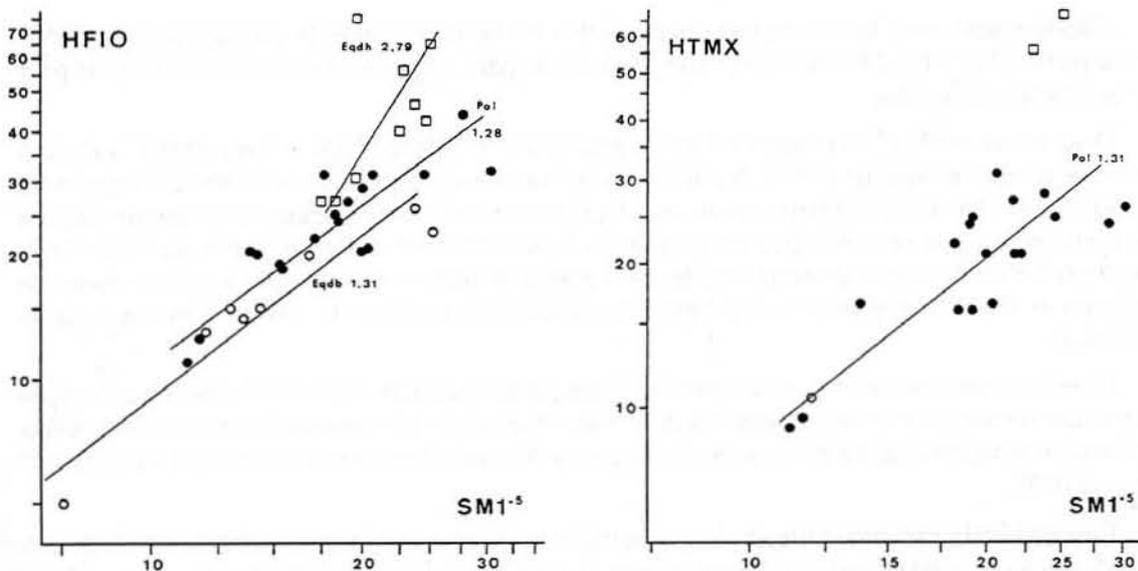


Fig. 30.— Hauteur comparée de l'os alvéolaire, représentée par la hauteur du foramen infra-orbitaire (HFIO) ou de la tubérosité maxillaire (HTMX), en fonction de la surface de la M^1 , représentative de la stature générale, chez *Palaeotherium* et les Equidae (voir légende fig. 27).

Secteur nasal et modelé facial

Ouverture nasale.— La profondeur de l'échancrure nasale est une variable difficile à traiter quantitativement à cause de la disparition fréquente ou des déformations de la partie antérieure du museau sur de nombreux spécimens.

En fonction de $SM1^5$, il se dégage pourtant une allométrie positive de la mesure LIEN chez *Palaeotherium*, de pente $b = 1,51$ avec une corrélation de 0,90 (fig. 31). L'échancrure nasale est moins profonde chez les équidés brachyodontes, avec une pente plus faible ($b = 1,16$). Celle des hypsodontes se creuse au contraire fortement ($b = 2,72$), jusqu'à atteindre chez les plus grands la même profondeur que chez les paléothères.

Malgré les importantes variations spécifiques notées dans les descriptions, il y a donc, dans l'ensemble, un approfondissement de l'échancrure nasale qui accompagne l'accroissement de taille chez *Palaeotherium*. Et cette évolution est d'autant plus marquante que la région préorbitaire est peu allongée et que l'orbite tend à se déplacer en avant. Le raccourcissement du canal infraorbitaire, observé dans plusieurs lignées, pourrait être lié d'ailleurs à cette double migration convergente, en même temps qu'à une augmentation de la concavité antérieure du museau.

Bien qu'une tendance analogue au creusement de l'incisure nasale existe également chez les équidés, la comparaison avec ceux-ci doit rester prudente, car la morphologie de cette région est différente: toujours largement arrondie et creusée aux dépens du nasal et du maxillaire chez les paléothères, le fond de la fenêtre nasale forme un angle rentrant aigu à la limite du nasal et du prémaxillaire chez les chevaux. La signification de cette structure est au surplus incertaine, et pas nécessairement identique dans les deux groupes (voir ci-dessous).

Par ailleurs, quelle que soit sa profondeur, l'échancrure nasale ne s'accompagne jamais de recul de l'extrémité libre des os nasaux des *Palaeotherium*. Chez les animaux

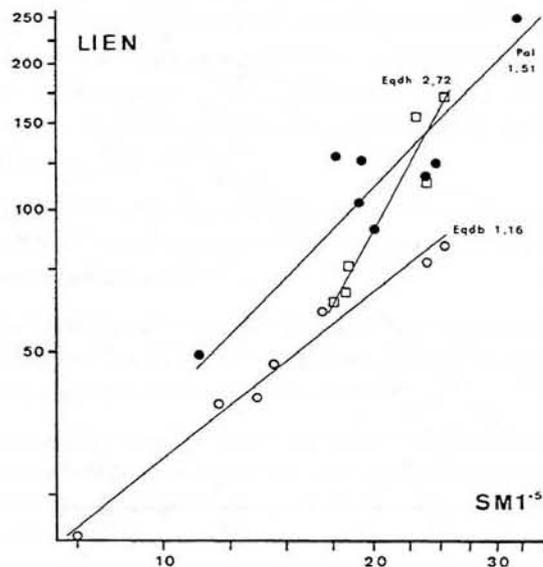


Fig. 31.— Profondeur de l'échancrure nasale évaluée d'après sa distance au prosthion (LIEN), en fonction de la surface de la M^1 , représentative de la stature générale, chez *Palaeotherium* et les Equidae (voir légende fig. 27).

adultes, ceux-ci s'étendent habituellement jusqu'au-dessus de la canine, parfois même plus en avant, presque autant que chez les équidés.

Abusé peut-être par la brièveté probablement accidentelle des nasaux du crâne GY 284 représenté sur la planche 131 des "Ossemens fossiles", Cuvier avait pourvu *P. magnum* d'une courte trompe de tapir. Roman (1922) puis Abel (1924) ont réfuté cette hypothèse, car même chez cette espèce dont les nasaux n'atteignent pas la canine, ils restent très allongés. Il est donc bien établi qu'aucun *Palaeotherium* n'a jamais possédé de trompe.

Fosses préorbitaires et sous-nasales.— La fosse malaire des équidés se présente comme une concavité plus ou moins nette située entre le bord inférieur de l'orbite et le relief antérieur de la crête faciale; c'est la zone d'insertion du muscle releveur de la lèvre supérieure (muscle maxillo-labial supérieur) (Gregory, 1920b). En l'absence de crête faciale dépassant l'orbite, les paléothères ne peuvent évidemment pas posséder à cet endroit une fosse aussi caractérisée. Pourtant, le brusque rétrécissement de la racine antérieure du zygoma qui tend à apparaître dans la plupart des lignées et est particulièrement accentué chez les espèces du groupe B, aboutit également au développement d'une concavité sous l'orbite. Il me semble qu'on peut y voir un équivalent de la fosse malaire; ce qui pourrait indiquer chez eux aussi, à défaut du développement d'une trompe, un accroissement progressif de la mobilité labiale, favorable à une meilleure préhension des aliments.

Franzen pense que les fosses observées occasionnellement au-dessus de la région canine chez *P. magnum*, comme celle que figure Roman (1922, pl. 3-1), ne sont que des artefacts consécutifs à l'aplatissement des crânes. Il faut rappeler quand même qu'une concavité allongée au-dessus de la rangée dentaire, sous le rebord renflé du prémaxillaire, se remarque sur différents spécimens, même non écrasés, comme le crâne de *P. curtum*

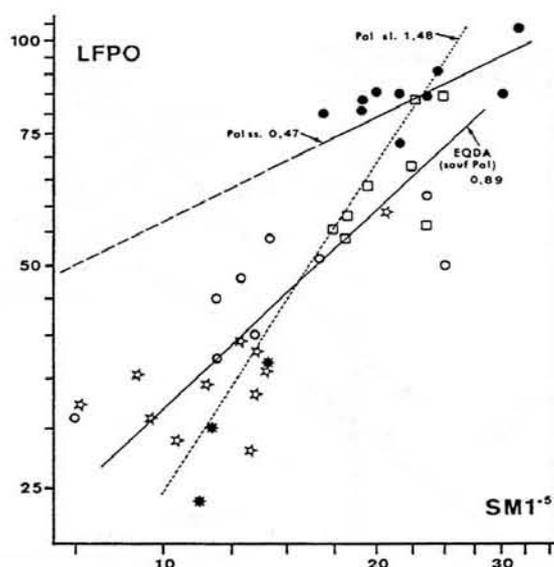


Fig. 32.— Allongement de la région faciale post-orbitaire (LFPO) en fonction de la surface de la M^1 , représentative de la stature générale, chez les Equoidea (voir légende fig. 27). **Pal sl.**: ensemble des *Palaeotherium*; **Pal ss.**: *Palaeotherium* à l'exclusion de *lauricense* et *duvali*; ★: *Pal. lauricense* et *duvali*.

frohnstettense; elle occupe l'emplacement d'une fosse buccinatoriale.

Quant aux 2 fosses préorbitaires supérieures observées sur ce même spécimen, la postérieure qu'on peut qualifier de lacrymale, ne se retrouve chez aucune autre espèce de *Palaeotherium*. Par contre, la plus antérieure, subnasale, existe, plus ou moins indiquée, sur différents autres crânes. En outre, la tendance au rétrécissement médian des os nasaux "en cuillère" correspond au développement de concavités sous-nasales, mal délimitées il est vrai.

Le rôle, comme l'importance systématique, des fosses préorbitaires lacrymale et subnasale des équidés restent controversés (Eisenmann *et al.*, 1987; MacFadden, 1987). Gregory (1920b) a montré qu'elles ne pouvaient pas servir de loges musculaires. Elles dénotent pour lui la présence de diverticules nasaux, dont on trouve des reliquats chez les ânes et les zèbres, et dont on pense notamment qu'ils pourraient jouer un rôle dans l'émission d'appels. Gromova (1952) et Meladze (1967, cité par Eisenmann *et al.*, *o.c.*) privilégient au contraire l'hypothèse selon laquelle ces fosses auraient contenu une glande analogue au larmier des cervidés, particulièrement développée chez les mâles. Dans ces hypothèses qui ne s'excluent d'ailleurs pas nécessairement, le rôle social des fosses préorbitaires apparaît primordial.

Il n'est pas interdit de penser que chez *Palaeotherium*, malgré l'absence habituelle de fosses bien caractérisées, le profond échancrement nasal et l'apparition de concavités sous-nasales aient pu jouer un rôle similaire à celui des fosses pré-orbitaires des équidés, peut-être en relation avec un mode de vie plus ou moins grégaire, comme c'est fréquemment le cas chez les herbivores.

Région faciale post-orbitaire

L'allongement du splanchnocrâne conjugué avec un déplacement de l'orbite vers l'avant correspond logiquement à un grand développement du secteur postorbitaire chez *Palaeotherium*. En effet, chez toutes les espèces, sauf *lautricense* et *duvali*, la constriction antérieure de la boîte crânienne, qui coïncide assez exactement avec la limite splanchnocrâne-neurocrâne, est située très en arrière des apophyses postorbitaires et à proximité de la suture frontopariétale.

J'ai représenté sur la figure 32 la répartition des mesures de longueur du secteur orbito-postorbitaire (LFPO) en fonction de SMI⁵ (seul paramètre de référence utilisable en l'absence de données suffisamment nombreuses relatives à LBNC).

En ce qui concerne les équidés, cette variable est étroitement calquée sur la longueur de l'orbite et présente une allométrie négative ($b = 0,78$). Avec l'ensemble des Equoidea (*Palaeotherium* exclus), la pente est un peu plus forte, mais reste négative ($b = 0,89$).

Pour les paléothères considérés globalement, la relation d'allométrie apparaît de prime abord au contraire fortement positive ($b = 1,48$). *P. duvali* se situe à proximité de cet axe d'ensemble, un peu au-dessus de *lautricense*. Mais les paléothères se scindent en deux ensembles: tandis que *P. lautricense* et *duvali* s'inscrivent dans le nuage des autres Equoidea, les autres espèces ont une région postorbitaire beaucoup plus allongée, mais qui tend pourtant à se raccourcir chez les plus grandes formes, encore plus nettement que chez les autres Equoidea (allométrie négative de pente 0,47 avec un coefficient de corrélation de 0,65 significatif à 95%).

Calculées à partir de l'axe principal réduit de ces *Palaeotherium*, les transformées adimensionnelles w des 2 spécimens de *P. lauricense* seraient de 0,39 et 0,48 (et celle de *duvali* de 0,54 environ).

On ne dispose malheureusement pas de données correspondant à l'espèce de taille intermédiaire *P. siderolithicum* et le nombre d'observations n'est certes pas très important. Pourtant une telle excentricité des 2 espèces *lauricense* et *duvali* par rapport à la tendance observée chez leurs congénères suggère que leurs particularités anatomiques ne sont pas seulement d'origine allométrique, c'est à dire liées à leur taille plus petite et qu'il y a eu entre ces espèces et les autres *Palaeotherium* une réorganisation du crâne.

Radinsky (1984) a signalé également un allongement de la partie postérieure du massif facial chez les équidés hypsodontes, ce qui serait apparemment en contradiction avec l'allométrie négative de LFPO mise en évidence ici, dans cette famille. En fait, il s'agit de 2 problèmes différents: l'orbite étant située très caudalement chez les animaux en question, la notation de Radinsky ne concerne que le secteur pharyngien, et correspond au déplacement vers l'avant de la rangée dentaire, qui finit par se disposer complètement en avant de l'orbite pour assurer le logement de la denture hypsodonte.

Le grand développement de la région faciale postorbitaire chez les *Palaeotherium*, caractéristique des rhinocéros et des brontothères, est unique chez les Equoidea. On verra plus loin qu'elle est en rapport avec une importance accrue du muscle temporal.

Structure endo-nasale

Peu d'observations sont possibles sur la structure interne de la face. La longueur du massif facial implique des fosses nasales aussi allongées que celles des équidés. Mais par suite de la position avancée de l'orbite, les sinus maxillaires restent petits, comme on peut le constater sur de nombreux fragments de maxillaires comportant le plancher nasal; au contraire, dans le secteur frontal, Brunet (1974) signale la présence de sinus bien développés, alors que chez les équidés, ceux-ci ne commencent à apparaître que plus tardivement, à l'Oligocène supérieur (Edinger, 1950).

Conclusion

Les caractères relativement généralisés et la petite taille de *lauricense* donnent une image de ce qu'a pu être un *Palaeotherium* primitif. Les changements dans les proportions et la structure du massif facial qui ont abouti à la morphologie typique des paléothères évolués peuvent être visualisés sur un schéma déformé. La figure 33 représente ainsi à titre d'exemple les déformations intervenant entre *lauricense* et *muehlbergi thaleri*, déformations liées sans doute pour une part à l'allométrie, mais aussi à la réorganisation du crâne des *Palaeotherium* modernisés.

On reconnaît sur le schéma déformé l'allongement de la région post-orbitaire. Le recul de l'échancrure nasale, la migration de l'orbite vers l'avant ainsi que le raccourcissement du canal infra-orbitaire réalisent d'autre part un resserrement de la partie centrale du massif facial. A noter aussi le relèvement de la partie postérieure de la boîte crânienne, indice d'un fort développement des muscles de la nuque chez les espèces ludiennes (Brunet, 1974) (voir plus loin).

Avec le crâne allongé typique des herbivores, les paléothères ont acquis au cours de l'Eocène supérieur une structure originale qui associe des caractères d'équidés (allongement relatif du splanchnocrâne, et notamment de la région incisive et des os nasaux avec une grande mobilité des lèvres) à d'autres qu'on attend plutôt chez les cératomorphes (diastème post-canin court, avancée de l'orbite qui reste largement confluyente avec la fosse temporale, allongement du secteur postorbitaire).

MUSCULATURE MASTICATRICE

Comme indiqué précédemment, je me suis inspiré de l'ouvrage de Turnbull (1970) sur la musculature masticatrice des mammifères pour tenter de déterminer et comparer la puissance relative de 2 ensembles musculaires essentiels pour la mastication et les plus accessibles à l'observation à partir du matériel fossile, à savoir masséter et temporal. Seront considérés successivement les longueurs des insertions sur le crâne, qui donnent une idée des proportions des masses musculaires, et les rapports des bras de levier, qui renseignent sur l'efficacité et le rendement de l'effort masticatoire. Certaines des données concernant les équidés sont directement comparables aux résultats publiés par Radinsky (1984) dans sa

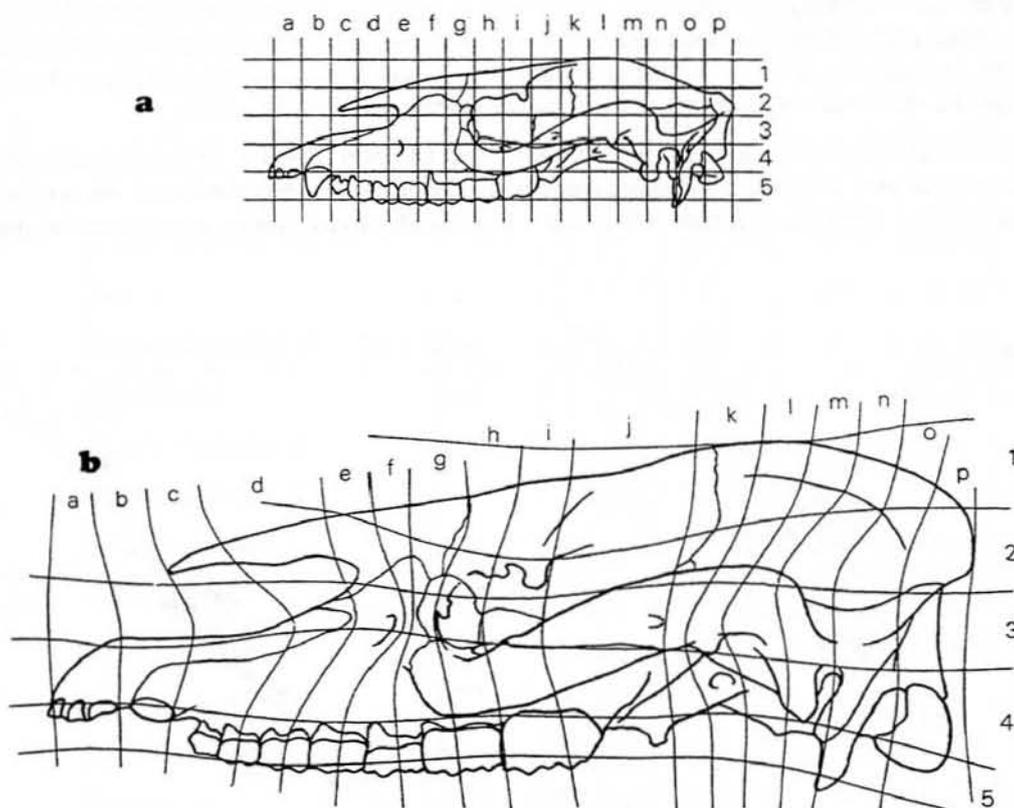


Fig. 33.— Schéma déformé montrant les déformations intervenues entre *P. lautricense* (a), supposé proche du modèle primitif des paléothères, et une forme modernisée du Ludien supérieur, *P. muehlbergi thaleri* (b).

note sur l'évolution du crâne dans cette famille, bien que les paramètres de référence soient un peu différents (cf. chap. méthodes).

Comparaison des origines des muscles masséter et temporal

Lorsque l'on considère les variations de la longueur d'insertion du masseter superficiel LIMS en fonction de LBNC (tabl. 7), les équidés se caractérisent par une allométrie positive, faible chez les brachyodontes ($b = 1,09$), beaucoup plus nette chez les hypsodontes (1,42); ces valeurs concordent avec celles que Radinsky a publiées (respectivement 1,14 et 1,42). Pour *Palaeotherium* on trouve une allométrie faiblement négative ($b = 0,89$).

Cette particularité est cependant peu probante car les données concernant ce dernier genre sont rares et débordent de part et d'autre la plage de distribution des équidés. En outre, on obtient des résultats quelque peu différents en utilisant le standard $SM1^{-5}$ (fig. 34a) qui permet de prendre en considération un échantillonnage un peu plus important de paléothères: ceux-ci se confondent alors tout à fait avec les équidés brachyodontes avec un développement de l'insertion massétérine proche de l'isométrie ($b = 0,94$). Isométrie que l'on observe aussi chez les brontothères mais avec des valeurs relatives plus grandes ($a = 7,19$ au lieu de 6,31). Là encore, ce sont les équidés hypsodontes qui se singularisent par une allométrie fortement positive ($b = 1,82$).

Les diagrammes relatifs à l'évolution de la longueur de la fosse temporale (LFT) ne mettent pas en lumière de différence marquée entre *Palaeotherium* et les équidés, que ce soit par rapport à LBNC ou à $SM1^{-5}$; les plages de distribution des données se recouvrent largement. Sur le diagramme relatif à $SM1^{-5}$ (fig. 34b), le coefficient d'allométrie est seulement un peu plus élevé chez *Palaeotherium* ($b = 1,24$), tandis que les brontothères se distinguent par une allométrie négative ($b = 0,89$).

C'est la comparaison directe entre les deux paramètres LIMS et LFT (fig. 35) qui donne finalement les résultats les plus nets. Le chevauchement des divers groupes y est moindre et les coefficients d'allométrie sont apparemment bien différenciés. Les équidés hypsodontes se caractérisent par une

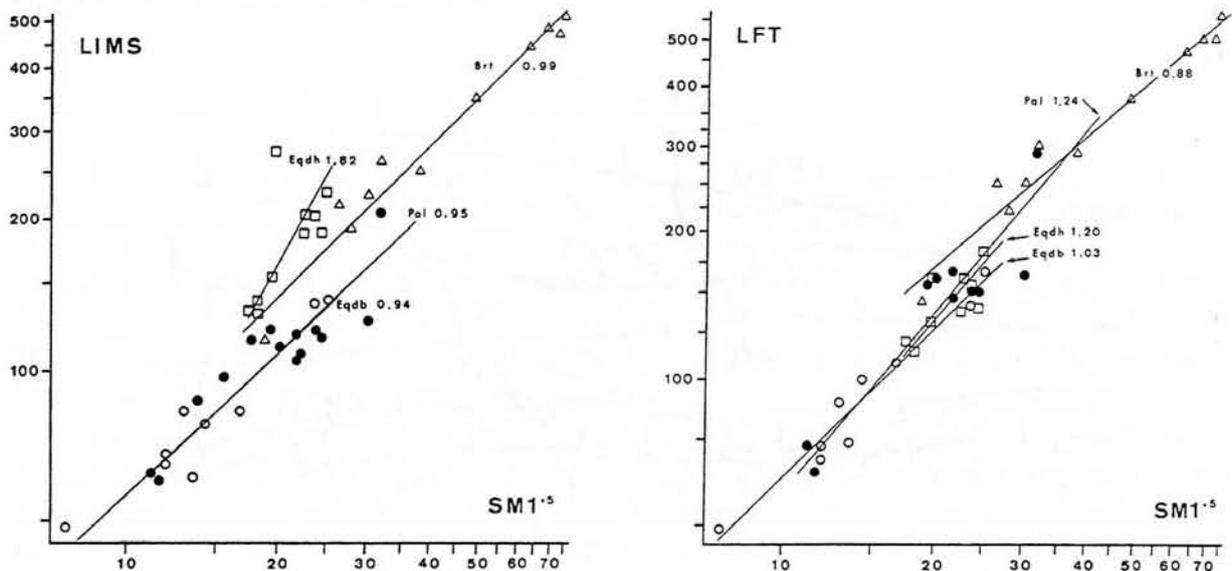


Fig. 34.— Allongement des zones d'insertion du muscle masséter superficiel (LIMS) ou du muscle temporal (LFT) en fonction de la surface de la M^1 , représentative de la stature générale, chez les périssodactyles (voir légende fig. 27).

Y	X		N		L - V	\bar{X}	s	cov	r	a	b	Fig
HFIO	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	18	x	11,27 - 30,28	2,893	0,2661	0,0745	0,871	0,574	1,279	30a
			y	11,0 - 44,0	3,145	0,3403						
		Equidés brachyodontes	8	x	7,55 - 25,18	2,694	0,3866	0,1625	0,947	0,435	1,312	
	y	5,0 - 26,0	2,702	0,5071								
		Equidés hypsodontes	9	x	17,49 - 25,06	3,064	0,1330	0,0259	0,591	0,008	2,791	
			y	27,0 - 75,0	3,757	0,3711						
HTMX	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	18	x	11,27 - 30,28	2,980	0,2622	0,0696	0,817	0,402	1,312	30b
			y	9,0 - 31,0	2,997	0,3440						
LABZ	LBCT	<i>Palaeotherium</i>	9	x	155,5 - 545,0	5,672	0,3312	0,0906	0,969	0,661	0,959	23
			y	82,0 - 258,0	5,023	0,3175						
LCOR	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	16	x	11,27 - 31,84	2,971	0,2761	0,0661	0,846	3,331	1,093	28b
			y	49,0 - 187,0	4,450	0,3018						
		Equidés brachyodontes	7	x	7,55 - 25,18	2,713	0,4137	0,1652	0,985	4,010	1,143	
			y	38,5 - 151,0	4,490	0,4728						
Equidés hypsodontes	6	x	17,49 - 25,06	3,032	0,1589	0,0379	0,974	0,628	1,851			
	y	130,0 - 260,0	5,148	0,2941								
		Equidés (ensemble)	13	x	7,55 - 25,18	2,860	0,3515	0,1587	0,951	1,838	1,463	
			y	38,5 - 260,0	4,793	0,5142						
LFAO	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	13	x	11,27 - 31,84	3,006	0,2686	0,0536	0,805	6,408	1,001	28a
			y	73,5 - 249,0	4,865	0,2687						
		Equidés brachyodontes	6	x	7,55 - 25,18	2,637	0,3964	0,1435	0,980	5,669	1,118	
			y	53,5 - 200,0	4,683	0,4432						
		Equidés hypsodontes	7	x	17,49 - 25,06	3,052	0,1538	0,0282	0,841	1,421	1,655	
	y	172,0 - 329,5	5,403	0,2546								
		Equidés (ensemble)	13	x	7,55 - 25,18	2,860	0,3515	0,1555	0,952	2,646	1,433	
			y	53,5 - 329,5	5,071	0,5035						
		Brontothères	11	x	18,91 - 74,13	3,721	0,4744	0,0211	0,257	37,05	0,402	
			y	112,0 - 220,0	5,107	0,1906						
LFPO	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	13	x	11,27 - 31,84	2,975	0,3208	0,1244	0,886	0,823	1,478	32
			y	24,0 - 105,0	4,201	0,4741						
		id., sans <i>lautricense</i> ni <i>duvali</i>	10	x	16,97 - 31,84	3,114	0,2103	0,0111	0,654	19,92	0,466	
			y	73,0 - 105,0	4,443	0,0938						
		Autres Palaeothériidés	11	x	7,62 - 20,71	2,483	0,2681	0,0332	0,679	5,522	0,747	
	y	28,0 - 59,0	3,565	0,2004								
		Equidés	17	x	7,55 - 25,18	2,843	0,3342	0,0688	0,844	5,911	0,776	
			y	31,0 - 84,0	3,984	0,2594						
		Equoidea (sans <i>Palaeotherium</i>)	28	x	7,55 - 25,18	2,702	0,3534	0,0908	0,851	4,153	0,887	
			y	28,0 - 84,0	3,819	0,3133						
LFT	LBNC	<i>Palaeotherium</i>	8	x	55,0 - 183,5	4,674	0,4233	0,1757	0,983	0,664	1,141	
			y	64,0 - 290,0	4,922	0,4828						
		Equidés brachyodontes	10	x	48,0 - 126,0	4,341	0,3014	0,0958	0,988	0,521	1,186	
			y	49,0 - 165,0	4,498	0,3576						
Equidés hypsodontes	11	x	96,0 - 161,0	4,803	0,1657	0,0222	0,945	1,541	0,940			
	y	114,0 - 183,0	4,946	0,1557								
		Equidés (ensemble)	21	x	48,0 - 161,0	4,583	0,3324	0,1089	0,984	0,916	1,052	
			y	49,0 - 183,0	4,733	0,3496						
LFT	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	10	x	11,27 - 31,84	3,024	0,3470	0,1237	0,922	3,328	1,238	34b
			y	64,0 - 290,0	4,946	0,4296						
		Equidés brachyodontes	9	x	7,55 - 25,18	2,671	0,3683	0,1209	0,976	5,816	1,028	
			y	49,0 - 165,0	4,506	0,3785						
		Equidés hypsodontes	10	x	17,49 - 25,06	3,048	0,1356	0,0154	0,778	3,611	1,199	
	y	114,0 - 183,0	4,940	0,1626								
		Equidés (ensemble)	19	x	7,55 - 25,18	2,869	0,3268	0,1061	0,964	5,011	1,088	
			y	49,0 - 183,0	4,734	0,3556						
		Brontothères	11	x	18,91 - 74,13	3,721	0,4744	0,1779	0,983	12,03	0,885	
			y	144,5 - 556,0	5,780	0,4197						

Tabl. 7.— Relations allométriques pour divers paramètres chez *Palaeotherium* et les groupes taxonomiques de référence. Voir définition des paramètres au tableau 2.

Y	X		N	L - V	\bar{x}	s	cov	r	a	b	Fig
LIEN	SM1 ^{.5}	<i>Palaeotherium</i>	8	x 11,27 - 31,84 y 49,0 - 253,0	3,004 4,729	0,3014 0,4552	0,1076	0,897	1,214	1,510	31
		Equidés brachyodontes	7	x 7,55 - 25,18 y 20,5 - 83,0	2,713 3,871	0,4137 0,4798	0,1683	0,989	2,063	1,160	
		Equidés hypsodontes	6	x 17,49 - 25,06 y 63,5 - 170,0	3,032 4,601	0,1589 0,4329	0,0544	0,949	0,026	2,725	
LIMS	LBNC	<i>Palaeotherium</i>	9	x 55,0 - 183,5 y 60,5 - 206,0	4,621 4,652	0,4256 0,3775	0,1352	0,947	1,739	0,887	
		Equidés brachyodontes	10	x 48,0 - 126,0 y 49,0 - 138,0	4,341 4,392	0,3014 0,3281	0,0867	0,974	0,716	1,088	
		Equidés hypsodontes	11	x 96,0 - 161,0 y 131,0 - 273,0	4,803 5,196	0,1657 0,2359	0,0314	0,884	0,194	1,423	
		Equidés (ensemble)	21	x 48,0 - 161,0 y 49,0 - 273,0	4,583 4,813	0,3324 0,4957	0,1504	0,959	0,132	1,491	
LIMS	SM1 ^{.5}	<i>Palaeotherium</i>	14	x 11,27 - 31,84 y 60,5 - 206,0	2,970 4,670	0,3171 0,3018	0,0802	0,903	6,311	0,952	34a
		Equidés brachyodontes	9	x 7,55 - 25,18 y 49,0 - 138,0	2,671 4,385	0,3683 0,3472	0,1079	0,950	6,464	0,943	
		Equidés hypsodontes	10	x 17,49 - 25,06 y 131,0 - 273,0	3,048 5,186	0,1356 0,2462	0,0198	0,658	0,705	1,816	
		Equidés (ensemble)	19	x 7,55 - 25,18 y 49,0 - 273,0	2,869 4,807	0,3268 0,5029	0,1368	0,879	1,478	1,539	
		Brontothères	11	x 18,91 - 74,13 y 115,5 - 507,0	3,721 5,669	0,4744 0,4713	0,1996	0,982	7,188	0,993	
LIMS	LFT	<i>Palaeotherium</i>	10	x 64,0 - 230,0 y 60,5 - 206,0	4,946 4,689	0,4296 0,3537	0,1354	0,990	1,854	0,823	35
		Equidés brachyodontes	10	x 49,0 - 165,0 y 49,0 - 138,0	4,498 4,392	0,3576 0,3281	0,1013	0,959	1,303	0,917	
		Equidés hypsodontes	11	x 114,0 - 183,0 y 131,0 - 273,0	4,946 5,196	0,1557 0,2359	0,0304	0,910	0,101	1,514	
		Equidés (ensemble)	21	x 49,0 - 183,0 y 49,0 - 273,0	4,733 4,813	0,3496 0,4957	0,1540	0,933	0,150	1,418	
		Brontothères	16	x 144,5 - 556,0 y 115,5 - 507,0	5,773 5,661	0,3932 0,4657	0,1703	0,992	0,308	1,184	
LTMF	SM1 ^{.5}	<i>Palaeotherium</i>	8	x 11,27 - 31,84 y 97,5 - 353,0	3,054 5,352	0,3252 0,3549	0,0926	0,917	7,537	1,091	27a
		Equidés brachyodontes	7	x 7,55 - 25,18 y 84,5 - 260,0	2,713 5,110	0,4137 0,3890	0,1354	0,982	12,93	0,940	
		Equidés hypsodontes	6	x 17,49 - 25,06 y 230,0 - 413,5	3,032 5,673	0,1589 0,2502	0,0321	0,969	2,455	1,575	
		Equidés (ensemble)	13	x 7,55 - 25,18 y 84,5 - 413,5	2,860 5,370	0,3515 0,4325	0,1324	0,944	6,361	1,231	
LTMF	LBNC	<i>Palaeotherium</i>	5	x 58,0 - 183,5 y 97,5 - 353,0	4,741 5,322	0,4281 0,4649	0,1530	0,961	1,189	1,086	27b
		Equidés brachyodontes	8	x 48,0 - 126,0 y 84,5 - 260,0	4,367 5,103	0,3323 0,3607	0,1004	0,957	1,436	1,086	
		Equidés hypsodontes	6	x 96,0 - 161,0 y 230,0 - 413,5	4,780 5,673	0,2088 0,2502	0,0419	0,961	0,946	1,198	
		Equidés (ensemble)	14	x 48,0 - 161,0 y 84,5 - 413,5	4,544 5,347	0,3481 0,4243	0,1330	0,970	0,826	1,219	
MMM	AMM1	<i>Palaeotherium</i>	20	x 76,0 - 241,0 y 65,5 - 191,0	5,084 4,860	0,2928 0,2755	0,0711	0,927	1,079	0,941	36a
		Equidés brachyodontes	5	x 60,0 - 168,0 y 38,0 - 138,0	4,700 4,441	0,4312 0,5302	0,1797	0,982	0,262	1,230	
		Equidés hypsodontes	5	x 156,0 - 252,0 y 136,0 - 227,0	5,313 5,184	0,1715 0,1956	0,0254	0,947	0,416	1,141	

Tabl. 7 (suite).— Relations allométriques pour divers paramètres chez *Palaeotherium* et les groupes taxonomiques de référence. Voir définition des paramètres au tableau 2.

Y	X		N	L - V	\bar{X}	s	cov	r	a	b	Fig
MMM	AMM1 (suite)	Equidés (ensemble)	10	x 60,0 - 252,0 y 38,0 - 227,0	5,007 4,813	0,4475 0,5437	0,2166	0,989	0,281	1,214	
		Brontothères	19	x 154,5 - 542,0 y 95,5 - 394,0	5,905 5,491	0,2925 0,3498	0,0905	0,934	0,208	1,196	
MMM	MMT	<i>Palaeotherium</i>	20	x 28,5 - 97,0 y 65,5 - 191,0	4,106 4,860	0,2963 0,2755	0,0686	0,885	2,836	0,930	37
		Equidés brachyodontes	5	x 22,5 - 55,0 y 38,0 - 138,0	3,627 4,441	0,3591 0,5302	0,1514	0,994	0,400	1,477	
		Equidés hypsodontes	5	x 50,0 - 69,0 y 136,0 - 227,0	4,056 5,184	0,1188 0,1956	0,0157	0,845	0,224	1,647	
		Equidés (ensemble)	10	x 22,5 - 69,0 y 38,0 - 227,0	3,842 4,813	0,3387 0,5437	0,1634	0,986	0,258	1,605	
		Brontothères	20	x 58,0 - 201,0 y 95,5 - 400,0	4,819 5,456	0,2682 0,3751	0,0891	0,933	0,277	1,398	
MMT	AMM1	<i>Palaeotherium</i>	20	x 76,0 - 241,0 y 28,5 - 97,0	5,084 4,106	0,2928 0,2963	0,0788	0,956	0,354	1,012	36b
		Equidés brachyodontes	5	x 60,0 - 168,0 y 22,5 - 55,0	4,700 3,627	0,4312 0,3591	0,1221	0,986	0,751	0,833	
		Equidés hypsodontes	5	x 156,0 - 252,0 y 50,0 - 69,0	5,313 4,056	0,1715 0,1188	0,0149	0,913	1,457	0,693	
		Equidés (ensemble)	10	x 60,0 - 252,0 y 22,5 - 69,0	5,007 3,842	0,4475 0,3387	0,1343	0,984	1,053	0,757	
		Brontothères	19	x 154,5 - 542,0 y 58,0 - 201,0	5,905 4,840	0,2925 0,2585	0,0677	0,945	0,684	0,884	
PGM1	LBNC	<i>Palaeotherium</i>	8	x 55,0 - 183,5 y 75,5 - 258,0	4,593 4,832	0,4455 0,3963	0,1449	0,938	2,111	0,890	
		Equidés	21	x 48,0 - 161,0 y 52,5 - 257,0	4,583 4,919	0,3324 0,4425	0,1360	0,971	0,307	1,331	
PGM1	SM1 ^{.5}	<i>Palaeotherium</i>	12	x 11,27 - 31,84 y 75,5 - 258,0	2,925 4,843	0,3129 0,3223	0,0849	0,918	6,237	1,030	38
		Equidés	19	x 7,55 - 25,18 y 52,5 - 257,0	2,869 4,917	0,3268 0,4525	0,1300	0,928	2,568	1,384	
		Brontothères	6	x 26,48 - 74,13 y 233,5 - 493,0	3,722 5,771	0,4384 0,3377	0,1222	0,990	18,26	0,770	
SM1 ^{.5}	LBNC	Equoidea	34	x 48,0 - 183,5 y 7,55 - 31,84	4,505 2,801	0,3810 0,3676	0,1288	0,947	0,213	0,964	29a
SMST ^{.5}	LBNC	Equoidea	26	x 48,0 - 161,0 y 17,69 - 67,64	4,424 3,701	0,3596 0,3938	0,1314	0,964	0,319	1,095	29b
SOR ^{.5}	LBNC	<i>Palaeotherium</i>	8	x 55,0 - 183,5 y 19,70 - 39,37	4,674 3,328	0,4233 0,2385	0,0819	0,927	2,004	0,563	39a
		Equidés	21	x 48,0 - 161,0 y 20,30 - 58,82	4,583 3,684	0,3324 0,2447	0,0703	0,908	1,364	0,736	
SOR ^{.5}	SM1 ^{.5}	<i>Palaeotherium</i>	14	x 11,27 - 31,84 y 19,70 - 39,37	2,988 3,349	0,2948 0,1791	0,0436	0,890	4,636	0,608	39b
		Equidés	19	x 7,55 - 25,18 y 20,30 - 58,82	2,869 3,682	0,3268 0,2539	0,0683	0,868	4,273	0,777	
		Equoidea (ensemble)	44	x 7,55 - 31,84 y 19,70 - 58,82	2,821 3,494	0,3461 0,2680	0,0578	0,637	3,704	0,774	
		Brontothères	11	x 18,91 - 74,13 y 35,28 - 100,7	3,721 4,073	0,4744 0,3172	0,1290	0,943	4,877	0,669	

Tabl. 7 (suite).— Relations allométriques pour divers paramètres chez *Palaeotherium* et les groupes taxonomiques de référence. Voir définition des paramètres au tableau 2.

N: nombre de couples de données. L-V: limites de variations des données. \bar{X} (moyenne), s (écart-type) et cov (covariance) calculés d'après les valeurs logarithmiques de x_i et y_i et exprimés en valeurs logarithmiques. r: coefficient de corrélation, a: ordonnée 0 et b: pente de la droite d'allométrie (axe principal réduit).

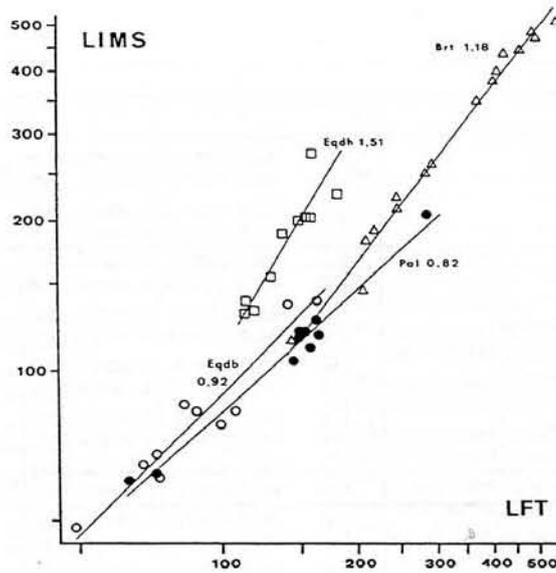


Fig. 35.— Allongement comparé des zones d'insertion des muscles masséter superficiel (LIMS) et temporal (LFT) chez les périssoactyles (voir légende fig. 27).

allométrie fortement positive ($b = 1,51$), les brachyodontes par une relation proche de l'isométrie ($0,92$). A noter que Radinsky n'a pas considéré directement la relation entre les deux muscles, mais si l'on fait le rapport des coefficients d'allométrie dont il fait état pour les deux variables, on obtient pour les équidés brachyodontes une valeur proche de celle que je viens d'indiquer, mais très légèrement supérieure à 1 ($b_{\text{MSL}} / b_{\text{TFL}} = 1,142 / 1,103 = 1,04$). Quant aux brontothères, ils se cantonnent dans une relation intermédiaire entre les 2 groupes d'équidés ($b = 1,18$). Les *Palaeotherium* enfin se singularisent par une allométrie négative assez nette: $b = 0,82$.

Ces observations montrent que le développement des zones d'insertion sur le crâne des muscles masseter et temporal, en fonction de l'accroissement de taille, se fait de façon originale chez *Palaeotherium*. La surface d'origine du masseter reste stable, tandis que celle du temporal augmente, ce qui se traduit au total par une tendance à la prédominance croissante du volume du temporal sur celui du masseter.

Ce processus est différent de ce qui se passe chez les équidés. Chez les brachyodontes, même en considérant des formes aberrantes comme *Hypohippus*, le développement des deux masses musculaires apparaît comme plus ou moins isométrique. Quant aux hypsodontes, il est bien connu qu'une prédominance de plus en plus forte du masséter les caractérise. Différente aussi l'évolution de ces muscles chez les brontothères, car la prépondérance du temporal chez les plus petits et les plus primitifs d'entre eux a tendance à s'atténuer avec l'accroissement de la stature.

Comparaison des bras de levier des muscles masséter et temporal

Les variables MMM et MMT mesurées sur la mandibule permettent de comparer les moments des 2 muscles. Mais pour apprécier l'évolution de leur puissance effective, il faut

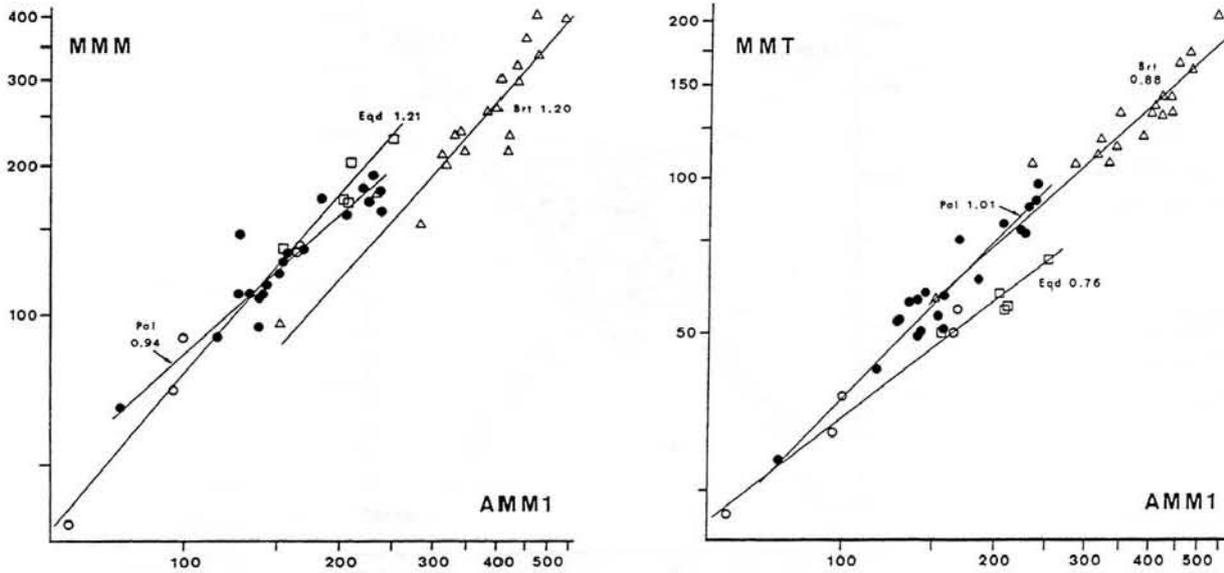


Fig. 36.— Valeur relative du moment du muscle masséter (MMM) ou du muscle temporal (MMT), en fonction du bras de résistance, représenté conventionnellement par la distance M_1 -condyle mandibulaire (AMM1), chez les périssodactyles (voir légende fig. 27).

aussi faire intervenir leur rapport au bras de résistance et à une référence de stature.

On observe ainsi que le moment du masséter (MMM) présente, relativement au bras de résistance, dont on a choisi comme référence sur la mandibule AMM1 (fig. 36a), une allométrie légèrement négative chez *Palaeotherium* $b = 0,94$, contrairement aux autres ensembles taxonomiques: ce bras de levier suit une pente de 1,22 chez les équidés; chez les brontothères, relativement plus faible, il progresse cependant avec une pente identique ($b = 1,20$).

L'évolution du moment du temporal MMT se fait en sens contraire: isométrie chez *Palaeotherium* ($b = 1,01$), allométrie négative chez les autres: 0,76 en ce qui concerne les équidés; chez les brontothères, relativement plus fort, il regresse néanmoins avec une pente presque aussi faible de 0,88 (fig. 36b).

Quant au rapport direct entre les moments des 2 muscles, représenté ici par la régression de MMM sur MMT (fig. 37), il suit par voie de conséquence une évolution tout à fait divergente: une allométrie légèrement négative de pente 0,93 chez *Palaeotherium*, une allométrie nettement positive dans les autres groupes: 1,40 pour les brontothères, 1,61 pour les équidés (soit 1,48 pour les équidés brachyodontes et 1,65 pour les hypsodontes). En reprenant les données de Radinsky (MAM/MAT), on trouve presque exactement les mêmes pentes d'allométrie (respectivement $1,387/0,959 = 1,45$ et $1,236/0,780 = 1,58$).

Il n'est pas possible d'évaluer directement l'efficacité relative des 2 muscles en fonction des variations de la stature générale car la plupart des mandibules de *Palaeotherium* (sur lesquelles on a mesuré les bras de levier) sont dissociées de leur crâne sur lequel serait prise cette référence. Il est intéressant toutefois de comparer au moins l'évolution du bras de résistance PGM1 (qui correspond sur le crâne au bras de résistance AMM1 de la mandibule).

PGM1 présente un coefficient d'allométrie de 0,89 par rapport à LBNC et de 1,03 par rapport à SM1⁵ chez *Palaeotherium* (fig. 38), donc une évolution en fonction de l'accroissement de taille proche

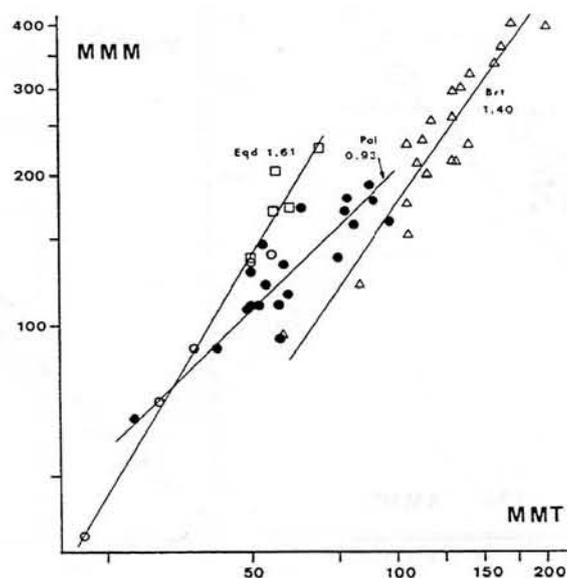


Fig. 37.— Valeurs comparées des moments des muscles masséter (MMM) et temporal (MMT) chez les périssodactyles (voir légende fig. 27).

de l'isométrie. Chez les équidés, l'allométrie est nettement positive (1,33 et 1,38 respectivement). Chez les brontothères, le bras de résistance est très allongé mais suit une allométrie nettement négative ($b = 0,77$ par rapport à SMI^{-5}).

De l'ensemble de ces données, il résulte finalement que les bras de levier des muscles masséter et temporal se développent à peu près isométriquement chez *Palaeotherium* en fonction de l'accroissement de la stature générale mais avec un certain avantage pour ce dernier muscle. Cette évolution est tout à fait différente de celle qu'on observe chez les équidés et chez les brontothères.

En ce qui concerne les équidés, le développement allométrique de ces paramètres se caractérise par 1) un allongement du bras de résistance lié aux contraintes imposées par l'acquisition de la denture hypsodonte, qui se traduisent notamment par un déplacement ventral du plan d'occlusion des dents (Radinsky). 2) Cet allongement, a priori défavorable au "rendement" des muscles de la mastication est surcompensé par un plus fort développement du muscle masséter (Radinsky: $b_{MAM} = 1,31$) dont témoigne la grande hauteur de la mandibule chez les plus grandes espèces, tandis que 3) le moment du temporal stagne ou même subit une légère perte d'efficacité (Radinsky: $b_{MAT} = 0,87$).

Chez les brontothères, au très fort accroissement de taille correspond une réduction du bras de résistance, favorable à l'amélioration de la puissance masticatoire, qui s'accompagne d'une légère progression relative du levier du masséter et d'une déperdition au niveau de celui du temporal.

Conclusion

On constate chez *Palaeotherium* sur le plan de la musculature masticatrice, l'existence de gradients allométriques très particuliers, tant en ce qui concerne la surface des

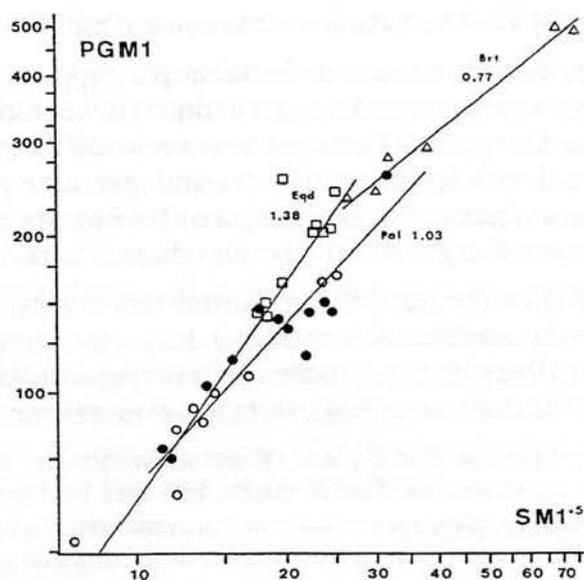


Fig. 38.— Allongement du bras de résistance du système masticatoire, représenté conventionnellement par la distance M^1 -apophyse post-glénoïde (PGM1), en fonction de la surface de la M^1 , représentative de la stature générale, chez les périssodactyles (voir légende fig. 27).

insertions musculaires que les proportions des bras de levier, qui les différencie des autres groupes taxonomiques pris comme termes de comparaison.

Chez les équidés, et, semble-t-il aussi, globalement chez les brontothères, se développe en fonction de l'accroissement de taille et au cours de la phylogénèse une augmentation de l'efficacité du masséter conduisant à une prédominance de plus en plus nette de ce muscle sur le muscle temporal. Cette modernisation pourrait cependant avoir été acquise selon 2 processus différents:

- Pour ce qui est des brontothères, il semblerait qu'en dépit de l'extrême diversification des phylums, se dégage dans l'ensemble une tendance à la réduction du bras de résistance et à l'accroissement du moment du masséter tandis que le temporal perdrait de son importance à la fois en volume et en efficacité.
- Pour ce qui est des équidés, il s'agit d'un fort développement du masséter (accroissement de volume et amélioration du bras de levier) malgré l'allongement défavorable du bras de résistance (du au déplacement antéro-ventral de la surface masticatoire), en même temps que le temporal perd de son efficacité essentiellement à cause de cet allongement du bras résistant.

Chez *Palaeotherium* au contraire, avec l'accroissement de taille du crâne, un rôle de plus en plus important est dévolu au temporal dans la fonction masticatoire, car le moment du masséter tend à décroître et la surface d'insertion du temporal à augmenter, alors que le bras résistant reste stable.

Cette évolution se traduit par un allongement de la fosse temporale qui déplace l'orbite vers l'avant, tandis qu'il n'y a jamais d'apparition de crête faciale. A la mandibule, la branche montante reste peu élevée et large antéro-postérieurement dans sa partie dorsale, sans

déplacement vers l'avant de l'échancrure faciale comme c'est le cas chez les équidés.

L'originalité des paléothères dans ce domaine par rapport à ceux-ci se manifeste encore en vue dorsale. Alors que les arcades zygomatiques des équidés restent sensiblement parallèles, on sait qu'elles divergent à l'arrière chez eux jusqu'à l'aplomb des articulations squamoso-mandibulaires. Leurs fosses temporales sont par suite plus vastes et propres à loger des muscles plus volumineux. Au contraire, chez les équidés, c'est la partie antérieure du zygoma qui est fortement élargie pour l'insertion du masséter.

Le gain de volume du temporal derrière l'orbite des uns est en outre comparable à l'accroissement des faisceaux antérieurs du masséter des autres, en ce sens que dans les deux cas, ce sont les groupes de fibres les plus proches de la perpendiculaire aux bras de levier, et donc les plus efficaces (Turnbull, *o.c.*: 304), dont le développement est privilégié.

Noter cependant à ce propos que si le zygoma s'écarte insensiblement du museau chez certains *Palaeotherium*, on trouve également sur d'autres crânes, bien qu'à un degré moindre que chez les équidés, un brusque décrochement de la racine antérieure du zygoma en vue dorso-ventrale. Franzen a cru pouvoir en faire un critère de détermination spécifique, caractéristique de certaines espèces (groupe B). Il me semble plutôt à porter au compte de la différenciation sexuelle: il y a de fortes variations intraspécifiques et ce décrochement brusque coïncidant en outre avec la présence de grosses canines correspond vraisemblablement à la musculature plus puissante des mâles (Remy, 1985). Une différenciation sexuelle similaire a été observée également chez *Hyracotherium* (Gingerich, 1981).

La prépondérance du temporal dans la musculature masticatrice, conjointement à une denture brachyodonte, constitue la situation archaïque des herbivores (Turnbull, *o.c.*). Les équidés se sont écartés de ce modèle primitif en accompagnant les progrès de l'hypsodontie par un développement croissant du masséter. La prépondérance du temporal sur le masséter chez *Palaeotherium* ne représente cependant pas seulement la persistance d'un caractère primitif dans la mesure où l'allométrie, reflétant d'une certaine manière la phylogénèse, consiste dans ce domaine en une transformation du rapport entre les deux muscles et en un développement progressif du premier. Il s'agit donc plutôt d'une modernisation particulière de la musculature masticatrice.

Pour en comprendre la signification fonctionnelle, il faut se reporter à la dynamique de l'occlusion dentaire. Butler (1952a) a montré, d'après la configuration des facettes d'abrasion sur les dents peu usées, que le 1er temps de l'occlusion (glissement du protoconide et de l'hypoconide des dents inférieures contre le paracône et le métacône des supérieures) était le plus important chez *Palaeotherium* (temps oral). A cause de la hauteur de l'ectolophe, et donc de l'obliquité des faces triturantes des dents jugales supérieures, cette phase comporte une composante verticale prédominante. La composante latérale qui intervient ensuite dans le mouvement tournant de la mandibule (Butler) est moins efficace et moins active (Franzen, 1983). Ce type de mastication évoque celui des brontothères qualifié par Osborn (1929) de "chopping and crushing". J'ajoute que l'aiguisage de l'ectolophe, dans la phase première de cisaillement, est favorisé chez *Palaeotherium* par la très faible épaisseur du revêtement d'émail de sa face linguale (parfois moins de 200 μm , à peine le quart de l'épaisseur de l'émail labial) (Remy, 1976).

Il semble en outre que la pression finale des dents jugales inférieures contre la partie interne des supérieures tende à faire subir à ces dernières un mouvement de rotation autour d'un axe sagittal situé au-dessus des cuspidés internes, qui a pour effet de provoquer une migration de leur ectolophe en direction ventrale (Franzen, 1983) et par suite, de maintenir

une certaine obliquité des faces triturantes au fur et à mesure des progrès de l'abrasion.

Le développement du type particulier de musculature masticatrice qui caractérise les *Palaeotherium* s'accorde parfaitement avec cette cinétique de l'occlusion dentaire. En effet, de par leur orientation différente dans le plan frontal par rapport à l'axe-charnière de l'articulation squamoso-mandibulaire, les différents muscles adducteurs de la mandibule n'offrent pas les mêmes possibilités fonctionnelles. Le temporal est le plus apte (avec peut-être le ptérygoïdien interne) à assurer les mouvements de fermeture francs que requiert la semi-hypsodontie dissymétrique de la dentition jugale des paléothères.

Au contraire, chez les équidés, à partir de *Mesohippus*, les mouvements latéraux de broyage tiennent la plus large place (Butler, *o.c.*). Les tables d'usure planes, réalisées rapidement dans la phylogénèse et dans l'ontogénèse, sont utilisées à la manière de meules, ce qui explique la mise en oeuvre prépondérante du masséter qui se prête mieux que le temporal à des mouvements latéraux de la mandibule.

La croissance du muscle temporal constitue finalement un des aspects de la stratégie suivie par les *Palaeotherium* au cours de l'évolution pour améliorer le rendement de l'appareil manducateur, parallèlement à l'accroissement de la stature générale et en réponse aux sollicitations de l'environnement (cf. infra). Faut-il rappeler qu'ils ont en outre acquis en même temps, au cours de l'Eocène, avec quelques progrès dans leur semi-hypsodontie, une molarisation assez poussée des prémolaires et une amélioration de la résistance mécanique des tissus durs de la dent, grâce au développement de bandes de Schreger particulièrement structurées dans toute l'épaisseur de l'émail et à l'accroissement de la surface des zones hypercalcifiées de dentine péricanaliculaire (Remy, 1972, 1976).

Ces facteurs de modernisation, développés précocement, expliquent peut-être en partie le succès du genre *Palaeotherium* dans un premier temps à l'Eocène supérieur, alors même que certains d'entre eux pourraient avoir aussi une part de responsabilité dans l'extinction ultérieure rapide de ces animaux (cf. infra).

ORGANES DES SENS ET VIE DE RELATION

Données osseuses concernant les organes des sens

Orbite et foramen optique

L'orbite est largement confluyente avec la fosse temporale chez les périssodactyles et le plus souvent mal délimitée à l'arrière, sauf chez les équidés post-éocènes. C'est la pointe de l'apophyse post-orbitaire que j'ai considérée comme représentant cette limite.

Y	X		N	L - V	\bar{x}	s	cov	r	a	b
LBNC	LNC	Palaeothériidés	12	x 59,0 - 152,0 y 51,5 - 183,5	4,405 4,348	0,3057 0,4244	0,1171	0,985	0,187	1,367

Tabl. 8.— Régression de LBNC (longueur basale du neuro-crâne) sur LNC (longueur de la boîte crânienne) chez les Palaeotheriidae (moindres carrés). Voir légende des abréviations au tabl. 7.

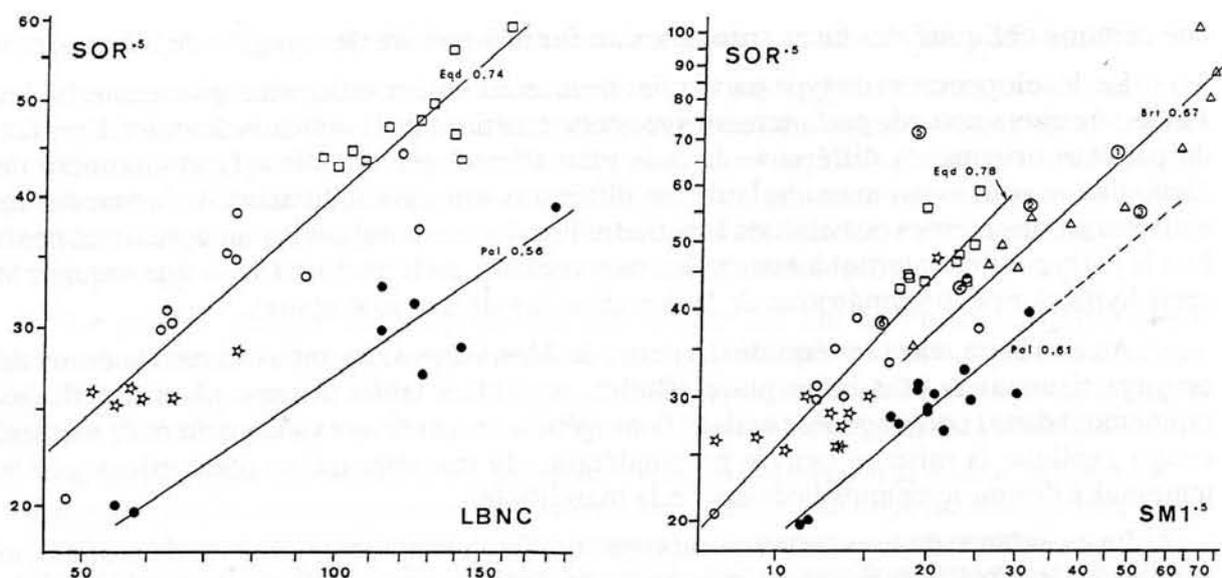


Fig. 39.— Surface relative de l'orbite (SOR^{-5}) en fonction de la stature générale, représentée par la longueur du neurocrâne (LBNC) ou par la surface de la M^1 ($SM1^{-5}$), chez les périssodactyles (voir légende fig. 27).

Avec la réserve de cette imprécision qui explique peut-être des coefficients de corrélation plus faibles que pour les autres paramètres, les variations de la surface orbitaire (exprimée en données unidimensionnelles: SOR^{-5}) ont été étudiées en fonction des 2 références de stature habituelles (fig. 39a et 39b).

Chez les équidés, les coefficients d'allométrie sont respectivement de 0,74 (/LBNC) et de 0,78 (/SM1⁻⁵). Les paléothériidés autres que *Palaeotherium* ne s'écartent pas sensiblement du nuage de répartition des équidés.

Les orbites des brontothères sont plutôt plus petites et leur pente d'allométrie un peu plus faible ($b = 0,67$ par rapport à SM1⁻⁵). On trouve des dimensions similaires chez les quelques rhinocérotoïdés mesurés. Le tapir au contraire possède une orbite plus grande que celle des équidés.

Quant aux *Palaeotherium*, ils se distinguent à la fois par leur regroupement en-dessous de tous les autres périssodactyles sur les graphiques et par des coefficients d'allométrie plus faibles ($b = 0,56$ et 0,61). Seuls *Hypohippus* chez les équidés et *Metamynodon* chez les rhinocérotoïdés ont une orbite d'aussi faible superficie osseuse.

En reprenant toutes les données concernant l'ensemble des Equoidea, on obtient un coefficient d'allométrie moyen par rapport à SM1⁻⁵ de 0,77. La différence entre les transformées adimensionnelles w concernant les équidés ($\bar{x} = 1,17$) et les *Palaeotherium* ($\bar{x} = 0,77$), calculées à partir de cette pente, est hautement significative ($p < 0,001$) (tabl. 7 et 9).

Les coefficients d'allométrie de la surface orbitaire chez les équidés dont je fais état ici, sont voisins de ceux que Radinsky obtenait ($b_{ORBA} = 0,845$), et supérieurs à la pente 2/3 qui correspond à la relation allométrique normale pour les organes des sens, en l'absence de modifications comportementales. Les coefficients des paléothères au contraire semblent se situer en-dessous de cette valeur-limite.

L'orbite des *Palaeotherium* est donc non seulement plus petite que celle des équidés

	Y	HFIO	HTMX	LABZ	LFPO	LTMF	SM1 ^{.5}	SOR	
	X	SM1 ^{.5}	SM1 ^{.5}	LBCT	SM1 ^{.5}	LBNC	LBNC	SM1	
<u>Palaeotherium</u>									
	N°				(1)				
<i>P. castrense robiacense</i>	2		0,73						
-	5	1,09							
<i>P. crassum crassum</i>	1		0,89	0,95					
-	2		0,92		0,87				
<i>P. crassum renevieri</i>	1	0,77	0,79						
<i>P. curtum curtum</i>	1	1,09		1,02	1,07	0,80	0,79	0,76	
-	2	0,77	1,03					0,77	
<i>P. curtum frohnstettense</i>	1	1,14	1,45					0,79	
<i>P. curtum villerealense</i>	1	1,08	1,24		1,03			0,84	
-	2	1,06	1,21						
<i>P. duvali duvali</i>	2				(0,54)				
<i>P. lautricense</i>	1	0,87	0,93	0,98	(0,39)	1,00	1,05	0,82	
-	2	0,94	0,94		(0,48)		1,15	0,80	
<i>P. magnum girondicum</i>	1	0,71	0,74		0,87			0,59	
<i>P. magnum magnum</i>	2			0,93	1,05	1,03	0,98	0,73	\bar{X}
<i>P. medium euzetense</i>	1	1,40		0,96				0,81	0,77
-	2				1,07			0,84	
-	3	1,01							
<i>P. medium medium</i>	2		1,29						
-	5		0,82	0,93	1,05		0,86	0,86	
<i>P. medium perrealense</i>	1	1,00	0,87						
<i>P. muehlbergi muehlbergi</i>	3		1,19		1,02		0,94	0,67	
<i>P. muehlbergi thaleri</i>	1	0,92	0,94	1,18	1,03	1,12	1,19	0,67	
-	2		1,09	1,08	0,97	1,07	1,16	0,76	
<i>P. siderolithicum</i>	1	1,24	1,31	0,99			1,13		
-	4	0,98							
-	5	1,01							
-	6	1,17							
<u>Autres Palaeotheriidae</u>									
<i>Plagiolophus annectens</i>	1							0,97	
-	3							0,99	
-	4						0,92	1,06	
<i>Plagiolophus javali</i>	1							1,22	
<i>Plagiolophus minor</i>	1							1,23	
<i>Paraplagiolophus codiciensis</i>	1							0,98	
<i>Leptolophus nouleti</i>	1						1,22	0,93	
<i>Pachynolophus livinierensis</i>	1						0,80	1,45	
<i>Pachynolophus lavocati</i>	1						0,87	1,27	
<i>Propalaeotherium isselanum</i>	1						1,14	0,92	
<i>Anchilophus depereti</i>	1						1,03	1,10	
<u>Equidae</u>									
<i>Hyracotherium vulpiceps</i>	1						0,85	1,15	
<i>Mesohippus bairdii</i>	1						1,05	1,17	
<i>Mesohippus sp.</i>	1						1,03	1,22	
<i>Miohippus equiceps</i>	1						1,03	1,33	
<i>Miohippus meteulophus</i>	1						1,15	1,08	
<i>Miohippus quartus</i>	1						0,93	1,29	
<i>Miohippus validus</i>	1						1,01	1,02	
<i>Parahippus nebrascensis</i>	1						1,10	1,03	
<i>Hypohippus osborni</i>	1						1,11	0,83	
<i>Merychippus republicanus</i>	1						1,05	1,25	
<i>Merychippus sejunctus</i>	1						0,97	1,27	
<i>Merychippus sphenodus</i>	1						1,01	1,18	
<i>Pliohippus leidyianus</i>	1						1,01	1,14	
<i>Pliohippus pernix</i>	1						1,09	1,13	
<i>Cormohipparion antelopinum</i>	1						0,94	1,01	
<i>Cormohipparion occidentale</i>	2						1,05	1,12	
<i>Cormohipparion sp.</i>	1						0,96	1,26	
<i>Equus insulatus</i>	1						0,80	1,50	
<i>Equus caballus</i>	1						0,87	1,31	

(1) w calculés d'après l'axe principal réduit des *Palaeotherium*, à l'exclusion de *lautricense* et *duvali*. La situation de ces 2 derniers taxons relativement à cet axe est indiqué entre parenthèses.

Tabl. 9.— Transformées a-dimensionnelles w (voir texte) pour quelques-unes des relations d'allométrie du tableau 7.

et plus généralement que celle de presque tous les périssodactyles considérés, mais elle se réduit encore en fonction de l'accroissement de taille.

On a relevé en outre le diamètre relativement faible de leur foramen optique, particulièrement de celui de *P. girondicum* (2 mm), plus étroit que chez *P. curtum* ou *muehlbergi*, et 2 fois plus étroit que chez le cheval pour un animal de taille voisine.

Annexes osseuses de l'audition

Sur presque tous les crânes où cette région est préservée, le pétreux, inséré obliquement, est retrouvé à nu, non recouvert par des annexes tympaniques ossifiées. On en a retrouvé cependant sur 3 crânes rapportés à 2 taxons (*P. crassum crassum* et *P. muehlbergi thaleri*). Leur absence sur les autres doit être interprétée avec prudence car elles manquent aussi sur le crâne de *P. crassum crassum* 6632 (juvénile, il est vrai) ainsi que sur UM 1756 que je pense pouvoir rapporter à *P. muehlbergi muehlbergi* (donc proche taxonomiquement de *thaleri*). Peut-être tous les *Palaeotherium* ont-ils possédé de telles structures qui, seulement rattachées au crâne par la base du tympano-hyal qu'elles encerclent, ont pu se trouver facilement dispersées post mortem. Là où on les a observées, en effet, il ne s'agit que de formations de petite taille, simples supports, semble-t-il, pour le tympan et la trompe d'Eustache, non vacuolisées et n'ayant certainement joué aucun rôle en tant que caisses de résonance.

D'autre part, sur aucun crâne il ne semble y avoir eu de recessus épitympanique développé aux dépens du périotique. La cavité qui échancre, parfois assez profondément, la base de l'apophyse post-glénoïde (cavité que j'ai qualifiée de recessus sus-méatique en raison de sa situation), pourrait éventuellement correspondre à une ébauche de caisse de résonance, mais elle est creusée entièrement dans le squamosal, très latéralement par rapport à la limite squamoso-périotique, à proximité de laquelle s'insère habituellement la membrane tympanique, ce qui jette quelque doute sur son véritable rôle fonctionnel.

Moulages endocrâniens

Les moulages endocrâniens connus étant tous écrasés, on ne possède pas d'observations concernant le développement relatif ni la structure du rhinencéphale des *Palaeotherium*. On a vu par contre que le neopallium présentait une gyrencéphalie avancée avec des circonvolutions sinueuses, un peu ramifiées, "entérioriformes", une région frontale bien développée comme chez *Plagiolophus* (Remy, 1978) et au contraire, un secteur occipital relativement étroit.

Commentaires

La petitesse de l'orbite (encore que les dimensions orbitaires ne reflètent pas nécessairement de façon absolue celles du globe oculaire), la faible section du foramen (et donc du nerf) optique et le rétrécissement du secteur occipital du neocortex suggèrent que la vision ne devait jouer qu'un rôle plutôt secondaire dans la vie de relation des paléothères et d'autant plus modeste qu'il s'agissait de plus grandes espèces.

D'autre part, l'absence de bulles tympaniques et de recessus épitympaniques bien caractérisés indique un niveau de structure relativement archaïque des annexes auditives.

Il est donc probable que c'était l'olfaction qui jouait un rôle primordial dans les relations avec l'environnement, que ce soient par exemple les relations sociales interindividuelles ou les fonctions de vigilance à l'égard des prédateurs.

Rappelons que chez *Plagiolophus*, le rhinencéphale est volumineux et présente des reliefs accentués avec un début de plissement, indices d'une modernisation du paleocortex et des noyaux relais sous-jacents, qu'on peut mettre en rapport avec un développement privilégié des fonctions olfactives, à la manière des tapirs et des rhinocéros (Remy, 1978).

On sait par ailleurs que si le système locomoteur des *Palaeotherium* est qualifié par Osborn (1929) de subgraviportal à subcursorial, selon les espèces, le fait que les métacarpiens aient toujours été plus longs que les métatarsiens (Stehlin, 1938; Franzen, 1968) indique un moindre allongement des membres postérieurs et par suite une démarche plutôt lourde et une absence de disposition pour la course, contrairement aux équidés.

Ces observations concordantes dénotent une adaptation des paléothères à des milieux assez fermés, protecteurs, une préférence peut-être pour la vie dans des sous-bois, dont les feuillages pouvaient au surplus leur fournir une part non négligeable de l'alimentation. Le port relativement élevé de la tête, dont témoignent la puissance de la crête nuchale, la situation postérieure du sommet crânien avec par ailleurs une colonne cervicale moins souple que celle des équidés (Remy, 1985) les adaptait peu, en effet, à s'approvisionner près du sol.

La voie évolutive ainsi engagée pourrait rendre compte de l'extinction rapide de ces animaux, dès avant la Grande Coupure pour la plupart des lignées, peu de temps après leur épanouissement maximal apparent.

Si la chronologie précise des événements climatiques de l'Eocène supérieur reste sujette à discussion, il ne fait pas de doute qu'il y a eu, à côté d'une baisse généralisée de la température de l'eau des mers, une aridification progressive de l'environnement en Europe occidentale, perceptible aussi bien au niveau de la couverture végétale que de la composition des faunes (voir état de la question *in* Legendre, 1986).

Sur le plan de la mastication, alors que la modernisation précoce de leurs structures dentaires avait pu contribuer précédemment à leur succès adaptatif, les *Palaeotherium* ont pu souffrir de la raréfaction des feuillages tendres, par suite de la persistance d'une semi-hypsodontie très dissymétrique qui, avec leur musculature particulière, les rendaient peu aptes aux mouvements horizontaux de broyage que requiert la mastication de végétaux plus abrasifs.

Avec la généralisation de milieux plus ouverts, en outre, desservis par une vision médiocre et incapables de fuite rapide, ils ont pu devenir des proies faciles pour les prédateurs.

C'est peut-être dans cette direction qu'il faudrait chercher aussi la cause de la persistance momentanée, jusque dans la zone de Soumailles (MP 21), de la lignée la plus svelte, celle de *P. medium* (encore que l'accroissement de taille de *P. m. suevicum* ait sans doute correspondu à un certain alourdissement), ce qui a permis à ces derniers paléothères de côtoyer les premiers immigrants oligocènes.

INCIDENCES DE LA MORPHOLOGIE CRÂNIENNE SUR LA
SYSTEMATIQUE INTRA-GENERIQUE:
SUBDIVISION DU GENRE *PALAEOTHERIUM*

Le présent travail n'avait pas pour objet principal de discuter de la phylogénèse du genre *Palaeotherium*; quelques annotations sur ce sujet ont seulement été faites au cours des descriptions. Néanmoins, le fait que *lautricense* et *duvali* ne partagent pas avec les autres espèces les caractères crâniens qui font l'originalité du genre *Palaeotherium*, comparativement aux équidés et même aux autres paléothériidés, me semble justifier dès maintenant une subdivision du genre que je propose de définir comme suit.

Genre *PALAEOTHERIUM* CUVIER, 1804

Diagnose: voir Franzen, 1968: 14. Ajouter: Orbite petite et peu profonde; foramen optique non recouvert par la crête ptérygoïdienne et séparé des autres orifices crâniens du fond de la fosse orbito-temporale; apophyse zygomatique du squamosal très allongée et atteignant le maxillaire à l'angle postéro-externe de l'orbite; présence d'une anastomose sous-sphénoïdale entre les canaux alaires; grand développement de la musculature temporale.

Sous-genre *PALAEOTHERIUM* CUVIER, 1804

Espèce-type: *Palaeotherium magnum* CUVIER, 1804.

Espèces incluses: *P. medium* CUVIER, 1804, *P. crassum* CUVIER, 1805, *P. curtum* CUVIER, 1812, *P. castrense* NOULET, 1863, *P. siderolithicum* (PICTET & HUMBERT, 1869), *P. muehlbergi* STEHLIN, 1904.

Diagnose: Sous-genre le plus spécialisé de *Palaeotherium* caractérisé par: orbite généralement déplacée en avant de la mi-longueur du crâne; foramens optiques nettement séparés par une paroi osseuse épaisse; présence de deux canaux optiques distincts sur tout leur trajet osseux; constriction antérieure de la boîte crânienne déportée très en arrière des apophyses postorbitaires, à proximité de la suture fronto-pariétale.

Sous-genre *FRANZENITHERIUM* nov.

Etymologie: dédié au Dr Jens L. Franzen, réviseur du genre *Palaeotherium*.

Espèce-type: *Palaeotherium lautricense* STEHLIN, 1904.

Espèce incluse: *P. duvali* POMEL, 1853.

Diagnose: *Palaeotherium* présentant des caractères crâniens généralisés: orbite centrée à mi-longueur de la tête, constriction antérieure de la boîte crânienne située à proximité des apophyses post-orbitaires, foramens optiques confluent et traversant le crâne de part en part, canal optique impair et médian.

Commentaires: ces caractères ne sont pas observables sur le spécimen-type de *P.*

lautricense MTO 130 (lectotype *in* Franzen) qui ne comprend que les maxillaires. Mais l'appartenance du crâne MTO 179 au même taxon ne fait aucun doute: déjà admise par Stehlin, elle s'est trouvée confirmée après dégagement complet par la similitude morphologique et dimensionnelle de la dentition.

La morphologie dentaire typiquement paléothérienne des 2 espèces ne rend pas souhaitable pour des raisons pratiques la création d'un nouveau genre; c'est pourquoi je n'ai envisagé qu'une subdivision intra-générique.

Le fait que les 2 plus petites espèces de *Palaeotherium* soient seules rapportées au nouveau sous-genre pourrait laisser supposer que cette différenciation est d'origine purement allométrique. Mais l'observation de l'allongement de la partie arrière du massif facial semble montrer que ce n'est pas le cas et qu'il y a bien eu une réorganisation du crâne chez les autres espèces.

On pourrait objecter aussi que la diagnose ci-dessus étant fondée seulement sur des caractères apparemment plésiomorphes, il ne s'agirait que d'un sous-genre graduel. Mais la validité du nouveau taxon est justifiée par l'existence d'apomorphies qui ne peuvent toutefois pas être utilisées dans la diagnose car elles sont reprises par d'autres lignées de *Palaeotherium*.

Ainsi, comparativement au représentant le plus archaïque du sous-genre nominal (*P. castrense*), *lautricense* et *duvali* sont-ils dotés: de prémolaires plus molarisées, avec reliefs plus accentués des ectolophes et développement d'un mésostyle sur P²; d'une échancrure nasale plus creuse avec participation du maxillaire au rebord de cette ouverture...

La ségrégation des espèces *lautricense* et *siderolithicum* dans 2 sous-genres différents pose problème à cause des ressemblances de leurs dentitions qui semblent impliquer d'étroites relations phylétiques.

On admet que les 2 taxons se différencient en premier lieu par un écart de taille de 20 à 30%, mais le matériel de Lautrec montre un gradient de taille quasiment continu depuis les dimensions typiques de *lautricense* jusqu'à celles qui caractérisent *siderolithicum*.

Sur le plan morphologique dentaire, Franzen ne signalait que des différences assez mineures, qu'une meilleure connaissance de la variabilité individuelle atténuerait peut-être encore et qui pourraient être liées en partie au décalage chronologique entre les populations les plus représentatives que l'on compare: chez *lautricense* les prémolaires sont un peu moins molarisées (gradation de taille généralement plus accentuée de P² à P⁴, P² habituellement plus triangulaire) et les supérieures un peu moins allongées transversalement; M³ plus large à l'arrière, les protocônes particulièrement arrondis, les cingulums en général plus continus, les cingulums externes des molaires supérieures non interrompus par le mésostyle.

Pour ce qui est des caractères crâniens, Franzen citait, à propos de *lautricense* le zygoma un peu plus large (c'est discutable, cf. supra) et le diastème post-canin particulièrement court. On pourrait ajouter accessoirement l'échancrure nasale plutôt plus profonde, le canal infra-orbitaire proportionnellement moins éloigné du rebord alvéolaire, le condyle du squamosal relativement plus court. Ce ne sont là aussi que des différences mineures. Quant à la présence d'une crête faciale, je l'ai réfutée catégoriquement (p. 173):

pas plus que les autres *Palaeotherium, lautricense* ne possède de crête faciale.

Par contre, les observations nouvelles ont mis en évidence d'autres caractères différentiels plus conséquents ; chez *siderolithicum*:

- les foramens optiques ne sont pas confluent et il y a deux canaux optiques indépendants,
- M^3 est plus éloignée (en projection sur le plan sagittal) du foramen optique et du crochet ptérygoïdien que chez *lautricense*. Cet éloignement indique un plus grand développement de l'arrière du massif facial et selon toute probabilité — bien qu'on ne l'ait pas observé directement — une nette séparation entre le plan des apophyses post-orbitaires et la constriction antérieure de la boîte crânienne.

Il est vrai qu'on ne peut préciser pour le moment la part qui revient au décalage chronologique dans cette différenciation (fig. 1): on ignore si les deux types crâniens coexistent à Lautrec chez les petits paléothères et si c'est vraiment au même taxon que doivent être rapportés les plus grands spécimens de ce gisement et les crânes ludiens (voir p. 146).

Toutefois, même si l'on ne peut pas préciser à quel niveau doivent se situer les relations phylétiques de ces 2 taxons, il n'en reste pas moins que les différences qui fondent les 2 sous-genres se retrouvent bien ici; jusqu'à plus ample informé, leurs ressemblances doivent donc être considérées plutôt comme des convergences.

Incertae sedis

Plusieurs espèces, dont le crâne est encore inconnu, ne trouvent pas place actuellement dans cette classification. C'est le cas de *P. eocaenum* GERVAIS, 1875, *P. ruetimeyeri* STEHLIN, 1904, *P. pomeli* FRANZEN, 1968 et *P. crusafonti* CASANOVAS, 1975.

P. crusafonti est voisin de *siderolithicum* et de *medium*, sans doute appartient-il au sous-genre nominal; peut-être aussi *ruetimeyeri* qu'on rapproche de *curtum-muehlbergi*. Si *eocaenum* est bien l'ancêtre de *lautricense*, il serait vraisemblablement à rapporter au contraire à *Franzenitherium*. Quant à *pomeli*, on n'a pour le moment aucun élément d'appréciation.

APPROCHE CLADISTIQUE DE LA PHYLOGENIE DU GENRE PALAEOTHERIUM

En conclusion, pour rendre plus explicites les implications phylogéniques de la subdivision du genre *Palaeotherium*, j'ai réalisé un cladogramme (fig. 40) où ne sont représentées évidemment que les espèces qui ont pu être définies subgénériquement.

Il faut rappeler encore une fois à ce propos que, par suite de l'insuffisance de la documentation paléontologique, rares sont les caractères observables en même temps chez toutes les espèces; de plus, les tendances évolutives ne s'étant pas toujours réalisées dans le même ordre selon les lignées, il en est résulté une évolution en mosaïque ayant conduit nécessairement à des convergences. On arrive ainsi à construire des cladogrammes assez différents, tous également valables a priori. Celui que je propose intègre les relations phylétiques qui ont pu être établies et privilégie — tout en restant me semble-t-il une

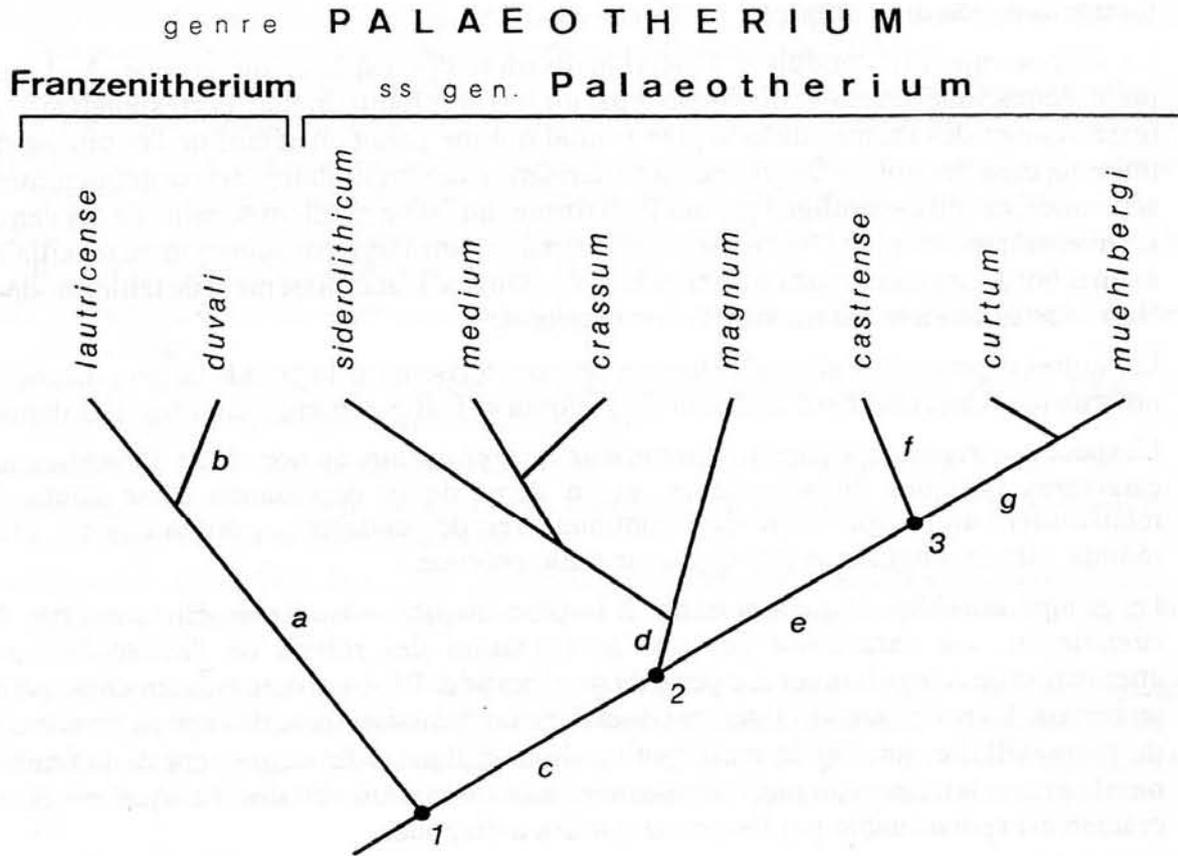


Fig. 40.— Cladogramme du genre *Palaeotherium* (voir le texte).

hypothèse des plus "économiques"— les caractères qui me sont apparus comme fondamentaux.

Explication des principales dichotomies

- a Le rameau *Franzenitherium*, à la base duquel se situait probablement l'espèce *eocaenum*, réunit deux formes restées petites, et ayant conservé la structure cranio-faciale primitive. Par rapport au *Palaeotherium* originel (1), ce groupe se distingue par un progrès dans la molarisation des prémolaires (avec notamment l'individualisation d'un métacône sur les P²) et un début de creusement de l'ouverture nasale, dont le maxillaire participe au pourtour.
- b La modernisation de *duvali* se traduit par un allongement transverse des dents jugales supérieures, une accentuation des reliefs de leur ectolophe, une atténuation des cingulums et un brusque rétrécissement du zygoma à sa racine antérieure.
- c Le passage au sous-genre *Palaeotherium*, qui constitue le groupe-frère de *Franzenitherium*, est marqué principalement par le développement de la région faciale post-orbitaire, attesté par le recul de la constriction post-orbitaire et la séparation des

foramens et canaux optiques.

- d La dichotomie (2) conduit à l'individualisation des espèces du groupe A. Leurs prémolaires supérieures se distinguent par un fort surplomb lingual, correspondant à un resserrement des racines dans le plan frontal qui me paraît corrélatif de l'étroitesse du museau, caractéristique du groupe; la molarisation des prémolaires est particulièrement accentuée, ce qui est souligné par des PMI forts et un faible gradient de taille de ces dents. L'ouverture nasale tend à se creuser fortement avec une large participation du maxillaire à son rebord. Les métapodes sont en principe allongés. L'accroissement de taille, modéré chez *siderolithicum*, est maximal chez *magnum*.
- e Les autres espèces de *Palaeotherium* s.s. se caractérisent par la grande largeur du crâne, un brusque rétrécissement antérieur du zygoma et l'allongement transverse des dents.
- f L'espèce *castrense* se sépare du groupe *muehlbergi-curtum* au noeud (3). Possédant les caractères typiques du sous-genre, et en dépit de la persistance d'une dentition relativement archaïque et en série continue avec des diastèmes post-canins des plus réduits, elle se singularise par sa grande taille précoce.
- g Le groupe *muehlbergi-curtum* enfin, à la base duquel devrait peut-être s'inscrire *P. ruetimeyeri*, est caractérisé par une accentuation des reliefs de l'ectolophe, une atténuation des cingulum et une perte du surplomb des P/. Au niveau crânien s'observent un certain degré de raccourcissement de la face, un épaississement de l'apophyse dorsale du prémaxillaire, une faible participation du maxillaire à l'encadrement de la fenêtre nasale et une tendance au raccourcissement du canal infra-orbitaire. Le squelette post-crânien est remarquable par l'aspect trapu des métapodes.

BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, O., 1924.— Die Rekonstruktion von *Palaeotherium magnum* CUVIER. *Paläontol. Z.*, Berlin, 6: 14-24, 2 fig., 1 pl.
- BLAINVILLE, H. de, 1839-1864.— Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles. Baillière éd., Paris.
- BRUNET, M., 1974.— Le premier crâne attribué au genre *Entelodon* (Artiodactyla) appartient en réalité au genre *Palaeotherium* (Perissodactyla). *Ann. Paléontol. (Vert.)*, Paris, 60, 2: 235-242, 4 fig.
- BRUNET, M. & GUTH, C., 1968.— Découverte d'un gisement de Vertébrés dans le Calcaire de Castillon à Saint-Capraise d'Eymet (Dordogne). *C. R. Acad. Sci., Paris, (D)*, 266: 2059-2060.
- BRUNET, M. & JEHENNE, Y., 1989.— Révision des genres *Plagiolophus* POMEL, 1847 et *Paloplotherium* OWEN, 1848, Mammalia, Palaeotheriidae du Paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. *Ann. Paléontol. (Vert.-Invert.)*, Paris, 75, 1: 23-52, 13 fig.
- BUTLER, P.M., 1952a.— The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion. *Proc. zool. Soc. London*, 121 (4): 777-817, 16 fig.
- BUTLER, P.M., 1952b.— Molarization of the premolars in the Perissodactyla. *Proc. zool. Soc. London*, 121 (4): 819-843, 93 fig.
- CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. & SANTAFE-LLOPIS, J., 1987.— *Cantabrotherium truyolsi* n. gen. n. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. *Münchner geowiss. Abh.*, Munich, (A), 10: 243-252, 3 fig., 1 pl.

- CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. & SANTAFE-LLOPIS, J., à paraître.— Dos nuevos Paleoteridos (Mammalia, Perissodactyla) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo).
- CROCHET, J.-Y., REMY, J.A. & SUDRE, J., 1983.— Données nouvelles sur la faune mammalienne de Fons 6 (Fons outre Gardon, Gard) datée de l'Eocène supérieur. *Géol. médit.*, Marseille, 10 (1): 49-62, 2 pl.
- CUVIER, G., 1835.— Recherches sur les ossemens fossiles où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. D'Ocagne éd., Paris, 4ème éd.
- DEPÉRET, C., 1917.— Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Ann. Univ. Lyon*, n. sér., I, Sci. Méd., 40: 228 p., 2 fig., 2 + 25 pl.
- DECHASEAUX, C., 1962.— Cerveaux d'animaux disparus. Essai de paléoneurologie. Masson éd., Paris: 151 p., 78 fig.
- DIETRICH, W.O., 1936.— Die Huftiere aus dem Obereozän von Mähringen auf der Ulmer Alb. *Palaeontographica*, Stuttgart, (A), 83: 163-209, 4 pl.
- EDINGER, T., 1929.— Die fossilen Gehirne. *Ergeb. Anat. Entw.-Gesch.*, Berlin, 28: 1-249.
- EDINGER, T., 1950.— Frontal sinus evolution (particularly in the Equidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Cambridge, 103 (8): 411-496, 7 fig., 9 pl.
- EISENMANN, V. & DE GIULI, C., 1974.— Caractères distinctifs entre vrais zèbres (*Equus zebra*) et zèbres de Chapman (*Equus burchelli antiquorum*) d'après l'étude de 60 têtes osseuses. *Mammalia*, 38 (3): 509-543, 7 fig.
- EISENMANN, V., SONDAAR, P., ALBERDI, M.-T. & DE GIULI, C., 1987.— Is horse phylogeny becoming a playfield in the game of theoretical evolution? *J. Vert. Paleontol.*, 7 (2): 224-229, 3 fig.
- FRANZEN, J.L., 1968.— Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Inaug. Diss., Albert Ludwigs Univ., Freiburg i. Br.: 2 vol., 181 p., 20 fig., 35 pl.
- FRANZEN, J.L., 1972a.— *Pseudopalaeotherium longirostratum* n. g., n. sp. (Perissodactyla, Mammalia) aus dem unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). *Senck. lethaea*, Frankfurt a. M., 53 (5): 315-331, 8 fig.
- FRANZEN, J.L., 1972b.— Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senck. lethaea*, Frankfurt a. M., 53 (5): 333-352, 3 fig.
- FRANZEN, J.L., 1983.— Das Gebiss der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804. Morphologie und Konstruktion. Actes Symp. paléontol. G. Cuvier, Montbéliard: 197-207, 6 fig.
- FRANZEN, J.L., 1989.— Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. The Evolution of Perissodactyls, Prothero and Schoch ed., New-York, Oxford, 7: 102-108.
- GERVAIS, P., 1848-1852.— Zoologie et Paléontologie françaises. Arthus Bertrand éd., Paris, 1ère éd.: 271 p., 80 planches avec explications.
- GERVAIS, P., 1859.— Zoologie et Paléontologie françaises. Arthus Bertrand éd., Paris, 2ème éd.: 544 p., 51 fig., 84 pl.
- GINGERICH, P.D., 1981.— Variation, sexual dimorphism, and social structure in the early Eocene horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). *Paleobiology*, 7 (4): 443-455, 4 fig.
- GINGERICH, P.D., SMITH, B.H. & ROSENBERG, K., 1982.— Allometric Scaling in the Dentition of Primates and Prediction of Body Weight From Tooth Size in Fossils. *Am. J. Phys. Anthropol.*, 58: 81-100, 6 fig.
- GREGORY, W.K., 1920a.— Studies in comparative Myology and Osteology, No 4. A review of the evolution of the Lacrymal bone of Vertebrates with special reference to that of Mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, 42: 95-263, 196 fig., 1 pl.
- GREGORY, W.K., 1920b.— Studies in comparative Myology and Osteology, No 5. On the anatomy of the

- preorbital fossae of Equidae and other Ungulates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, 42: 265-284, 26 fig., pl. 18.
- GROMOVA, V., 1952.— (Le genre *Hipparion*). Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR, Moscow, 36: 475 p., 54 fig., 13 pl.
- JEHENNE, Y., 1969.— Etude du gisement de Saint-Capraise d'Eymet en Dordogne. *Bull. Sci. Terre Univ. Poitiers*, 10: 42 p., 9 fig., 4 pl.
- JERISON, H.J., 1973.— Evolution of the brain and intelligence. Academic Press éd., New York, London.
- KOWALEVSKY, W., 1873.— Sur l'*Anchitherium aurelianense* CUV. et sur l'histoire paléontologique des chevaux. *Mém. Acad. Imp. Sci. St-Pétersbourg*, (7), 20 (5): 73 p., pl. 1-3.
- KOWALEVSKY, W., 1876.— Monographie der Gattung *Anthracotherium* CUV. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Huftiere. *Palaeontographica*, Kassel, 22 (N.F.2): 133-347, 22 fig. pl. 7-15.
- LEGENDRE, S., 1986.— Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 16 (4): 191-212, 14 fig.
- LEGENDRE, S. & ROTH, C., 1988.— Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent Carnivores (Mammalia). *Hist. Biol.*, Londres, 1: 85-98, 2 fig.
- MacFADDEN, B.J., 1976.— Cladistic analysis of primitive equids, with notes on other perissodactyls. *Syst. Zool.*, 25 (1): 1-14, 6 fig.
- MacFADDEN, B.J., 1986.— Fossil horses from "*Eohippus*" (*Hyracotherium*) to *Equus*: scaling, Cope's Law, and the evolution of body size. *Paleobiology*, 12 (4): 355-369, 5 fig.
- OSBORN, H.F., 1912.— Craniometry of the Equidae. *Mem. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, n. ser., 1, 3: 57-100, 17 fig.
- OSBORN, H.F., 1918.— Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North-America, Iconographic Type revision. *Mem. Am. Mus. Nat. Hist.*, New-York, n. ser., 2, 1: 1-217, 54 pl.
- OSBORN, H.F., 1929.— The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. *U. S. Geol. Surv.*, Washington, 55: 953 p., 797 fig., 236 pl.
- PICTET, F.-J., & HUMBERT, A., 1869.— Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolithique du canton de Vaud et appartenant à la faune Eocène. *Mém. Paléont. Suisse*, Bâle et Genève, 5 (2), Supplément: 121-197, pl. 14-28.
- RADINSKY, L., 1983.— Allometry and Reorganization in Horse Skull Proportions. *Science*, 221: 1189-1191, 1 fig.
- RADINSKY, L., 1984.— Ontogeny and Phylogeny in Horse Skull Evolution. *Evolution*, 38 (1): 1-15, 6 fig.
- REMY, J.A., 1967.— Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur). *Palaeovertebrata*, Montpellier, 1 (1): 1-46, 20 fig., 8 pl.
- REMY, J.A., 1972a.— Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 5 (2): 45-78, 14 fig., 5 pl.
- REMY, J.A., 1972b.— Evolution d'une structure histologique chez les Périssodactyles: le développement de la dentine péricanaliculaire. *C. R. Acad. Sci., Paris*, (D), 274: 2026-2029, 3 fig., 1 pl.
- REMY, J.A., 1976.— Etude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Périssodactyles fossiles. Thèse 3ème cycle, Univ. Strasbourg I, 3: 207 p., 32 fig., 14 pl.
- REMY, J.A., 1978.— Description d'un moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* (Palaeotheriidae, Perissodactyla). *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 5: 1-17, 2 fig., 1 pl.
- REMY, J.A., 1985.— Nouveaux gisements de mammifères et reptiles dans les Grès de Célas (Eocène sup. du Gard). Etude des palaeothériidés (Perissodactyla, Mammalia). *Palaeontographica*, Stuttgart, (A), 189: 171-225, 11 fig., 11 pl.

- ROMAN, F., 1922.— Monographie de la faune de mammifères de Mormoiron (Vaucluse). Ludien supérieur. *Mém. Soc. géol. Fr., Paléontol.*, Paris, 57: 1-40, 4 fig., 8 pl.
- SIMPSON, G.G., ROE, A. & LEWONTIN, R.C., 1960.— Quantitative Zoology. Harcourt, Brace and Co ed., New York Burlingame, Rev. ed.
- STEHLIN, H.G., 1904a.— Sur les mammifères des Sables bartoniens du Castrais. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (4), 4: 445-475, 2 fig., 2 pl.
- STEHLIN, H.G., 1904b.— Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalog der Materialien. 2 Teil. *Abh. schweiz. palaeontol. Ges.*, Zurich, 31: 154-445, 25 fig., 6 pl.
- STEHLIN, H.G., 1938.— Zur Charakteristik einiger *Palaeotherium*arten des oberen Ludien. *Eclogae Geol. Helv.*, Bâle, 31: 263-292, 17 fig., 1 pl.
- TURNBULL, W.D., 1970.— Mammalian Masticatory Apparatus. *Fieldiana: Geol.*, 18 (2): 149-356, 48 fig.
- WHITMORE, F.C., Jr., 1952.— Cranial morphology of some Oligocene Artiodactyla. *Geol. Survey, Professional Paper*, 243 H: 117-159, 18 fig.

ANNEXE 1: Liste des gisements ayant fourni des documents crâniens et cités dans le texte.

- Bach** (Phosphorites du Quercy, anciennes collections) MP 17: *P. magnum stehlini*, *P. muehlbergi praecursum*.
- Beduer** (Phosphorites du Quercy, anciennes collections) MP 19: *P. medium medium*.
- Les Bessous** (Castrais) MP16: *P. castrense castrense*.
- Bosc Nègre** (Phosphorites du Quercy, anciennes collections) MP 17: *P. siderolithicum*.
- Caylux** (Phosphorites du Quercy, anciennes collections) MP 17: *P. magnum stehlini*, *P. siderolithicum*.
- Chelles** (Gypse de Paris) MP 19: *P. medium medium*.
- La Débruge** MP 18 (gisement-type): *P. magnum girondicum*, *P. medium perrealense*, *P. crassum robustum*, *P. muehlbergi thaleri*, *P. curtum villerealense*.
- Euzet** MP 17: *P. medium euzetense*.
- Fons 1** MP 17: *P. siderolithicum*.
- Fons 6** MP 17: *P. siderolithicum*.
- Gosgen Kanal** MP 18: *P. duvali duvali*.
- Gypse de Paris** (localité non précisée) MP19: *P. magnum magnum*, *P. medium medium*, *P. muehlbergi muehlbergi*, *P. curtum curtum*.
- Hordwell** MP 17: *P. muehlbergi praecursum*.
- Lamandine** (Phosphorites du Quercy, anciennes collections) MP 17: *P. siderolithicum*.
- Langlès** MP 19: *P. crassum crassum*.
- Lautrec** (Castrais) MP 16: *P. lautricense*.
- Mähringen** MP 19: *P. duvali duvali*.
- Méthamis** MP 17: *P. magnum stehlini*.
- Mont Anis** MP 19: *P. magnum magnum*, *P. muehlbergi muehlbergi*.
- Montespieu** (Castrais) MP 16: *P. lautricense*.
- Montmartre** (Gypse de Paris) MP 19: *P. magnum magnum*, *P. siderolithicum*, *P. medium medium*, *P. crassum crassum*, *P. muehlbergi muehlbergi*, *P. curtum curtum*, *P. duvali duvali*.
- Mormoiron** MP 19: *P. magnum magnum*, *P. crassum crassum*.
- Mormont-Entreroches** MP 19: *P. crassum renevieri*, *P. sp.* (voir *P. curtum curtum*).
- Noisy-Le-Sec** (Gypse de Paris) MP 19: *P. medium medium*.
- Pantín** (Gypse de Paris) MP 19: *P. medium medium*.
- Phosphorites du Quercy** (localité non précisée): *P. magnum* ssp. indet.
- Rixheim** MP 19: *P. muehlbergi muehlbergi*.
- Robiac** MP 16 (gisement-type): *P. castrense robiacense*.
- Le Saillant** MP 18: *P. magnum girondicum*.
- St-Aubin-d'Eymet** MP 19: *P. crassum crassum*.
- St-Bonnet-de-Rochefort** MP 18: *P. curtum villerealense*.
- St-Capraise-d'Eymet** MP 20: *P. curtum frohnstettense*.
- St-Etienne-de-l'Olm** (Grès de Célas) MP 18: *P. muehlbergi thaleri*.
- St-Martin-Villereal 1** MP 18: *P. curtum villerealense*.
- Ste-Croix-de-Beaumont 1** MP 18: *P. curtum villerealense*.
- Ste-Croix-de-Brignon** (Grès de Célas) MP 18: *P. magnum girondicum*, *P. curtum villerealense*.
- Ste-Sabine** MP 19: *P. curtum curtum*.
- Sconce** MP 19: *P. muehlbergi muehlbergi*.
- Villejuif** (Gypse de Paris) MP 19: *P. duvali duvali*.
- Vitry** (Gypse de Paris, 2ème Masse) MP 18: *P. magnum girondicum*.

LEGENDES DES PLANCHES

Stéréophotographies (sauf pl. 1-3, 1-4, 3-1, 13-1). Sauf indication contraire, la barre mesure 5 cm.

PLANCHE 1

- Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) castrense robiacense*, FSL 6536 (Robiac), crâne en vue dorsale.
- Fig. 2.— id., vue latérale dext.
- Fig. 3.— *Palaeotherium (P.) castrense robiacense*, FMO RbN-5682 (Robiac), M2-M3 sup. dext., inversées.
- Fig. 4.— *Palaeotherium (P.) magnum girondicum*, FMO SCX-36 pars (Ste-Croix-de-Brignon), M2-(M3) sup. sin.

PLANCHE 2

- Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) magnum magnum*, FSL 213740 pars (Mormoiron), tête en vue dorsale (échelle: 10cm).
- Fig. 2.— id., vue latérale dext.

PLANCHE 3

- Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) magnum girondicum*, MNHN 1873-528 pars (Vitry), tête en vue latérale sin.
- Fig. 2.— *Palaeotherium (P.) magnum magnum*, MNHN GY-284 (Montmartre), tête en vue latérale sin. (échelle: 10 cm).
- Fig. 3.— *Palaeotherium (P.) magnum magnum*, FSL 213742 pars (Mormoiron), mandibule en vue latérale dext.
- Fig. 4.— *Palaeotherium (P.) magnum magnum*, FSL 6629 (Mormoiron), mandibule en vue latérale dext. (échelle: 10 cm).

PLANCHE 4

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) siderolithicum*, MNHN GY-523 (Montmartre), crâne en vue latérale dext.

Fig. 2.— id., vue ventrale.

Fig. 3.— *Palaeotherium (P.) medium medium*, MNHN GY-346 Type (Montmartre), fragment d'une tête juvénile en vue latérale sin.

PLANCHE 5

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) medium medium*, MNHN GY-348 (Montmartre), tête en vue latérale dext.

Fig. 2.— *Palaeotherium (P.) medium euzetense*, FSL 6531 (Euzet), crâne en vue latérale dext.

Fig. 3.— id., vue latérale sin.

PLANCHE 6

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) medium medium*, MNHN GY-425 (Pantin), crâne en vue dorsale.

Fig. 2.— id., vue ventrale.

Fig. 3.— *Palaeotherium (P.) medium perrealense*, MLY Gg-405 (La Débruge), fragment d'un crâne juvénile en vue latérale sin.

PLANCHE 7

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) medium medium*, MNHN GY-425 (Pantin), crâne en vue latérale dext.

Fig. 2.— *Palaeotherium (P.) medium perrealense*, MLY Gg-404 (La Débruge), mandibule en vue latérale dext.

Fig. 3.— *Palaeotherium (P.) medium perrealense*, MNHN 2805 (La Débruge), fragment crânien en vue latérale dext.

PLANCHE 8

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) crassum crassum*, FSL 6632 (Mormoiron), crâne juvénile en vue dorsale.

Fig. 2.— id., vue ventrale.

PLANCHE 9

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) crassum crassum*, FSL 6632 (Mormoiron), crâne juvénile, vue latérale sin.

Fig. 2.— id., vue latérale dext.

Fig. 3.— *Palaeotherium (P.) crassum crassum*, MNHN GY-350 (Montmartre), région auditive dext. agrandie, en vue ventrale. **apg**, apophyse post-glénoïde; **apt**, apophyse post-tympanique; **fsm**, foramen stylo-mastoïdien; **h**, hiatus pétro-sphénoïdal; **p**, pétreux; **r**, récessus sus-méatique; **t**, tympanique; **th**, tympano-hyal.

Fig. 4.— *Palaeotherium (P.) crassum crassum*, MNHN GY-428 pars (Montmartre), tête en vue latérale sin. (échelle en cm).

PLANCHE 10

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) crassum crassum*, MNHN GY-350 (Montmartre), crâne en vue ventrale.

Fig. 2.— id., vue latérale dext.

Fig. 3.— id., vue latérale sin.

PLANCHE 11

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) curtum curtum*, MNHN GY-424 (Montmartre), crâne en vue latérale sin.

Fig. 2.— 2a et 2b, id., vues latérales dext.

Fig. 3.— id., vue dorsale.

PLANCHE 12

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) curtum frohnstettense*, FPO Sce-18 (St-Capraise), fragment crânien en vue dorsale.

Fig. 2.— id., vue latérale dext.

Fig. 3.— id., vue latérale sin.

Fig. 4.— *Palaeotherium (P.) curtum curtum*, MNHN GY-431 (Montmartre), mandibule en vue latérale sin. (échelle: 10 cm).

PLANCHE 13

Fig. 1.— *Palaeotherium (P.) muehlbergi muehlbergi*, MNHN GY-345 (Gypse de Paris), crâne en vue ventrale.

Fig. 2.— *Palaeotherium (P.) muehlbergi thaleri*, FMO SEO-2 (St-Etienne-de-l'Olm), région auditive dext. agrandie, en vue ventrale; **apg**, apophyse post-glénoïde; **apo**, apophyse paroccipitale; **fc**, foramen condylien; **fj**, foramen jugulaire; **fsm**, foramen stylo-mastoïdien; **h**, hiatus pétro-sphénoïdal (échancrure ovale); **p**, pétreux; **t**, tympanique; **th**, tympano-hyal.

Fig. 3.— *Palaeotherium (Franzenitherium) duvali duvali*, MNHN GY-522 (Montmartre), tête en vue latérale dext.

PLANCHE 14

Fig. 1.— *Palaeotherium (Franzenitherium) lautricense*, MTO 179 (Montespieu), crâne en vue latérale sin.

Fig. 2.— id., vue latérale dext.

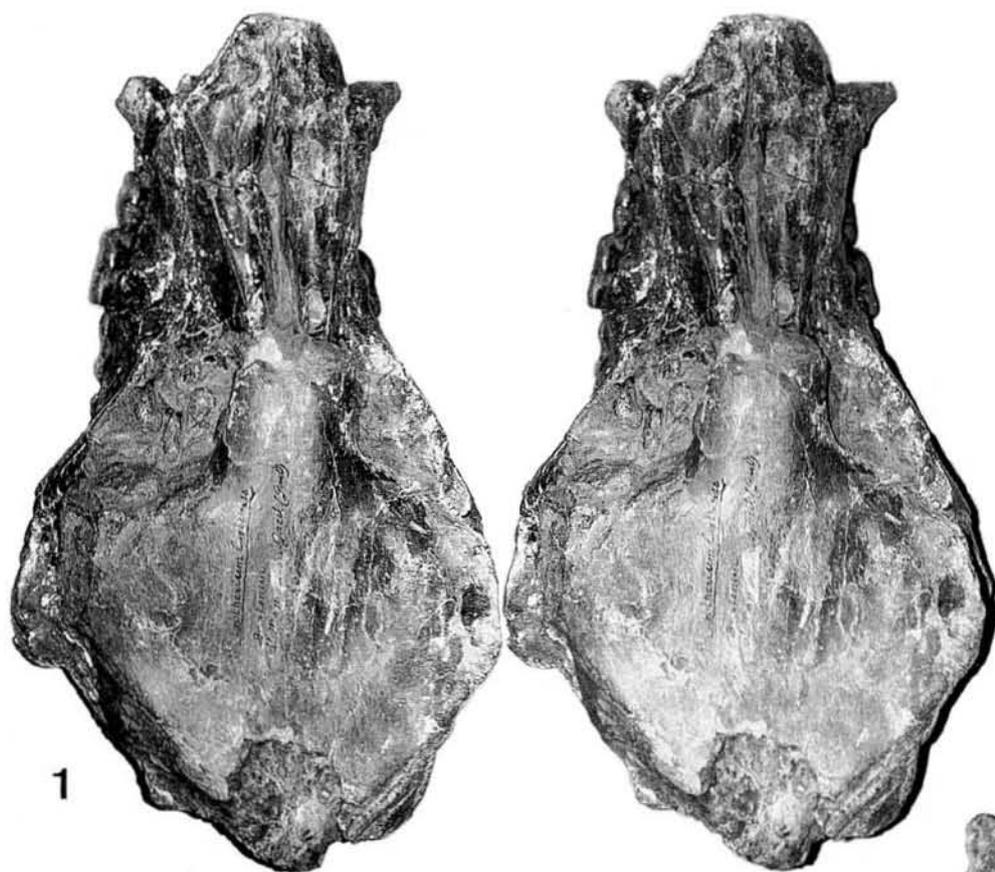
Fig. 3.— id., vue dorsale.

PLANCHE 15

Fig. 1.— *Palaeotherium (Franzenitherium) lautricense*, MTO 179 (Montespieu), crâne en vue ventrale.

Fig. 2.— *Palaeotherium (Franzenitherium) lautricense*, MNHN EBA-268 (Lautrec), crâne en vue dorsale.

Fig. 3.— id., vue latérale dext.

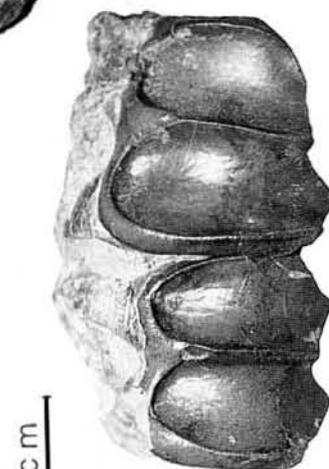


1

3



2



2 cm



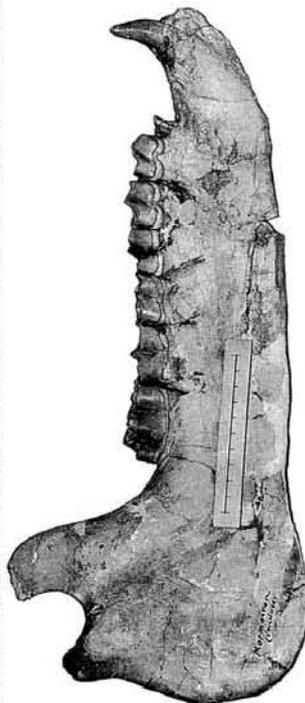
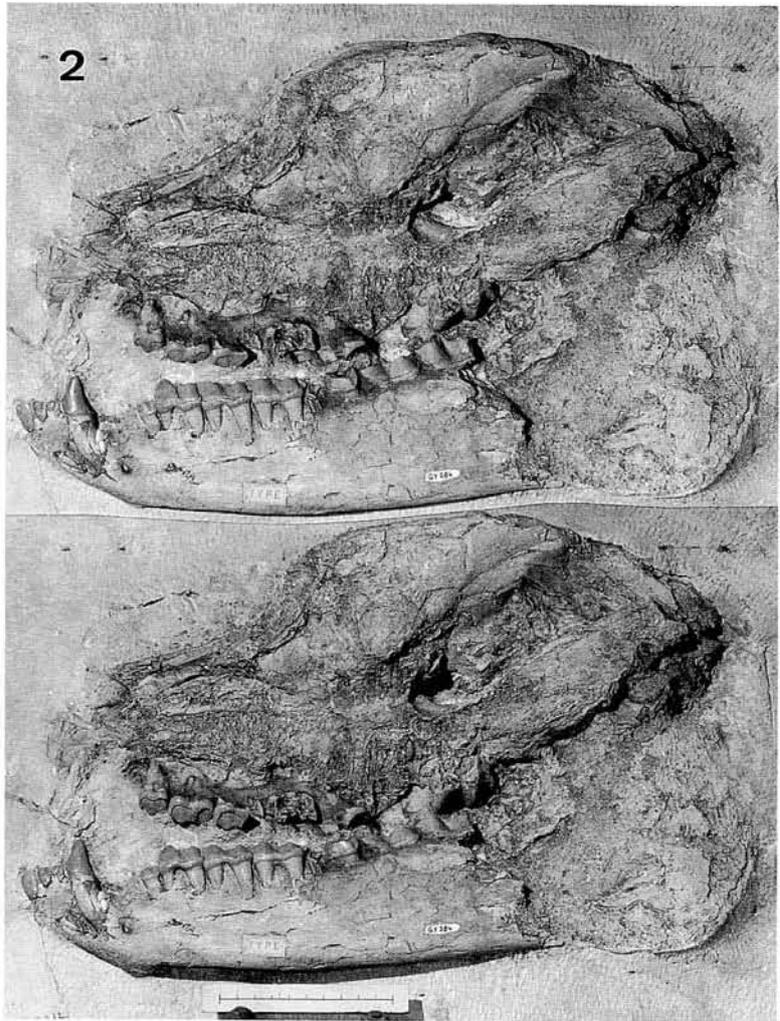
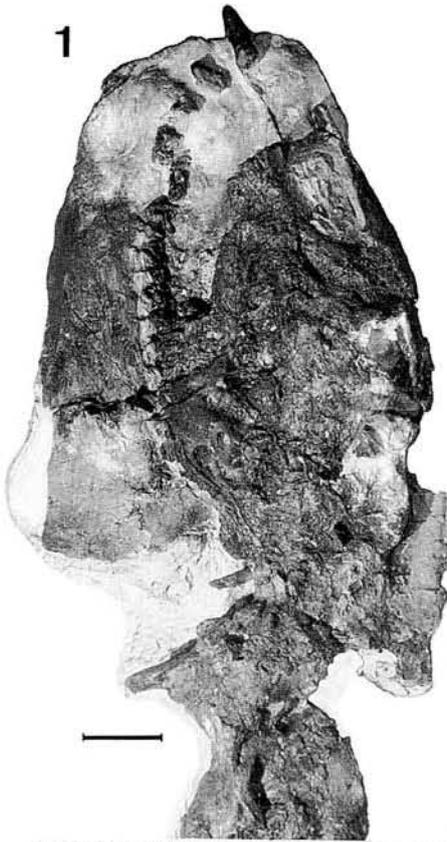
4

1



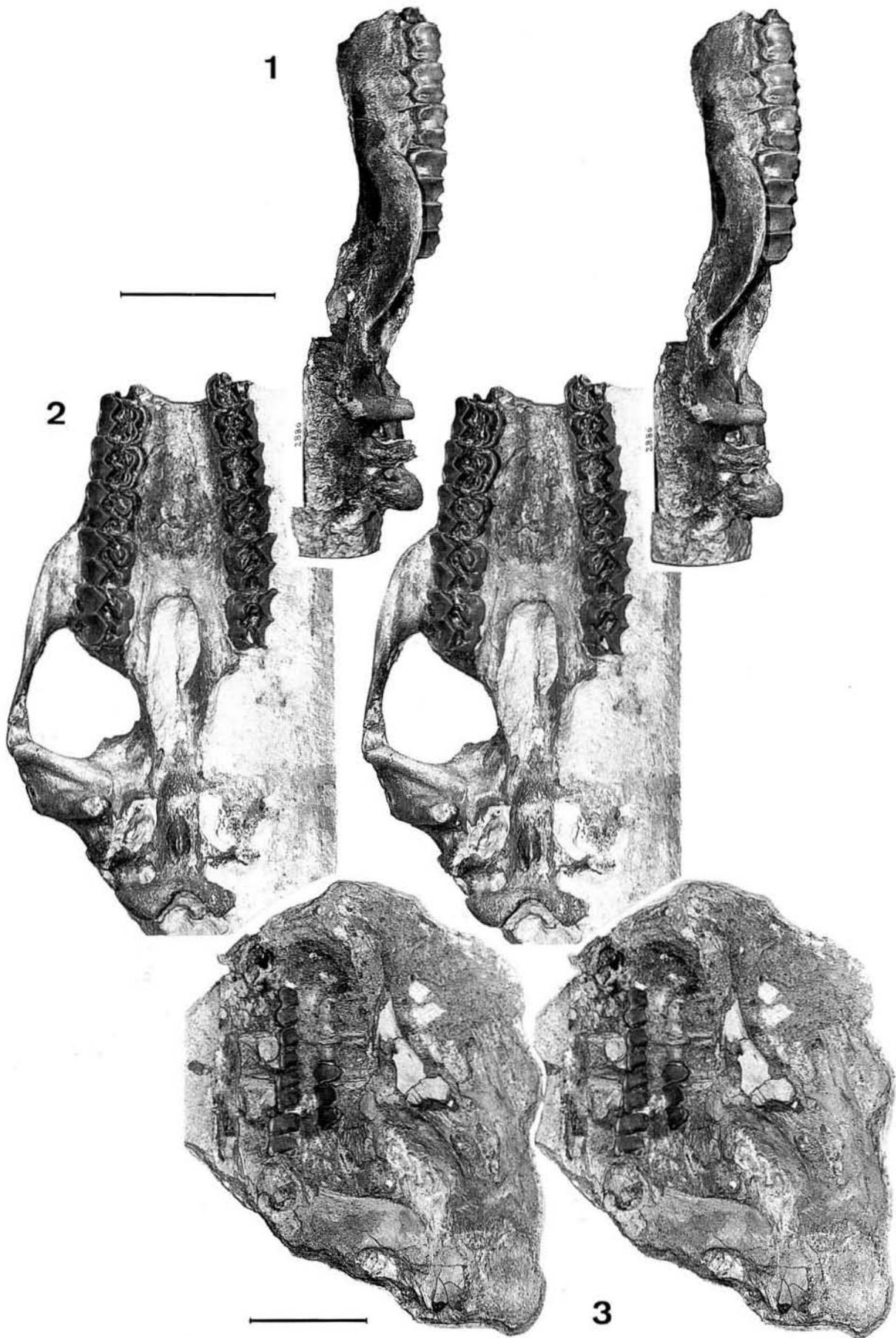
2



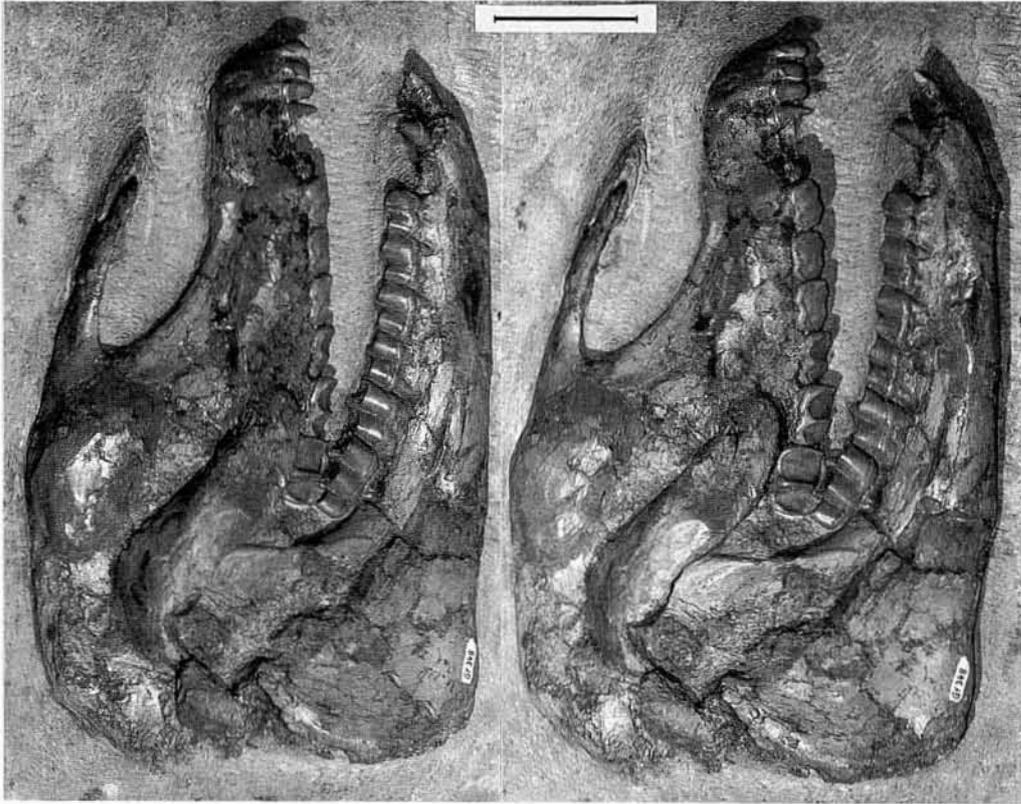


4

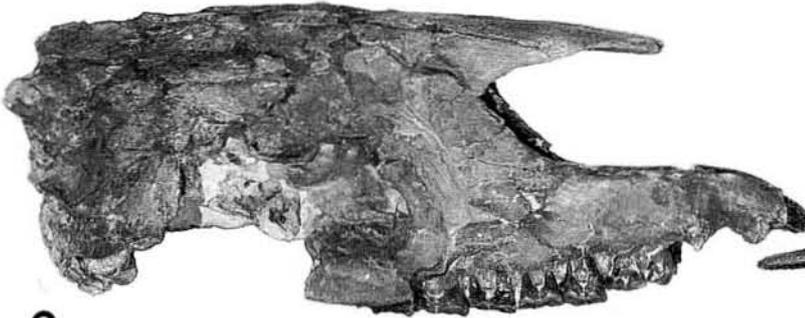




1

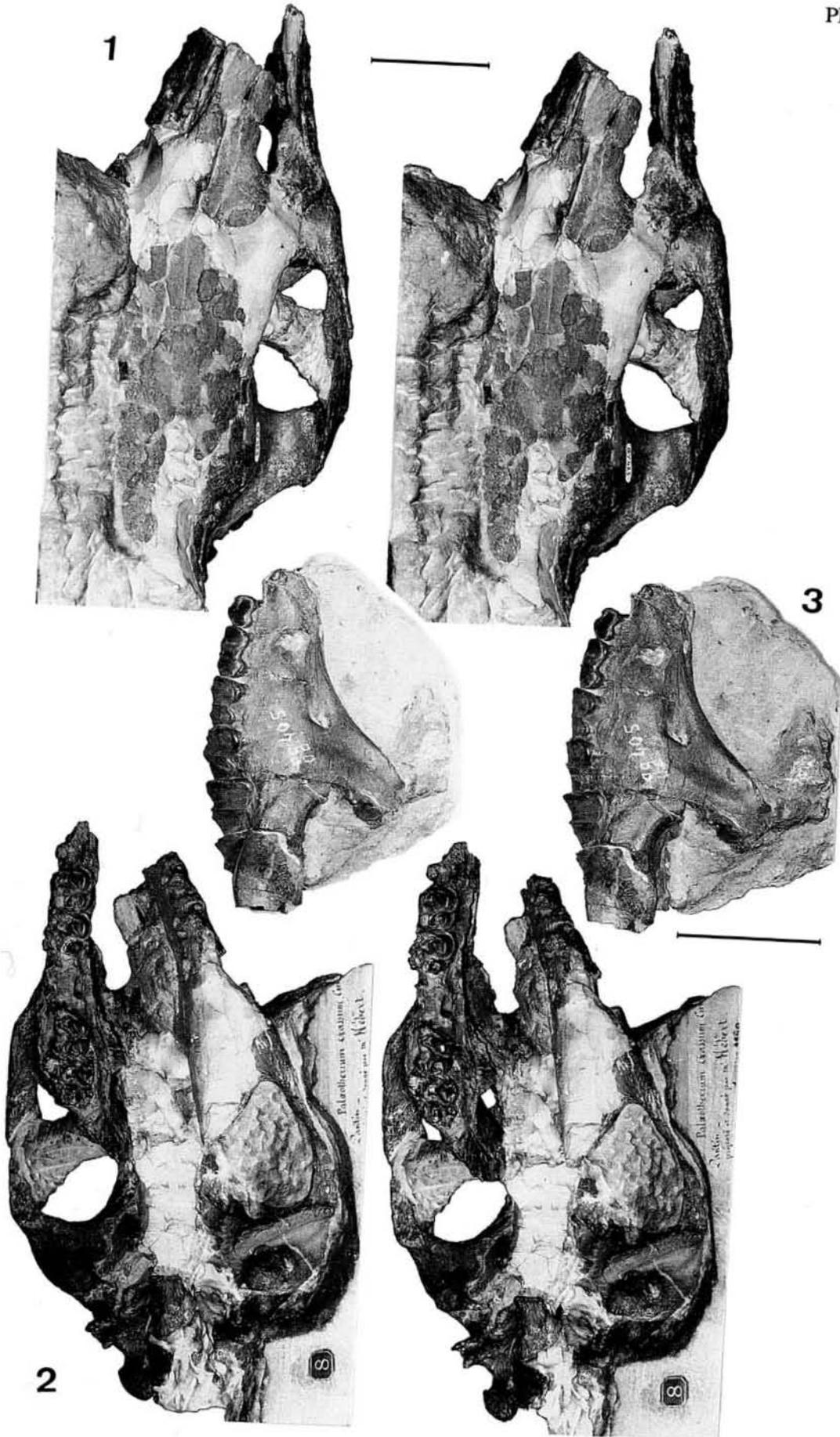


2



3





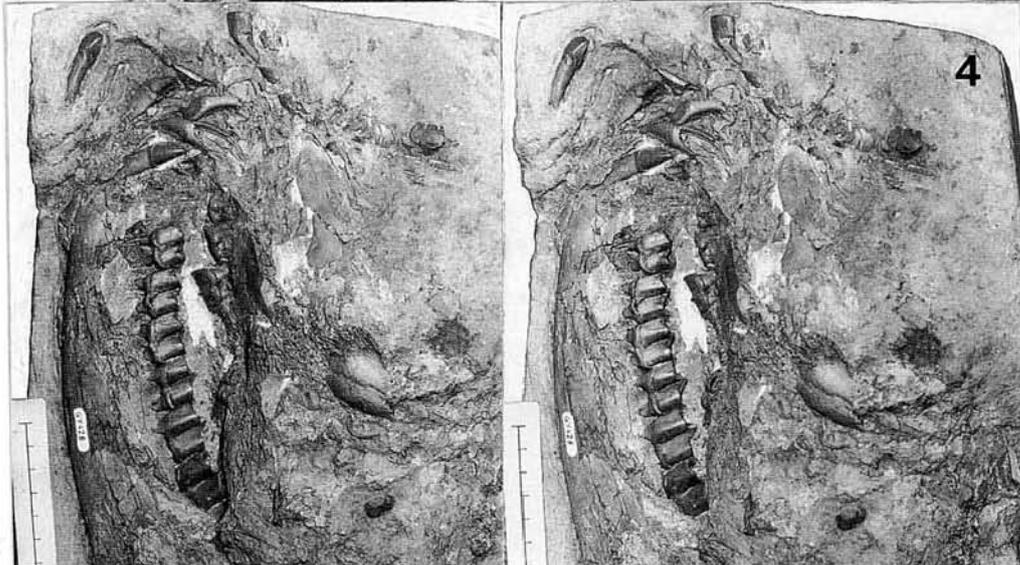
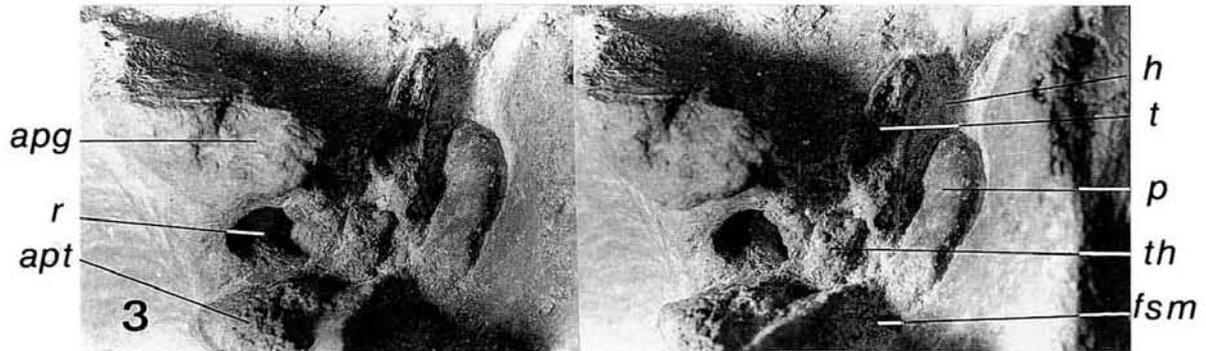
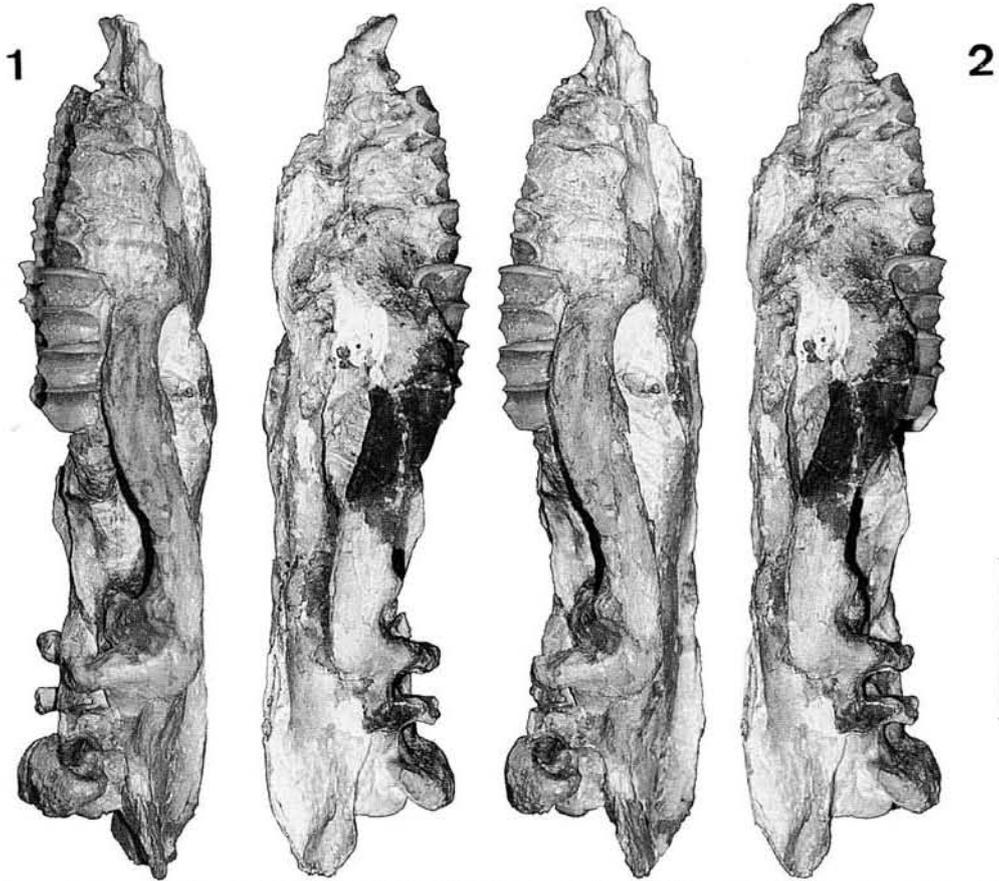


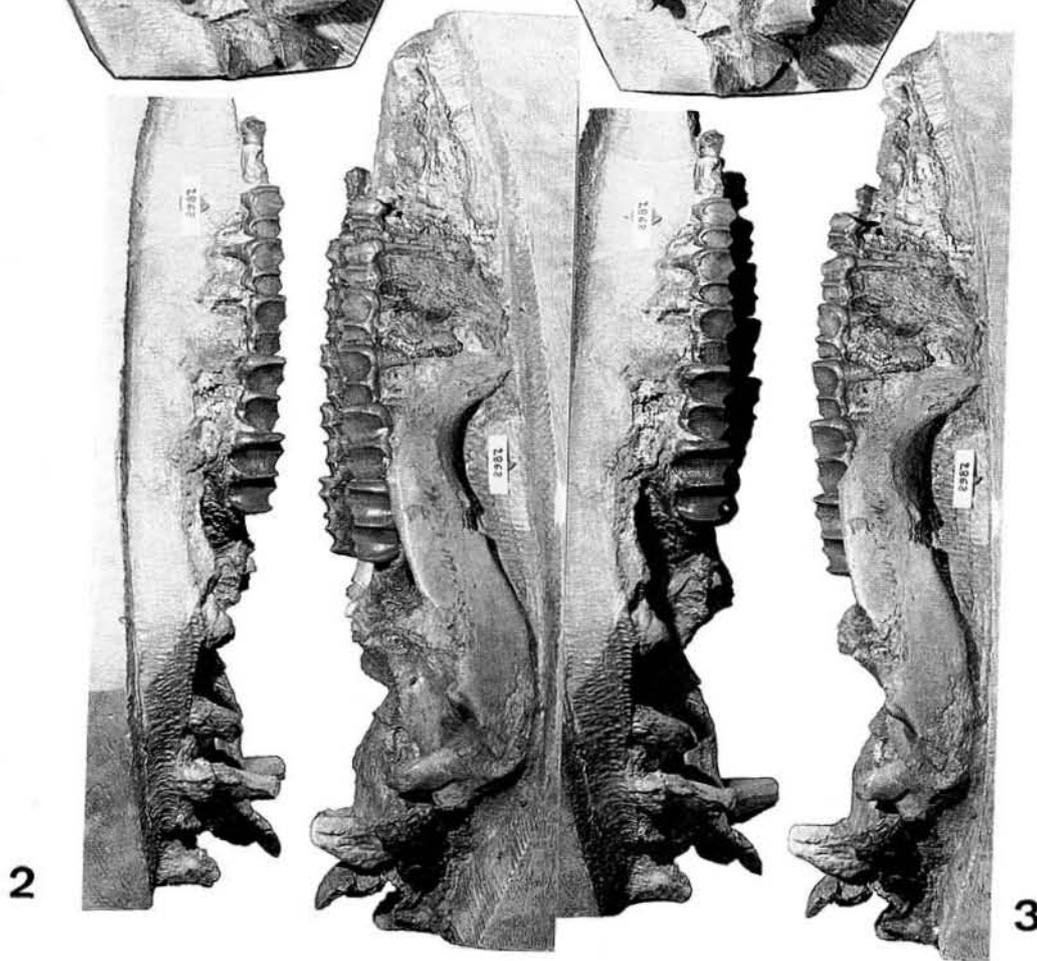
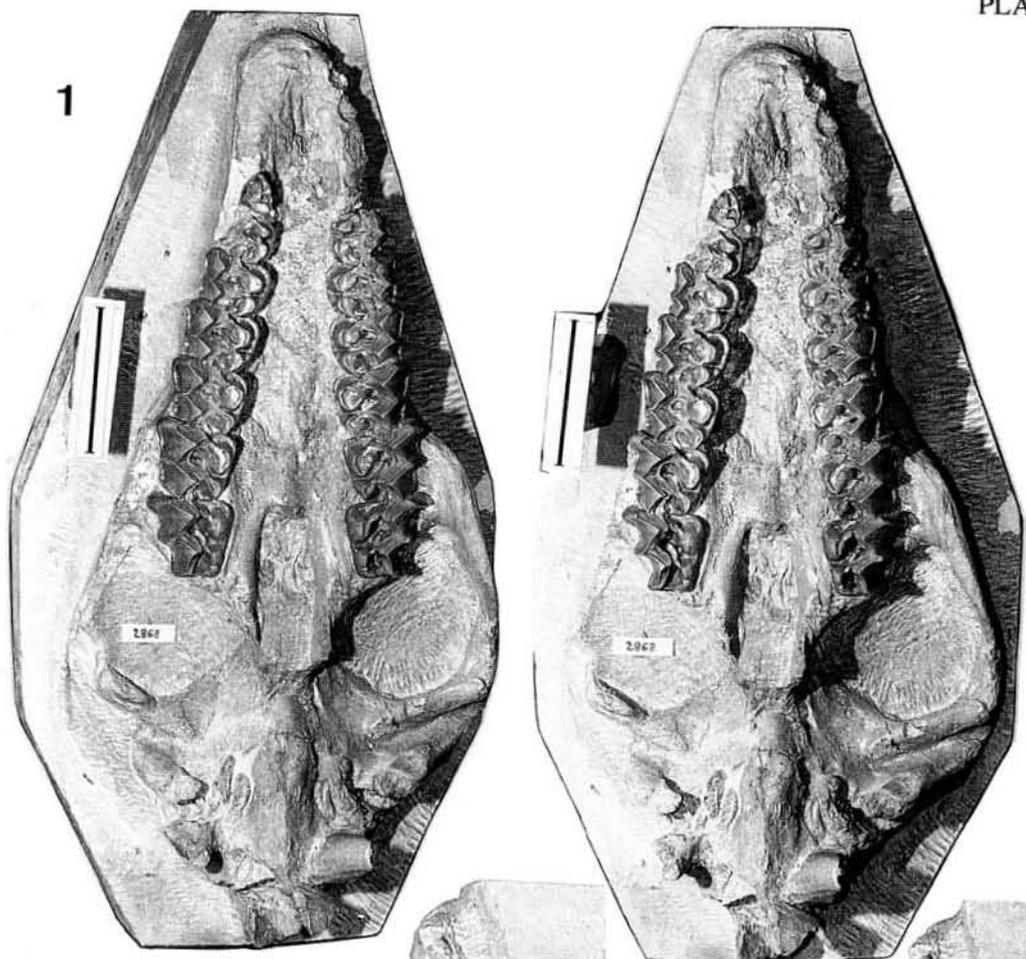
1

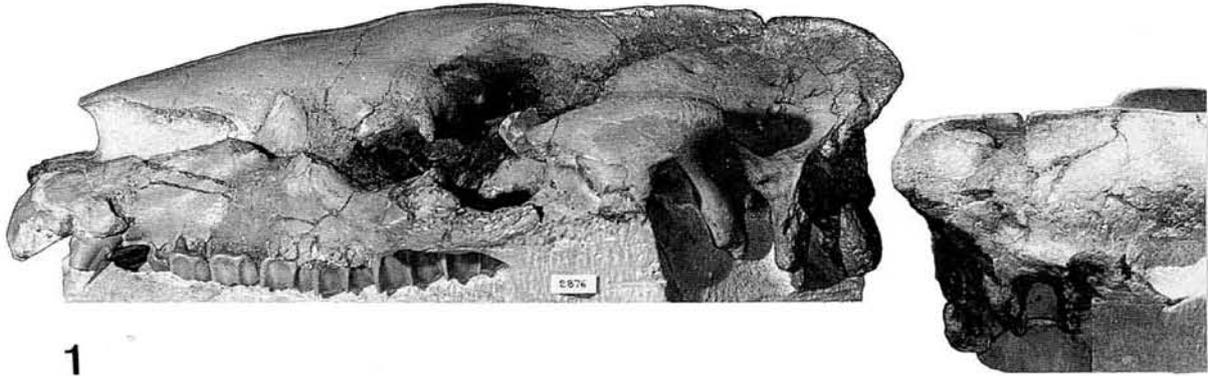


2



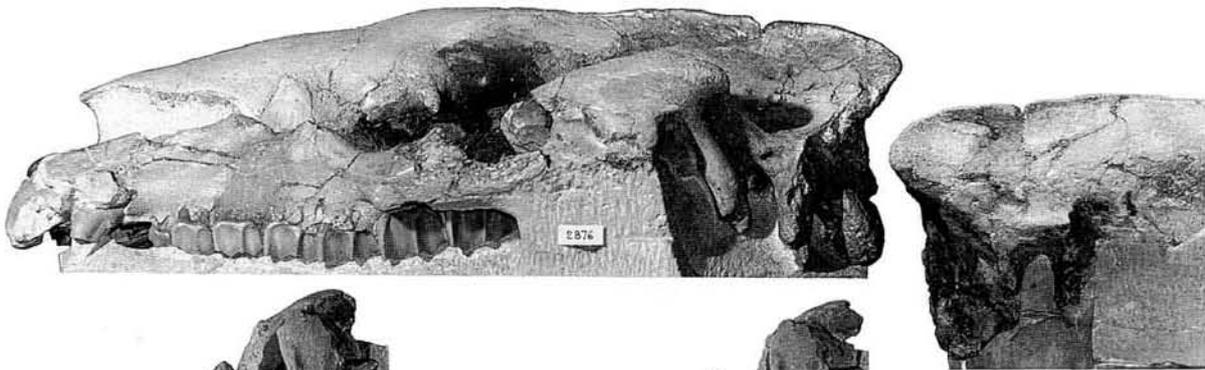






1

2a

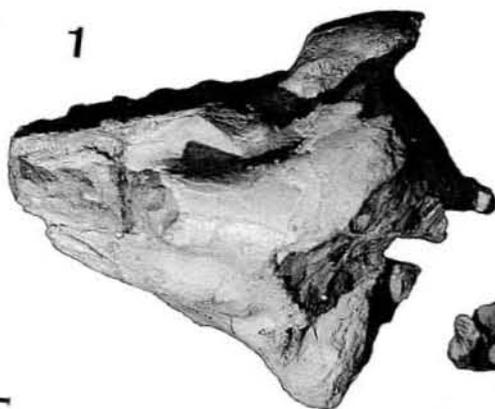


2b

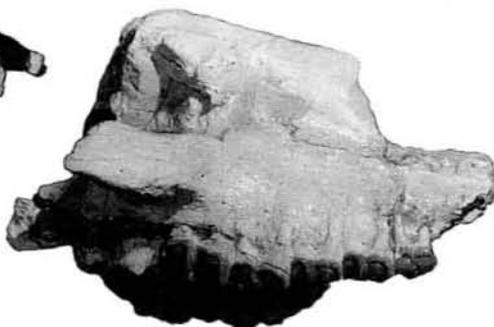
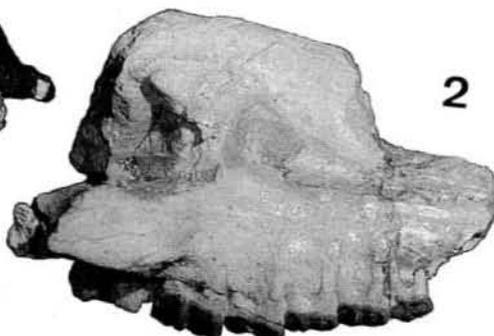


3

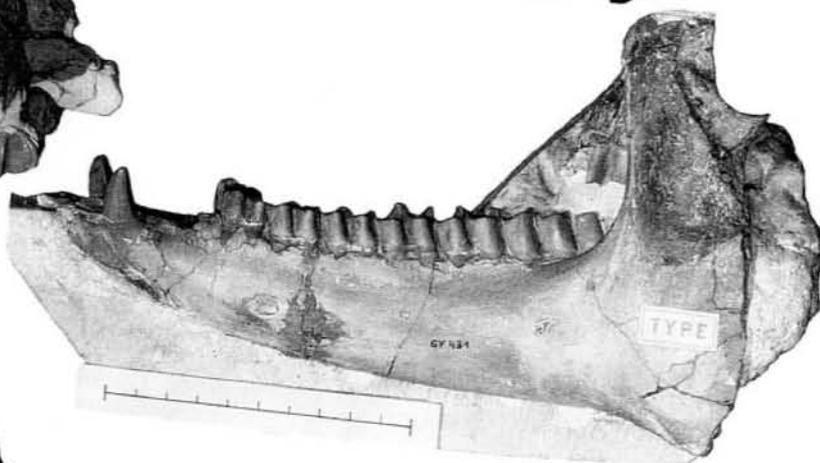
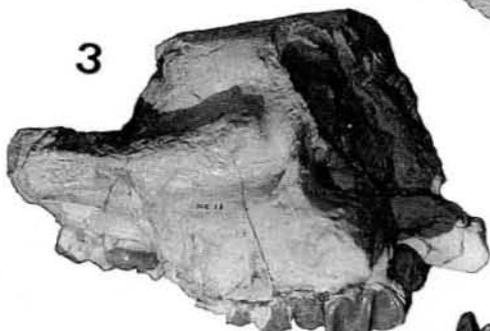
1



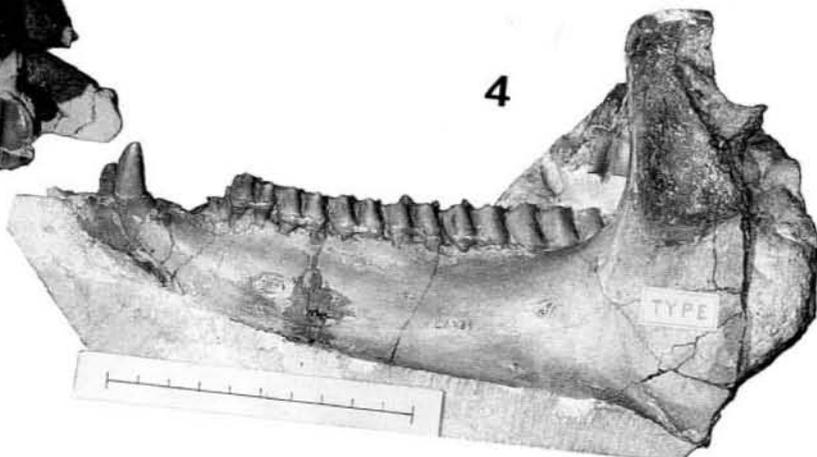
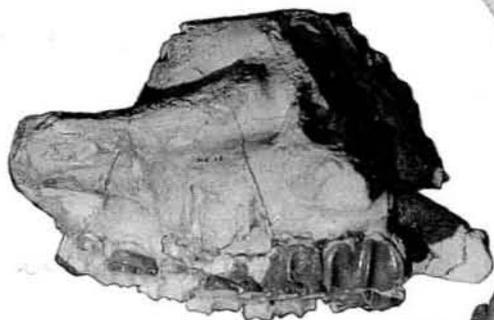
2

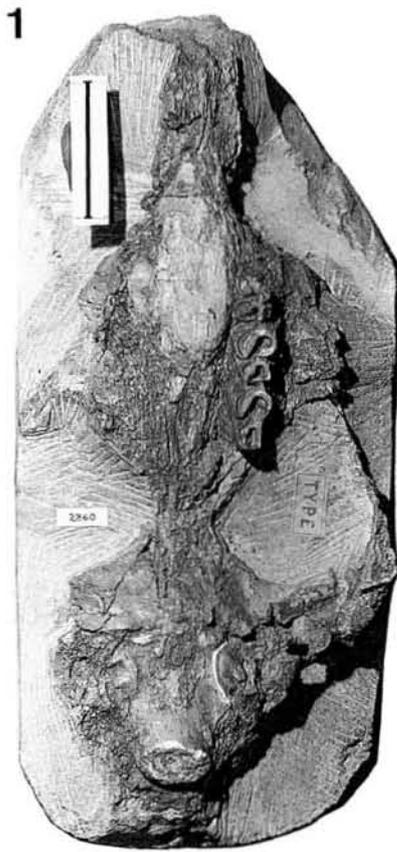


3

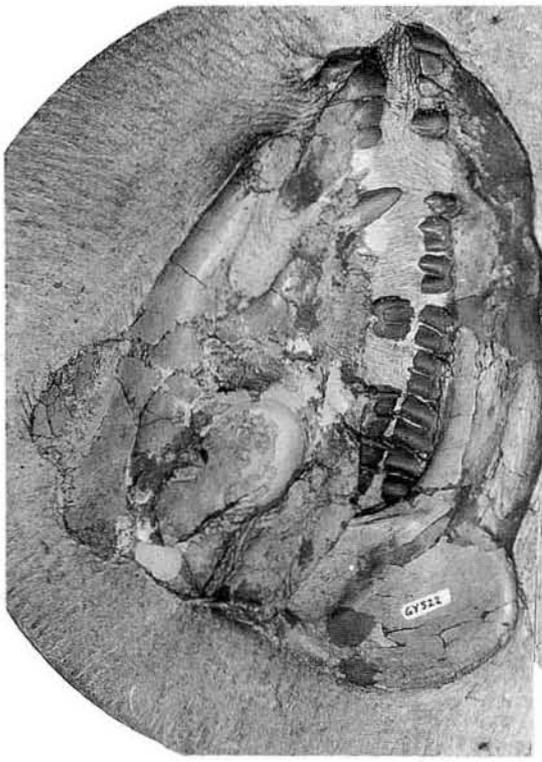
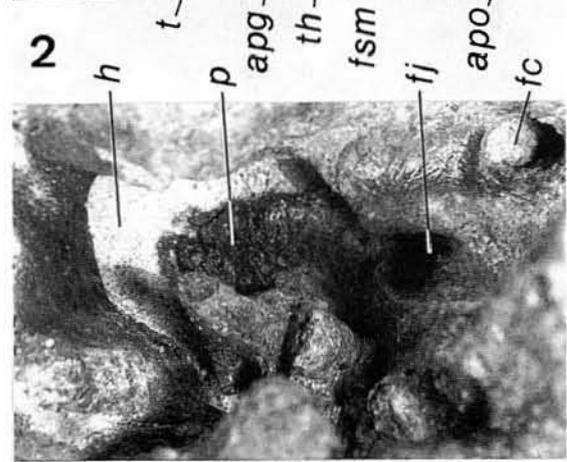


4





2



3

