

**LE GENRE *PLAGIOLOPHUS* (PALAEOTHERIIDAE, PERISSODACTYLA,
MAMMALIA) : REVISION SYSTEMATIQUE, MORPHOLOGIE ET
HISTOLOGIE DENTAIRE, ANATOMIE CRANIENNE, ESSAI
D'INTERPRETATION FONCTIONNELLE**

par

Jean A. REMY*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract, Zusammenfassung	20
Introduction	23
Matériel et méthodes	24
Sigles des collections	29
Cadre systématique	29
Taxons invalidés ou rapportés à d'autres genres	30
Révision systématique et descriptions	31
Genre <i>Plagiolophus</i> POMEL, 1847	31
Sous-genre <i>Plagiolophus</i> POMEL 1847	33
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) minor</i> (CUVIER, 1804) POMEL, 1847	33
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) ovinus</i> (AYMARD, 1846) POMEL, 1853	58
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) ringeadei</i> n.sp.	60
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) ministri</i> BRUNET & JEHENNE, 1989	65
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) huerzeleri</i> REMY, 2000	71
<i>Plagiolophus (Plagiolophus) javali</i> (FILHOL, 1877) STEHLIN, 1904b	74
Sous-genre <i>Paloplotherium</i> OWEN, 1848	77
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) annectens</i> (OWEN, 1848) STEHLIN, 1904	77
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) cartieri</i> STEHLIN, 1904b	88
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) lugdunensis</i> (DEPÉRET & CARRIERE, 1901) HOOKER, 1986 ...	92
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci</i> STEHLIN, 1904	94
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) major</i> (BRUNET & JEHENNE, 1989)	97
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi</i> HOOKER, 1986	101

Laboratoire de paléontologie de l'ISE-M, Université Montpellier II. Laboratoire de paléontologie de l'EPHE, Montpellier. E-mail : jean.a.remy@wanadoo.fr

Mots-clés: nouveaux taxons, Paléogène, anatomie crânienne, histologie dentaire, périssodactyles

Key-words: new taxa, Paleogene, skull anatomy, tooth histology, perissodactyls

<i>Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi curtisi</i> HOOKER, 1986	102
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi creechensis</i> HOOKER, 1986	104
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) casasecaensis</i> CUESTA, 1994	105
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) mazateronensis</i> CUESTA, 1994	106
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis</i> n. sp.	108
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) oweni</i> DEPÉRET, 1917	112
Sous-genre <i>Fraasiolophus</i> nov.	117
<i>Plagiolophus (Fraasiolophus) fraasi</i> v. MEYER, 1852	118
Caractères généraux et évolution du genre <i>Plagiolophus</i>	122
Dentition	122
Formule dentaire et séquence de la dentition	122
Le problème des P1	122
Séquence de la dentition	125
Morphologie dentaire	125
Caractères généraux des dents	125
Caractères morphologiques des différentes catégories dentaires	136
Histologie dentaire	148
Email	148
Dentine	151
Cément	152
Conclusion sur la dentition de <i>Plagiolophus</i>	153
Ostéologie crânienne	154
Caractères osseux communs aux divers <i>Plagiolophus</i>	154
Anatomie crânio-dentaire dans son ensemble	160
Le dimorphisme sexuel chez <i>Plagiolophus</i>	160
Influence possible du sexe sur le gradient d'abrasion des molaires	162
Discussion	163
Schéma global de l'évolution dentaire et crânienne du genre <i>Plagiolophus</i>	164
Note bibliographique sur le squelette post-crânien	165
Phylogénèse du genre <i>Plagiolophus</i>	168
L'appartenance du genre <i>Plagiolophus</i> à la famille des Palaeotheriidae	168
Origine du genre <i>Plagiolophus</i>	170
Systématique et phylogénèse intra-génériques	176
" <i>Plagiolophus</i> " et " <i>Paloplotherium</i> "	176
Relations phylétiques inter-spécifiques	181
Regroupements sub-génériques	183
Présentation synoptique de diagnoses différentielles chez les Plagiolophini	186
Analyse fonctionnelle	189
Morphologie faciale	189
Développement relatif du secteur facial	189
Développement facial et mode de locomotion	192
Morphologie de la région faciale préorbitaire ou museau	193
Diastèmes post-canins et forme de la région incisivo-canine	193
Situation de l'orbite, du foramen infra-orbitaire et profondeur de l'échancrure nasale	197
Echancrure nasale, relief latéral du museau et fosses préorbitaires	199
Allongement des os nasaux	200
Fonction masticatoire et régime alimentaire	201
Musculature masticatrice	201
Volumes relatifs des muscles	201
Bras de résistance du levier articulaire	202

Moments des muscles	205
Conclusion	205
Cinétique mandibulaire et cycle masticatoire	207
Données ostéologiques chez <i>Plagiolophus minor</i>	207
Les déplacements mandibulaires au cours du cycle masticatoire	207
Séquence de l'activité musculaire au cours du cycle	208
Le cycle masticatoire dentaire	208
Le régime alimentaire	209
Le régime alimentaire de <i>Plagiolophus minor</i>	209
Evolution de la diète du genre <i>Plagiolophus</i> au cours de son histoire	210
Organes des sens et vie de relation	212
Dimensions de l'orbite et foramen optique	212
Annexes de l'audition	214
Données complémentaires	215
Conclusion	216
Le genre <i>Plagiolophus</i> et son évolution dans le contexte environnemental	216
Remerciements	218
Références bibliographiques	218
Tableaux	228
Légendes des planches	275

RESUME

Le genre *Plagiolophus* est documenté, essentiellement en Europe occidentale, depuis l'Eocène moyen jusqu'au milieu de l'Oligocène, sur plus de 15 MA, (niveaux MP 12 à 25). Dix sept espèces sont répertoriées, dont deux nouvelles, *P. ringeadei* n. sp. et *P. mamertensis* n. sp. Des variations anatomiques et l'inflexion de certaines tendances progressives justifient la distinction de trois sous-genres, *Paloplotherium*, *Fraasiolophus* nov. et *Plagiolophus* s.s. Le genre présente un large éventail de taille et de poids, ceux-ci estimés de moins de 10 kg à plus de 150 kg. La description détaillée du crâne de plusieurs espèces est donnée ici pour la première fois.

Malgré des dérives évolutives importantes au cours de cette longue période de temps, la dentition présente une grande homogénéité de structure qui rend délicate la détermination de spécimens fragmentaires ou de dents isolées. Elle est caractérisée par une assez grande hétéroodontie; les prémolaires sont peu molarisées, et montrent une certaine régression au cours du temps, avec paradoxalement quelques progrès de la molarisation. L'hypsodontie s'accroît; les premiers *Plagiolophus* sont à peine moins brachyodontes que les *Propalaeotherium*, les derniers presque aussi hypsodontes que *Merychippus* du Miocène inférieur. Les molaires supérieures passent d'un type à couronne large, à face occlusale ouverte avec des lophes transversaux peu obliques et des cuspidés internes arrondies, à un type à face occlusale plus étroite, resserrée dans le plan frontal et à lophes internes alignés parallèlement à l'ectolophe; les M3/3 deviennent de plus en plus allongées.

L'émail présente de bandes de Schreger horizontales, à limites imprécises et n'occupant que la partie moyenne de son épaisseur. La dentine est remarquable par un fort taux de dentine péri-canaliculaire. Le cément coronaire, absent chez les formes anciennes, s'accroît jusqu'à combler les vallées occlusales des dents.

La musculature masticatrice montre une prédominance croissante du temporal, avec probablement un rôle important dévolu aux ptérygoïdiens dans les mouvements de latéralité liés à une mastication de type biphasé.

L'évolution de la dentition, de la musculature masticatrice et de la répartition des forces masticatoires indiquent que le genre *Plagiolophus* est passé au cours de sa longue histoire d'un régime préférentiel de brouteurs de feuilles ("browsers"), à un régime mixte ("mixed feeders") puis à celui de tondeurs d'herbes ("grazers"). Le cou relativement allongé de ces animaux leur permettait en outre de s'attaquer à différents strates de la végétation, et la puissance des crêtes nuchales suggèrent la possibilité de puissants mouvements de la tête vers l'arrière pour arracher leur nourriture.

Cette dérive du régime alimentaire semble liée à la dégradation progressive des conditions environnementales attestée au cours de cette période en Europe occidentale, avec la généralisation de milieux plus ouverts, d'une aridité accrue et de saisons marquées.

Par ailleurs, un remodelage de la face est observé ontogéniquement et au cours du temps, en liaison avec l'évolution du système masticatoire et notamment du bras de levier mandibulaire. Les diastèmes post-canins s'allongent au cours de l'évolution; l'extrémité libre des nasaux est toujours relativement allongée, ce qui contredit l'hypothèse que les *Paloplotherium* aient possédé une trompe; enfin la lignée *Fraasiolophus* se distingue par la présence d'une fosse sous-malaire profonde, liée probablement à un fort développement du muscle releveur de la lèvre supérieure.

L'orbite est toujours grande et tend à augmenter de taille, indice d'un bon développement de la vision et de son rôle croissant dans la vie de relation. Un type particulier de sinus épitympanique pourrait avoir servi de caisse de résonance permettant une certaine amplification des sons avant leur transmission au tympan. Le moulage endocrânien révèle un encéphale relativement volumineux et doté d'un degré de gyrencéphalie avancé.

En dehors du rôle qu'elles ont pu jouer dans la recherche de la nourriture et d'un éventuel rôle social, ces aptitudes neurophysiologiques, à mettre en relation avec des progrès de la cursorialité, ont pu

contribuer à la survie de ces animaux face à la pression de prédation des premiers carnivores fissipèdes et à la concurrence des nouveaux herbivores immigrants après la Grande Coupure.

Sur la base des apomorphies partagées avec les Pachynolophinés, et qui interdisent de considérer ceux-ci comme des Equidés (processus de molarisation des prémolaires, réduction de l'apophyse dorsale du prémaxillaire, sinus épitympanique particulier, dédoublement du processus jugulaire), l'hypothèse d'une origine autochtone des *Plagiolophus* à partir d'une forme voisine de *Propalaeotherium* est proposée à nouveau et discutée. Enfin, les relations intra-génériques sont envisagées.

ABSTRACT

The genus *Plagiolophus* is documented, almost solely in Western Europe, from the middle Eocene up to the mid Oligocene (MP 12 to MP 25), i.e. more than for 15 MY. Seventeen species are now recorded whose two of them are new, *P. ringadei* nov. sp. and *P. mamertensis* nov. sp. Some anatomical variations and the deflection of certain evolutionary trends justify the distinction of three subgenera, *Paloplotherium*, *Fraasiolophus* nov. and *Plagiolophus* s.s. The genus displays a wide range in size and weight (between 10 and 150 kg). The detailed description of the skull of several species is here given for the first time.

Despite important evolutionary drifts during this long time span, the dentition shows a great structural homogeneity, which renders difficult the determination of fragmentary specimens or isolated teeth. It is characterized by a great heterodonty; premolars are little molarized and present a certain regression through time with paradoxically some progress in the molarization. The hypsodonty increases: the first *Plagiolophus* are hardly less brachyodont than *Propalaeotherium*, and the last ones are nearly as hypsodont as *Merychippus* from the early Miocene. The upper molars change from a wide crown pattern, with an open occlusal surface, lightly oblique transverse lophs and rounded internal cusps, to a narrower pattern, with a frontally constricted occlusal surface and internal lophs aligned parallel to the ectoloph. The M3/3 become always longer.

The dental enamel displays horizontal Schreger-bands with imprecise limits occupying only the middle part of the enamel layer. The dentine is remarkable by its high rate of pericanalicular dentine. The crown cementum, lacking in earlier forms, increases to the point where it fills the occlusal valleys of the teeth.

The masticatory musculature shows an increasing prominence of the temporal, with probably an important role devoted to the pterygoid muscles in lateral movements related to a two-phase type of chewing.

The evolution of the dentition, of the masticatory musculature and of the repartition of masticatory forces indicate that the *Plagiolophus* have known different diets through their long evolutionary history; at first browsers they became mixed feeders and finally grazers. Their relatively long neck allowed these animals to reach different vegetal layers. The strength of the nuchal crests also suggests that they were able to have strong backwards movements of the head to pull up their food.

This evolution of diet seems related to the slow degradation of environmental conditions attested during this period in western Europe, with the generalization of more open landscapes, increasing aridity and more marked seasons.

Besides, a remodeling of the face is ontogenetically and along time observed, in relation with the evolution of the masticatory apparatus and especially with that of the mandibular lever arm. The post-canine diastemata become longer in the course of evolution; the free extremities of the nasals are always relatively long which contradicts the hypothesis according to which *Paloplotherium* may have had a trunk. At last the lineage *Fraasiolophus* can be distinguished by the presence of a deep malar fossa, probably related to a strong development of the maxillo-labialis superior muscle.

The orbit is always large and tends to increase in size, which indicates a good development of the vision and its increasing role in the life relations. A peculiar type of epitympanic sinus could have been used as a resonance chamber insuring a certain amplification of sounds before their transmission to the eardrum. The endocranial cast reveals a relatively large brain with an advanced degree of gyrencephaly.

Beside the role eventually played in food research and social relations, these neurophysiological abilities, also related to an advance in cursorial fitness, could have contributed to the survival of these animals facing the predation pressure of the first fissipede carnivores and the competition with new immigrant herbivores after the "Grande Coupure".

On the basis of some shared apomorphies with the Pachynolophinae, which prevent from considering the latter as Equidae (molarization of the premolars, reduction of the premaxilla dorsal apophysis, peculiar epitympanic sinus, splitting of the jugular process), the hypothesis of an autochthonous origin of *Plagiolophus* issued from a form near *Propalaeotherium*, is once again proposed and discussed. Finally, intra-generic relationships are taken into consideration.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Gattung *Plagiolophus* ist vor allem in Westeuropa vom Mitteleozän bis zur Mitte des Oligozäns über mehr als 15 Millionen Jahre (Niveau MP 12 bis 25) dokumentiert. Neunzehn Arten werden beschrieben, darunter zwei neue Arten *P. ringeadei* n.sp. und *P. mamertensis* n.sp. Anatomische Veränderungen und die Abwandlung gewisser progressiven Tendenzen erlauben die Einteilung in drei Untergattungen *Paloplotherium*, *Fraasiolophus* nov. und *Plagiolophus* s.s. Die Gattung bietet ein breites Spektrum, was Wuchs und Gewicht betrifft. Das Gewicht wird auf weniger als 10 kg bis auf mehr als 150 kg geschätzt. Die ausführliche Schilderung des Schädels mehrerer Arten wird hier zum ersten Mal geboten.

Trotz bedeutender Abweichungen während der Evolution im Lauf dieser langen Zeit bietet das Gebiss eine große Gleichartigkeit im Bau, was die Einordnung von Bruchstücken oder einzelnen Zähnen erschwert. Sie wird von einer ziemlich großen Heterodontie gekennzeichnet; die Prämolaren sind wenig molarisiert und erfahren im Lauf der Zeit eine gewisse Reduzierung, während die Molarisierung paradoxerweise einigermaßen zunimmt. Die Hypsodontie wächst, die ersten *Plagiolophus* sind kaum weniger brachyodont als *Propalaeotherium* und die letzten sind fast so hypsodont wie *Merychippus* des unteren Miozäns. Die oberen Molaren gehen von einem Typus mit breiter Kaufläche, kaum schrägen Lophen und abgerundeten Innenhöckern zu einem schmaleren Typus mit vorn eingengter Kaufläche und inneren, dem Ectoloph parallel laufenden Lophen über; die M3 verlängern sich immer mehr.

Der Zahnschmelz zeigt waagerechte Schreger-Bänder, deren verschwommene Grenzen nur in der Mitte der Schicht liegen. Das Dentin weist einen hohen Prozentsatz von Perikanalikulardentin. Der Zement der Krone fehlt bei den alten Formen, nimmt aber bei den jüngeren zu, bis er die Gruben der Kaufläche ausfüllt.

Der Kaumuskelapparat weist eine zunehmende Vorherrschaft des Schläfenmuskels auf, dabei haben die Pterygoidien wahrscheinlich eine bedeutende Rolle bei den seitlichen Bewegungen, die mit dem zweiphasigen Kauen im Zusammenhang stehen.

Die Evolution des Gebisses sowie der Kaumuskel und die Verteilung der Kaukräfte weisen darauf hin, dass die Gattung *Plagiolophus* im Lauf ihrer langen Geschichte von der Nahrungsart der Blätterfresser ("browsers") zu einer gemischten Nahrungsart ("mixed feeders") und dann zur Nahrungsart der Grassfresser ("grazers") überging. Ihr verhältnismäßig langer Hals erlaubte außerdem diesen Tieren auf mehrere Schichten der Vegetation zuzugreifen und die Kraft der Nackenmuskulatur lässt an die Möglichkeit mächtiger ruckartiger Kopfbewegungen denken, um die Nahrung abzurupfen.

Diese Veränderung der Ernährungsweise hängt wahrscheinlich mit der zunehmenden

Verschlechterung der Umweltverhältnisse im Lauf dieser Zeitspanne in Westeuropa zusammen; das heißt mit allgemein offenerer Umwelt, zunehmender Dürre und scharf getrennten Jahreszeiten.

Andererseits kann man eine ontogenische und zeitgebundene Veränderung des Gesichts beobachten, in Zusammenhang mit der Entwicklung des Kauapparates und insbesondere des Kieferhebels. Die postcaninen Diastemata erweitern sich im Lauf der Evolution; die freie Spitze der Nüstern bleibt verhältnismäßig lang, was der Hypothese widerspricht, dass die *Paloplotherium* einen Rüssel hatten; zuletzt unterscheidet sich die Linie *Fraasiolophus* durch eine tiefe präorbitale malare Grube, die mit einer starken Entwicklung des maxillo-labialis superior Muskels zusammenhängt.

Die Augenhöhle ist jedenfalls groß und trachtet danach größer zu werden, was auf eine ordentliche Entwicklung der Sehkraft deutet sowie auf ihre wachsende Rolle im Sozialleben. Eine besondere Form des sinus epitympanicus hat vielleicht als Resonanzkörper gedient, was eine Verstärkung der Töne ermöglicht, bevor sie das Tympanon treffen. Der Abguss des Innern des Schädels zeigt ein ziemlich voluminöses schon windungsreiches Gehirn.

Diese neurologischen Fähigkeiten die mit den Fortschritten der Lauffähigkeit zusammenhängen, haben möglicherweise eine Rolle bei der Suche nach der Nahrung und eventuell beim Sozialleben gespielt. Darüber hinaus haben sie vielleicht dazu beigetragen, diesen Tieren zu erlauben, der Raublust der ersten neuzeitlichen Fleischfresser und der Konkurrenz der neuen nach der "Grande Coupure" einwandernden Grassfresser zu widerstehen.

Aufgrund der mit den Pachynolophinae gemeinsamen apomorphen Züge, die es verbieten diese Tiere als Equidae zu betrachten (Molarisierung prozeß der Prämolaren - Verkleinerung der Rückapophyse des Prämaxillars - eigenartiger sinus epitympanicus - Verdoppelung des jugularen Prozesses), wird die Hypothese eines autochthonen Ursprungs des aus einer *Propalaeotherium* nahe stehenden Form entstehenden *Plagiolophus* wieder vorgeschlagen und besprochen. Zuletzt werden die Verhältnisse zwischen den verschiedenen Arten erläutert.

INTRODUCTION

Le genre *Plagiolophus* constitue un élément important des faunes de Mammifères fossiles en Europe occidentale ⁽¹⁾, depuis l'Eocène moyen (niveau biochronologique MP 12) jusqu'à la base de l'Oligocène supérieur (MP 25). Les restes abondants découverts dans de nombreux gisements, où ils constituent parfois une part prépondérante des récoltes, témoignent d'une grande réussite écologique. C'est aussi le genre de Palaeotheriidae qui a survécu le plus longtemps, apparemment peu affecté par la Grande Coupure de la limite Eocène-Oligocène; sa durée de vie peut être estimée à plus de 15 millions d'années, probablement de -45,2 MA à -28,3 MA (Escarguel *et al.* 1997).

Le groupe des plagiolophes, dont les premiers représentants découverts avaient d'abord été confondus par Cuvier dans le genre *Palaeotherium*, a été individualisé en tant que genre indépendant presque en même temps par Pomel (1847) sous le nom de *Plagiolophus* et par Owen (1848) sous celui de *Paloplotherium*. Une certaine confusion a régné longtemps entre ces deux dénominations, notamment dans les collections; pourtant Rüttimeyer avait reconnu dès 1862 l'antériorité du travail de Pomel,

¹ Le genre est en effet connu uniquement dans ce domaine; le fossile le plus oriental est un fragment de mandibule trouvé en Bulgarie (Nikolov & Heissig 1985), mais il s'agit de toute évidence d'un émigrant.

mais c'est surtout Stehlin (1904a, 1904b) qui a assuré la stabilité de la nomenclature en imposant durablement l'appellation de *Plagiolophus*.

Depuis ces travaux, le concept de *Plagiolophus* s'est progressivement décanté et précisé, en même temps que de nouveaux genres apparentés étaient reconnus. Depéret (1917) en a soustrait l'espèce *codiciensis* du Calcaire Grossier parisien (MP 13) dont il a fait le type du genre *Paraplagiolophus* sur la base de la morphologie du museau. En 1993, Checa Soler a décrit sous le nom de *Metaplagiolophus atoeae* un nouveau Palaeotheriidae espagnol de l'Eocène moyen. Enfin j'ai récemment étudié un arrière-crâne malheureusement sans dents, représentant d'un nouveau genre qui semblerait avoir des affinités avec les plagiolophes (Remy 1999a).

Cependant l'unité systématique de ceux-ci a été remise en question par Brunet et Jehenne (1989). Ils ont en effet réaffirmé la validité du genre *Paloplotherium* pour les espèces anté-oligocènes en faisant ressortir que les spécimens-type d'Owen et de Pomel présentaient des différences importantes particulièrement au niveau de la morphologie crânienne. Toutefois, cette prise de position ne me paraît pas entièrement justifiée (Remy 1994, 1999b, 2000b) et je persiste à concevoir les plagiolophes éocènes et oligocènes comme constituant une seule et même entité générique; je ne manquerai pas de revenir sur cette question.

Le présent travail a pour objet d'apporter un certain nombre d'observations nouvelles sur le genre *Plagiolophus* ainsi conçu. Ces observations porteront sur la dentition, mais aussi et surtout sur l'anatomie crânienne. En effet, celle-ci n'a été que peu décrite en dehors du travail déjà cité de Brunet et Jehenne. Le recensement du matériel révèle pourtant que l'on dispose pour plusieurs espèces de crânes et/ou de fragments crâniens porteurs d'informations ostéologiques, dont certains sont même connus depuis l'époque de Cuvier. On trouve certes des observations dispersées dans divers articles mais elles sont occasionnelles et fragmentaires et souvent cantonnées à une seule région anatomique, et spécialement à la morphologie de l'ouverture nasale. De plus, certains des spécimens dont il va être question, et qui étaient déjà connus dans la littérature, n'avaient été que très incomplètement dégagés. J'ai eu la possibilité d'en préparer quelques-uns, ce qui m'a permis de mettre au jour des structures inaccessibles jusqu'alors.

MATERIEL ET METHODES

Ce travail se situe dans le prolongement de ceux que j'ai consacrés aux genres *Palaeotherium* (Remy 1992) et *Leptolophus* (Remy 1998). On doit s'y reporter pour les considérations générales concernant la méthodologie.

En raison des multiples renvois au travail de Brunet et Jehenne (1989), la date de cette publication ne sera habituellement pas mentionnée dans le texte. Dans les descriptions, je soulignerai par le sigle (B & J) les caractères que ces auteurs ont signalés.

Matériel

Il est exclu de pouvoir donner une liste exhaustive des gisements et du matériel à

rapporter au genre *Plagiolophus*, en raison de l'impossibilité d'identifier spécifiquement certains spécimens et de l'existence de nombreux points fossilifères qui n'ont livré que des fragments indéterminables. On trouvera cependant en tête de chaque espèce une liste aussi complète que possible des spécimens qui leur sont attribuables avec leurs principaux gisements.

Le matériel de comparaison est resté fondamentalement le même que pour les publications ci-dessus; dans les tests biométriques, les Equidés ont été le plus souvent scindés en Equidés hypsodontes et brachyodontes, parce que, comme Radinsky l'a observé (1984), l'évolution et les relations allométriques dans les deux groupes divergent parfois fortement. En ce qui concerne les formes de l'Eocène inférieur, je n'ai disposé que des données crâniennes du type de *Pliolophus vulpiceps*, dont le genre a été revalidé récemment, et dont le statut systématique à la base des Equidés s'est trouvé confirmé dans le même temps (Froehlich 1999, 2002).

Biométrie

La définition des paramètres est donnée dans les tableaux 1 et 2 et sur la fig. 1. Des estimations de l'âge absolu des gisements sont proposées dans le tableau 3. Les mesures crâniennes concernant *Plagiolophus* sont rassemblées dans le tableau 38. Se reporter aux travaux précédents (Remy 1992, 1998) pour ce qui concerne les données comparatives.

Pour interpréter les données en tenant compte des phénomènes d'allométrie, j'ai utilisé comme précédemment leurs valeurs logarithmiques (\ln_x). Les droites de régression portées sur les graphiques sont les axes principaux réduits (major axis), dont l'équation a été calculée ici selon la méthode de Sokal *et al.* (1995) avec :

pour pente : $b = \pm s_Y / s_X$ et pour interception de Y : $a = (\Sigma_Y/N) - b*(\Sigma_X/N)$.

Pour apprécier la valeur relative d'une donnée particulière y_i , j'ai fait usage des transformées adimensionnelles proposées par Radinsky (1984) :

$$w_i = e^{[\ln Y_i - \ln a + b \ln X_i]}$$

Les observations biométriques crâniennes ont été malheureusement fondées dans la plupart des cas sur un très petit échantillonnage; je n'ai donc pas recherché dans quelle mesure les phénomènes décelés et les courbes d'allométrie avaient un caractère significatif; ils doivent être plutôt considérés comme des hypothèses de travail. C'est la concordance des résultats obtenus avec différents paramètres qui donne une certaine assise aux conclusions fonctionnelles qui ont pu être faites.

Les taux d'évolution sont donnés en darwin selon la formule:

$$d = \delta_{\ln(y)} / \delta_t$$

dans laquelle le temps t est exprimé en MA. Pour calculer ces taux on a pris en compte la régression du paramètre sur le temps (et non pas l'axe principal réduit).

$$SMST = \bar{X}(IP2...M3) \times LDMX$$

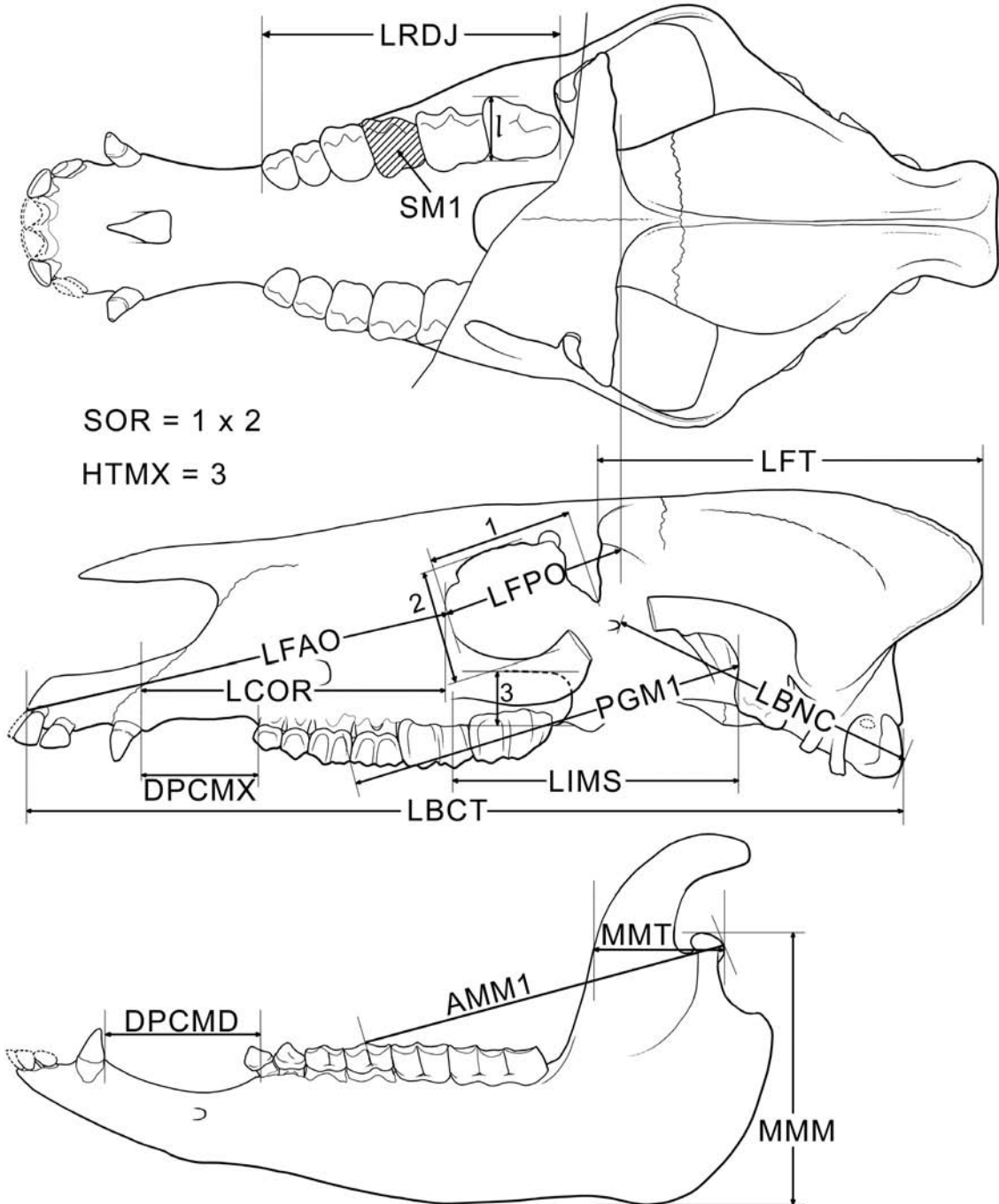


Fig. 1.— Définition des paramètres osseux. Voir tabl. 3.

Les dents comme paramètres de référence de la stature générale

La comparaison d'espèces de taille différente fait intervenir la notion d'allométrie. Mais les paramètres représentatifs de la stature générale, comme le poids du corps, sont le plus souvent inaccessibles à partir du matériel fossile. Avec des spécimens plus ou moins fragmentaires, on est ainsi dans l'obligation de rechercher d'autres paramètres de référence. Les dimensions du crâne et en particulier la longueur basicrânienne peuvent être utilisées dans ce but, car elles sont étroitement corrélées au poids ⁽²⁾.

C'est ainsi que j'ai pris en compte une mesure de longueur totale du crâne (LBCT) pour déterminer le degré d'encéphalisation (Remy 1978; ici p. 47). Toutefois ce paramètre convient mal à une étude fonctionnelle, car il intègre la longueur faciale qui évolue fortement chez les Périssodactyles. En conséquence Radinsky (1984) a préconisé de se référer plutôt à la longueur du neurocrâne, qui est une donnée particulièrement stable, conservatrice. Pour des raisons de commodité de mesure, j'ai cependant remplacé son paramètre BRCL par un paramètre légèrement modifié, LBNC (Remy 1992, 1998, 2000; voir annexe 2).

Malheureusement cette variable elle-même n'a été que rarement mesurable avec le matériel fragmentaire à ma disposition en particulier chez le genre *Plagiolophus*. Pour tenter une analyse fonctionnelle de celui-ci, il m'a donc fallu faire appel à d'autres critères d'évaluation de la stature générale, à savoir des mesures prises sur les rangées dentaires. Divers types de mesures peuvent être envisagées dans ce but (voir par ex. Fortelius 1985).

La surface de la rangée dentaire jugale, dont SMST représente ici une évaluation conventionnelle (tableau 3), est une première donnée susceptible d'être prise en compte. Mais elle présente, comme la longueur de la rangée dentaire jugale maxillaire ou mandibulaire (LRDJ), l'inconvénient d'intégrer les changements évolutifs liés au plus ou moins grand développement de la série prémolaire et des dernières molaires, particulièrement marqués chez *Plagiolophus*.

On peut aussi se référer à des mesures des dents prises individuellement. Les M1 comptent parmi les dents jugales les moins sujettes à modifications adaptatives, sans doute à cause de leur situation au milieu de la rangée dentaire (Gingerich 1974). Les éléments crâniens étant habituellement dépourvus de leur mandibule, c'est donc la surface de la M1/ que j'ai retenu comme référence. Pour l'évaluer, deux méthodes ont été mises en oeuvre. La plus simple consistait à faire le produit de 2 dimensions perpendiculaires; j'ai substitué au produit longueur x largeur retenu le plus souvent (Gingerich *et al.* 1982, Fortelius 1985, Legendre & Bachelet 1993), le produit du grand diamètre de la dent par la mesure perpendiculaire ($D \times d$), car ce sont en général les mesures qui présentent la plus faible variabilité chez les Palaeotheriidae (Remy 1967). Mais ce produit est influencé par le plus ou moins grand développement du parastyle. J'ai donc réalisé aussi dans certains cas des mesures de la surface réelle de la dent selon son plus grand contour (SM1) ⁽³⁾. Il faut noter que ces deux types de mesures ne sont pas

² Fortelius (1985) par exemple donne un coefficient de corrélation r de 0,981 entre la longueur condylo-basale totale CBL, et le poids du corps chez un ensemble de 46 espèces d'Ongulés.

³ Obtenues à partir de photos en plan et à l'aide du logiciel de mesure Image Tool produit par l'UTHSCSA (the University of Texas Health Science Center in San Antonio).

directement associables, car la première ne fournit qu'une valeur conventionnelle, généralement plus forte que la surface réelle.

Peut-être faut-il rappeler que c'est la racine carrée de ces divers paramètres de surface qui a été prise en compte pour la confrontation avec des caractères unidimensionnels.

Les corrélations entre les paramètres dentaires ($SM1^{0,5}$ et $SMST^{0,5}$) et la longueur du neurocrâne sont bonnes et proches de l'isométrie pour l'ensemble des Equoidea (Remy 1998, tabl. 10), ce qui correspond à des relations surface / volume de nature géométrique plutôt que métabolique (tabl. 39: $b = 0,651$ avec $SM1$ et $0,669$ avec $SMST$ relativement à $LBNC^3$) (Gingerich *et al.* 1982). Mais il semble y avoir des variations non négligeables selon les groupes considérés, vraisemblablement en raison de relations différentes entre la surface des dents et la stature générale ou en raison d'un développement différent des divers secteurs de la dentition. On peut observer ainsi une tendance vers une macrodontie relative chez les grands animaux (Equidés brachyodontes : $b = 1,153$ pour $SM1^{0,5}/LBNC$) ou au contraire vers une microdontie relative (Equidés hypsodontes : $b = 0,803$; *Palaeotherium* : $b = 0,831$) (tabl. 39).

Chez *Leptolophus*, la relative macrodontie de la $M1/$ ($w = 1,24$ par rapport à la pente des Equoidea), m'a amené (Remy 1998) à préférer pour l'étude de ce genre la variable $SMST^{0,5}$ qui se rapprochait mieux de la norme générale.

Dans ce contexte, le genre *Plagiolophus* présente des relations assez particulières. $SM1^{0,5}$ se situe plutôt en-dessous de la courbe d'ensemble des Equoidea, mais on observe une allométrie nettement positive de cette variable en fonction de $LBNC$ ($b = 1,170$). Au contraire, l'allométrie de $SMST^{0,5}$ est négative ($b = 0,883$). Ces divergences pourraient être liées à une macrodontie au niveau des molaires et à la réduction de la surface des prémolaires chez les grandes formes. Mais ces relations allométriques, bien qu'affectées de coefficients de corrélation assez élevés ($r = 0,813$ et $0,668$ respectivement), sont établies sur un trop petit échantillonnage pour être significatives ($N = 5$!!). Il m'est donc apparu nécessaire de confronter les résultats obtenus avec chacun de ces deux paramètres dans l'étude des divers caractères crâniens.

Iconographie

Comme précédemment, les dessins de crânes sont des reconstitutions effectuées à partir d'un spécimen plus ou moins complet ou d'un ensemble de fragments, en corrigeant dans la mesure du possible les déformations subies post mortem par ce matériel; l'utilisation de traits pleins, de tiretés ou de pointillés permet de distinguer le degré de certitude des tracés (Remy 1992 p. 111). La présentation de l'état actuel des fossiles est assuré par les planches stéréophotographiques. La nomenclature des structures anatomiques est donnée dans le tableau 5.

Techniques histologiques

Elles seront succinctement évoquées au chapitre Histologie.

SIGLES DES COLLECTIONS

- BMNH: British Museum (Natural History)
EMA: Ecole des Mines, Alès.
FMO: Lab. de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Evolution, Montpellier.
FPO: Lab. de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Poitiers.
FSL: Université Claude Bernard, Lyon.
GMH: Geiseltal Museum, Halle.
HLD: Hessisches Landesmuseum, Darmstadt.
IPS: Institut de Paleontologia M. Crusafont, Sabadell.
ITÜ: Institut und Museum für Geologie und Paläontologie, Tübingen.
MAV: Musée Requien, Avignon
MGL: Musée Géologique, Lausanne.
MMA: Museum d'Histoire Naturelle, Marseille.
MNHN: Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
MPU: Musée Crozatier, le Puy en Velay.
MTB: Muséum d'Histoire Naturelle, Montauban.
MTO: Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse.
NMB: Naturhistorisches Museum, Basel.
SMNS: Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart.
STUS: Universidad de Salamanca.

CADRE SYSTEMATIQUE

- PERISSODACTYLA OWEN, 1848
EQUOIDEA HAY, 1902
PALAEOTHERIIDAE BONAPARTE, 1850 (s.l. Remy 1976)
Sous-famille PALAEOTHERIINAE BONAPARTE, 1850
Tribu PALAEOTHERIINI BONAPARTE, 1850
Genre *Palaeotherium* CUVIER, 1804
Sous-genre *Palaeotherium* CUVIER, 1804
Sous-genre *Franzenitherium* REMY, 1992
Genre *Pseudopalaeotherium* FRANZEN, 1972
Genre *Cantabrotherium* CASANOVAS & SANTAFÉ, 1987

Genre *Franzenium* CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989

Genre *Mekodotherium* REMY, 2000

Tribu LEPTOLOPHINI nov.

Genre *Leptolophus* REMY, 1965

Tribu PLAGIOLOPHINI REMY, 1976 ⁽⁴⁾

Genre *Plagiolophus* POMEL, 1847

Sous-genre *Plagiolophus* POMEL, 1847

Sous-genre *Paloplotherium* OWEN, 1848

Sous-genre *Fraasiolophus* nov.

Genre *Paraplagiolophus* DEPÉRET, 1917

Genre *Metaplagiolophus* CHECA, 1993.

Taxons invalidés ou rapportés à d'autres genres

"*Paloplotherium castrense* GERVAIS", in Roman 1903, p. 601. - Franzen 1968 : rapporté à *Palaeotherium castrense castrense*.

"*Paloplotherium Castrense* NOULET", in Roman 1903, p. 563. - Franzen 1968 : rapporté à *Palaeotherium castrense robiacense*.

Paloplotherium codiciense GAUDRY, 1865 (alias *Plagiolophus codiciensis* in Stehlin 1904b etc.) - Synonyme objectif de *Paraplagiolophus codiciensis* DEPÉRET, 1917.

"*Paloplotherium codiciense* GAUDRY" in Rüttimeyer 1862 : 18-19. - Franzen 1968 : rapporté à *Palaeotherium ruetimeyeri ruetimeyeri*. Le maxillaire (non figuré) auquel Rüttimeyer fait allusion présenterait des dimensions intermédiaires entre *Palaeotherium castrense* et *Paraplagiolophus codiciensis* qui peuvent justifier cette attribution. Ce dernier genre est cependant présent à Egerkingen.

Paloplotherium connectens, in Blainville 1839-1864, genre *Anoplotherium*, p. 93 : lapsus calami; (de même, ibid. pl.IX : *Paloplotherium annecteus*).

Paloplotherium Depereti STEHLIN, 1902. - Franzen 1968 : synonyme subjectif récent de *Palaeotherium eocaenum*.

Paloplotherium magnum RÜTIMEYER, 1891. - Stehlin 1904a : synonyme subjectif récent de *Palaeotherium castrense*; Franzen 1968 : synonyme subjectif récent de *Palaeotherium castrense castrense*.

"*Paloplotherium magnum* RÜTIMEYER, 1891", in Depéret 1894 = *Palaeotherium castrense castrense*.

"*Paloplotherium magnum* RÜTIMEYER, 1891", in Depéret et Carrière 1901. - Franzen 1968 : rapporté à *Palaeotherium castrense castrense* (p. p.) et *Palaeotherium castrense robiacense* (p. p.).

Paloplotherium Rüttimeyeri STEHLIN, 1902. - Franzen 1968 : nomen nudum. Repris par Stehlin (1904b) comme *Palaeotherium Rüttimeyeri*.

Plagiolophus minutus RÜTIMEYER, 1862. - Stehlin 1904b : *nomen dubium*

⁴ Voir page 170.

(*Propalaeotherium parvulum?* ou *Anchilophus depereti?*).

Plagiolophus nouleti STEHLIN, 1904a. - Remy 1965 : rapporté à *Leptolophus nouleti* (STEHLIN, 1904a).

Plagiolophus plesiomorphicus CHECA-SOLER, 1997. - *Nomen dubium*. Checa-Soler fonde, avec quelque hésitation, ce nouveau taxon sur une mandibule de Capella (MP 14) comportant D/2-D/4-M/1 (IPS-5757) et il lui rapporte également une M/3 de Sant Jaume de Frontanyà 1. Mais l'appartenance de la mandibule de Capella au genre *Plagiolophus* me paraît hautement improbable : sa taille est beaucoup plus faible que celle de tous les *Plagiolophus* connus; l'allongement de D/3+D/4 par rapport à M/1 indique une série prémolaire trop allongée; l'étrécissement relatif de ces dents est plus accentué que sur tous les spécimens juvéniles de *Plagiolophus* que j'ai pu observer, et elles sont dépourvues de cingulums contrairement aux dents de lait de *Plagiolophus*. Pour ce qui est de "l'éperon" (paraconide) de la D/3, habituel chez *Plagiolophus*, on le retrouve sur les D/2 d'autres genres et notamment chez *Anchilophus*; il correspond seulement dans ce cas à un degré de molarisation relativement faible de la série lactéale et ne constitue donc qu'un caractère plésiomorphe de peu de valeur taxonomique de même que les autres particularités citées par Checa Soler, série complète de prémolaires, absence de cément coronaire...

Quant à savoir s'il s'agit effectivement d'un nouveau taxon, qui justifierait au moins la validité du nom spécifique, la pièce n'est pas suffisamment représentative, compte tenu de la faible caractérisation des molaires inférieures chez les Palaeotheriidae et de la médiocre documentation concernant leur dentition de lait.

Plagiolophus siderolithicus PICTET & HUMBERT, 1869. - Stehlin 1904b : synonyme subjectif récent (*pro parte*) de *Plagiolophus* cf. *minor* et *Plagiolophus annectens*; Franzen 1968 : synonyme subjectif récent (*pro parte*) de *Palaeotherium siderolithicum*.

Plagiolophus tenuirostris POMEL, 1853. - Stehlin 1904b : *nomen dubium*, synonyme subjectif récent de *Plagiolophus minor*.

Plagiolophus valdensis PICTET & HUMBERT, 1869. - Stehlin 1905 : synonyme subjectif récent (*pro parte*) de *Anchilophus gaudini*, *Lophiotherium cervulum* et *Plagiolophus* cf. *minor* (*P. annectens*).

REVISION SYSTEMATIQUE ET DESCRIPTIONS

Genre *PLAGIOLOPHUS* POMEL, 1847

Espèce-type : *Plagiolophus minor* (CUVIER, 1804) POMEL, 1847

Synonymie :

Cuvier 1804 : *Palaeotherium pro parte* (*Palaeotherium minus*).

Pomel 1847 : *Palaeotherium* (*Plagiolophus*).

Owen 1848 : *Paloplotherium*.

Stehlin 1904b : *Plagiolophus* POMEL, 1847.

Brunet & Jehenne 1989 : *Plagiolophus* POMEL, 1847; *Paloplotherium* OWEN, 1848 (les espèces éocènes).

Publication originale : POMEL A. 1847: 586.

Sous-genres : *Plagiolophus*, *Paloplotherium*, *Fraasiolophus*.

Espèces rapportées : voir aux trois sous-genres.

Répartition biochronologique : MP 12 à MP 25, Eocène moyen (Lutétien) au début de l'Oligocène supérieur (Chattien).

Diagnose générique émondée, (d'après Depéret 1917, Viret 1958, Hooker 1986, Franzen et Haubold 1986, modifiée et complétée) :

Palaeotheriidae de taille moyenne à grande; longueur du crâne, 170 à 400 mm, longueur des rangées dentaires de P2-M3 de 60 à 121 mm, poids estimé de moins de 10 kg à plus de 150 kg. Dentition hétérodonte avec des prémolaires courtes et incomplètement molarisées et des molaires augmentant de taille vers l'arrière. Séries des prémolaires complètes chez les formes anciennes, P/1/ éliminées ontogéniquement de plus en plus précocement chez les formes plus récentes. Dents semi-hypsodontes; indice d'hypsodontie des dents jugales supérieures I_H (hauteur rectifiée / largeur), évoluant de 0,45 à 0,90, avec, aux molaires supérieures, une tendance progressive au surplomb des cônes internes par l'ectolophe. Développement de cément coronaire sur les dents jugales, de plus en plus épais vers l'arrière des arcades dentaires et s'accroissant phylétiquement; taux élevé de dentine péricanaliculaire. Styles des dents jugales supérieures bien développés; côtes médianes sur chaque lobe de l'ectolophe; paraconule bien séparé du protocône; métalophe ne se reliant à l'ectolophe qu'à un stade d'usure avancé; lophes transverses infléchis vers l'arrière et cuspidés tendant phylétiquement à s'aligner parallèlement au plan sagittal sur les dents non usées. P4/ avec ou sans mésostyle, souvent sans hypocône; métacône de P3/ se réduisant phylétiquement. Croissants des dents jugales inférieures non soudés à leur point de contact, avec des vallées internes bien creusées, présence d'un métastylide peu distinct du métaconide, sauf sur les molaires de lait; cingulum internes faibles ou inexistantes sur les molaires, et présence d'un hypoconulide sur M/1 et M/2; P/4 avec un talonide assez haut, mais souvent sans entoconide; talonide de P/3 court et peu crescentiforme.

Région faciale relativement allongée surtout chez les formes tardives. Diastèmes post-canins moyens à longs. Maxillaire élargi au niveau des canines, qui sont proéminentes latéralement, même chez les femelles. Museau généralement assez fin avec des incisives isométriques généralement bien décalées de profil. Incisure nasale plus ou moins profonde; le maxillaire participe à son rebord inférieur. Contact lacrymo-nasal en avant de l'orbite. Arcade zygomatique étroite, remontant fortement en arrière de l'orbite. Sa composante squamosale n'atteint pas l'angle de l'orbite. Celle-ci est relativement grande et de taille croissante phylétiquement. Ecart bizygomatique maximal reporté en arrière à proximité de l'articulation mandibulaire. Rétrécissement post-orbitaire situé près des apophyses frontales. Développement d'un sinus épitympanique dans le squamosal, mais pas d'annexes tympaniques ossifiées. Articulations squamoso-mandibulaires très obliques dorso-latéralement. Symphyse mandibulaire longue avec des incisives très proclives. Branche montante de la mandibule large antéro-postérieurement avec une forte apophyse coronoïde.

Autopodes plus sveltes que chez *Palaeotherium* avec un moindre appui sur les doigts latéraux. Trochlée de l'astragale plus oblique et plus creuse que chez

Palaeotherium.

Sous-genre **PLAGIOLOPHUS** POMEL, 1847

Espèce-type : *Plagiolophus minor* (CUVIER, 1804) POMEL, 1847

Synonymie :

Cuvier 1804 : *Palaeotherium pro parte (Palaeotherium minus)*.

Palaeotherium (Plagiolophus) POMEL, 1847.

Publication originale : Pomel A. 1847: 586.

Espèces rapportées :

Plagiolophus (Plagiolophus) ovinus (AYMARD, 1846) POMEL, 1853

Plagiolophus (Plagiolophus) ringeadei n.sp.

Plagiolophus (Plagiolophus) ministri BRUNET et JEHENNE, 1989

Plagiolophus (Plagiolophus) huerzeleri REMY, 2000

Plagiolophus (Plagiolophus) javali (FILHOL, 1877) STEHLIN, 1904.

Répartition biochronologique : MP 18 à MP 25, Eocène supérieur (Priabonien) au début de l'Oligocène supérieur (Chattien).

Diagnose subgénérique (d'après Brunet et Jehenne, modifiée) :

- Echancrure nasale peu profonde (toujours en avant de P2/).
- DPC plus long que chez *Paloplotherium*.
- Absence de fosse préorbitaire.
- Branche horizontale de la mandibule plus gracile que chez *Paloplotherium*.
- Dents jugales supérieures à lophes linguaux très obliques, proportionnellement plus étroites que chez *Paloplotherium*.
- Dents jugales inférieures à métaconide et métastylide non fusionnés au sommet.

Plagiolophus (Plagiolophus) minor (CUVIER, 1804) POMEL, 1847

(Fig. 2-5, 24d, 35f. Pl. 1 à 4, 16-1, 16-5)

Synonymie :

Cuvier 1804 : *Palaeotherium minus*.

Cuvier 1835, p. 100, 175, 234, 261... 368 et 420 : *Palaeotherium minus*; 1836, pl. 90-2, 92-1, 99, 109-2, 110-2 à -4, 115, 121-2 et -3, 125-2, 136-7, 145, 147.

Cuvier 1835, p. 178, 261 : *Palaeotherium minimum*; 1836, pl. 142-11bis.

Cuvier 1836 : *Palaeotherium curtum*, pl. 132-5, 136-2, -3 et -5.

Blainville 1839-1864, vol.4, p. 41 et 70 : *Palaeotherium minus* CUVIER, pl. VI.

Pomel 1847, p. 586 : *Plagiolophus minus* (CUVIER).

Gervais 1848-52, p. 63 et 1859, p. 112-113, pl. 13-4, pl. 14-4 à 7, pl. 29-1 à 3 : *Palaeotherium minus* (CUVIER).

Stehlin 1904b, p. 296, 313 : *Plagiolophus minor* (CUVIER).

Brunet & Jehenne : *Plagiolophus minor* (CUVIER).

Publication originale : Cuvier G. 1804 : 367, 471.

Autres publications : Brunet & Jehenne (1989); Remy (1978).

Type (holotype) : MNHN GY-545, une mandibule gauche avec P/2-(P/3)-M/3 ⁽⁵⁾.

Figuration : Cuvier (1804), pl. XI (34), fig. 1; Cuvier (1836), pl. 92 fig. 1; ici pl. 1-3.

Série-type : (MNHN) un palais avec I1/-C/ et (P3/)-(P4/)-M1/ droites, GY-524 (Cuvier 1836, pl. 136 fig. 2; Blainville 1839-1864 genre *Palaeotherium*, pl. 6); un crâne en vue ventrale avec P4/-M3/ droites et P3/-(M2/) gauches, GY-526 (Blainville ibid., pl. 6; ici, pl. 1-2); un arrière-crâne avec M3/ droite, GY-528 (Cuvier, pl. 136 fig. 3 et 5; Blainville ibid., pl. 6); un fragment de palais avec (M1/)-(M2/)-M3/ droites et (P4/)-M3 gauches, GY-546 (Cuvier, pl. 132 fig. 5; Blainville ibid., pl. 6); une mandibule avec (rac.P2)-P/3-M/3 droites et P/2-M/2 gauches, GY-527 (Cuvier, pl. 121 fig. 2 et 3; ici, pl. 2-1); une mandibule gauche avec P/2-M/2-(M/3), GY-604; une mandibule avec P/1-M/1, GY-646; des éléments de squelette post-crânien qui seront listés plus loin (voir p. 165).

A noter que le squelette sans tête de Pantin, figuré par Cuvier (1836, pl. 115) et par de Blainville (1839-1864, g. *Palaeotherium* pl. 6) est introuvable. Il en est de même pour plusieurs spécimens parmi lesquels deux mandibules (Cuvier 1836 pl. 125 fig. 2 et 3 et pl. 136, fig. 7) et des os des membres (p. 166).

Localité-type et stratum typicum : Plâtrières de Paris (Montmartre et Pantin), "1ère Masse du Gypse".

Principaux autres gisements : Gypse des environs de Paris (Orgemont, Romainville, Sannois), la Débruge, Bassin d'Aquitaine (La Grave, Le Saillant, Langlès, Les Ondes, St-Capraise-d'Eymet, Soumaillies...), Grès et Lignites de Célas (Ste-Croix-de-Brignon, Sauzet, Barjac, Vermeils...), Phosphorites du Quercy (Coanac 1, Escamps, Pécarel, Ravet, Rosières 2, Tabarly...), Montans, Le Puy, Ronzon, Villeneuve-la-Comptal, Allemagne (Frohnstetten, Grafenmühle 6, Möhren 6, 2, 23, 19, Oppertshofen 2, Weissemburg 2/9, Ronheim 1...), Suisse (Gösgen-Kanal, Obergösgen, Mormont-Entreroches), Angleterre (Bembridge limestone), Espagne (bassin de Salamanque), etc...

Répartition biochronologique : MP 18 à MP 22, Eocène supérieur (Priabonien) à Oligocène inférieur (Rupélien).

Diagnose émondée : La plus petite espèce du genre *Plagiolophus*; longueur de la rangée dentaire P/2 à M/3 de l'holotype (LRDJ) : 69 mm environ

D'après le matériel rapporté à l'espèce : Longueur basale du crâne (LBCT) ≤ 200 mm; longueur des rangées dentaires 57 à 73 mm au maxillaire, 60 à 70 mm à la mandibule. Crâne trapu, relativement haut et large. DPC longs (25 à 45% de LRDJ au maxillaire, 36 à 48% à la mandibule). Ouverture nasale échancrée jusqu'à 6 mm de P2/, courte participation du maxillaire à son rebord inférieur. Orbite de grande taille, en

⁵ Le lectotype choisi par Brunet & Jehenne 1989 (GY-527) n'est pas valide car il ressort indiscutablement du texte de Cuvier (1804) que l'espèce *Palaeotherium minus* est fondée sur la mandibule GY-545.

position assez antérieure, refermée à l'arrière sur plus de la moitié de sa hauteur. Foramen optique confluent avec son homologue : un seul canal optique. Présence d'un foramen post-glénoïdien. Recessus supra-méatique peu profond. Pas de participation de la mastoïde au processus jugulaire. Branche horizontale de la mandibule relativement basse avec un bord antérieur peu redressé et des incisives proclives, assez projetées en avant. Branche montante relativement haute. Dents jugales relativement hypsodontes (I_H des molaires supérieures 0,70 à 0,86). Cuspides des dents supérieures allongées parasagittalement et plus resserrées dans le plan frontal que chez *P. annectens*. Cément coronaire assez épais.

Commentaires

Un chapitre particulier traitera du squelette post-crânien chez le genre *Plagiolophus*, avec en particulier les données concernant *P. minor*. Se reporter à la page 165.

Dans la 2^{ème} édition des "Ossements fossiles", Cuvier affirme avoir décelé dans le Gypse de Paris une espèce encore plus petite que "*Palaeotherium minus*", qu'il dénomme "*P. minimum*" ("taille du lièvre au lieu du mouton"). Quatre ou cinq mandibules (dont celle que Brunet & Jehenne avaient retenue comme lectotype de *Plagiolophus minor*) auraient été à la base de cette définition (fide de Blainville). Cependant, Cuvier est apparemment revenu sur ces attributions puisque les mandibules en question retrouvent leur appellation de *Palaeotherium minus* dans la 4^{ème} édition de son travail, où ne figure plus sous le nom de *P. minimum* qu'un fragment distal de Mt III (1836: pl. 142-11bis). Cette pièce est d'interprétation douteuse, et me paraît trop précaire pour faire admettre l'existence d'une espèce minuscule de *Plagiolophus*.

Heissig (1978) de son côté, fait état de très petites dents provenant de divers gisements karstiques d'Allemagne du Sud d'âge MP 21 et MP 22; il s'abstient de les assimiler à l'espèce *minor* en raison de ces faibles dimensions et les mentionne comme *P. cf. minor*. De même, on en trouve occasionnellement dans des gisements français contemporains [Ronzon (MPU), Ruch (FPO sans n°)]. Il s'agit probablement dans tous les cas de représentants tardifs de la lignée *minor*. En effet, contrairement à la tendance le plus souvent observée chez les lignées de mammifères, il semble y avoir chez *P. minor* une réduction progressive de la taille au cours du temps; du moins, c'est ce que l'on peut mettre en évidence au niveau de la dentition (voir p. 182). A défaut de documents probants (je n'ai cependant pas vu tout le matériel allemand), on ne peut songer actuellement à distinguer spécifiquement, ni même au niveau subsppécifique les petits spécimens en question.

En tout état de cause, il semble que cette espèce soit très ubiquiste, et soit présente dans presque tous les gisements à grands mammifères d'Europe occidentale dans la fourchette de temps de MP 18 à MP 22. **Mais dans beaucoup de ces gisements, cette présence n'est fondée que sur du matériel dentaire plus ou moins fragmentaire qui ne permettrait pas, le cas échéant, de différencier des espèces vicariantes.**

Observations

Note sur la dentition

Remarque préliminaire

En dépit d'importantes dérives dans le temps, la dentition du genre Plagiolophus présente une morphologie relativement homogène. Une description synthétique de la dentition sera effectuée plus loin (voir p. 122). On ne donnera donc au niveau de chaque espèce qu'un développement des particularités éventuellement retenues dans la diagnose.

Dans les tableaux 6 et 7 sont données les mesures dentaires des spécimens du Gypse de Paris et de deux populations bien documentées de *P. minor*, La Débruge et Frohnstetten. Comparativement à celle de l'espèce parfois presque contemporaine *P. (Paloplotherium) annectens*, dont les dimensions peuvent également être très voisines (Stehlin 1904b), la dentition de *P. minor* se distingue morphologiquement par le franchissement d'un certain seuil de modernisation. Les dents jugales supérieures sont plutôt moins larges, les molaires supérieures sont pourvues de lophes plus allongés et plus resserrés; l'hypsodontie est un peu plus forte spécialement au niveau des cuspidés linguales ⁽⁶⁾ et les dépôts de ciment plus habituels et plus épais. Néanmoins cette différenciation ne s'apprécie qu'au niveau statistique et la détermination de dents isolées est délicate en l'absence de contexte biochronologique.

Anatomie crânienne

Matériel

C'est une espèce relativement bien documentée. La description suivante sera fondée essentiellement sur deux pièces. La plus importante est une tête (pl. 2-2 et 3-1) provenant des Phosphorites du Quercy, conservée au Musée de Montauban (MTB Ma-PhQ-349), et qui avait déjà été remarquée par Stehlin (1904). C'est cet auteur qui l'a attribué à l'espèce *minor* d'après les dimensions et la morphologie des dents, ainsi que d'après la configuration de l'ouverture nasale, semblable à celle du museau figuré par de Blainville et provenant du Gypse de Paris (1839-64, genre *Palaeotherium* pl. 6 en haut à gauche). C'est un magnifique spécimen, remarquable tant par l'absence de toute déformation que par l'excellent état de surface de l'os. En raison de son état de conservation exceptionnel, ce spécimen justifiera une description très détaillée, qui servira souvent de base de comparaison pour les autres plagiolophes.

Il s'agit d'un adulte possédant des M3 déjà nettement abrasées (cependant les sutures entre les différents os sont restées très lisibles), et vraisemblablement d'un mâle à cause de la grosseur de ses canines (voir plus loin).

La pièce était restée engagée dans le sédiment d'origine, une argile rouge à grains de sidérolithique, fortement consolidée par des travées de calcite; j'ai libéré la mandibule et dégagé les fosses orbitaires et temporales ainsi que la cavité crânienne, dont j'ai donné autrefois une description du moulage artificiel (Remy 1978), description qui sera reprise ici.

⁶ Toutefois, l'indice d'hypsodontie de 0,95 attribué à la M2/ de SCX-100 (Remy 1985) ne tenait pas compte de la hauteur rectifiée. L'indice de cette dent selon l'évaluation actuelle est de 0,77.

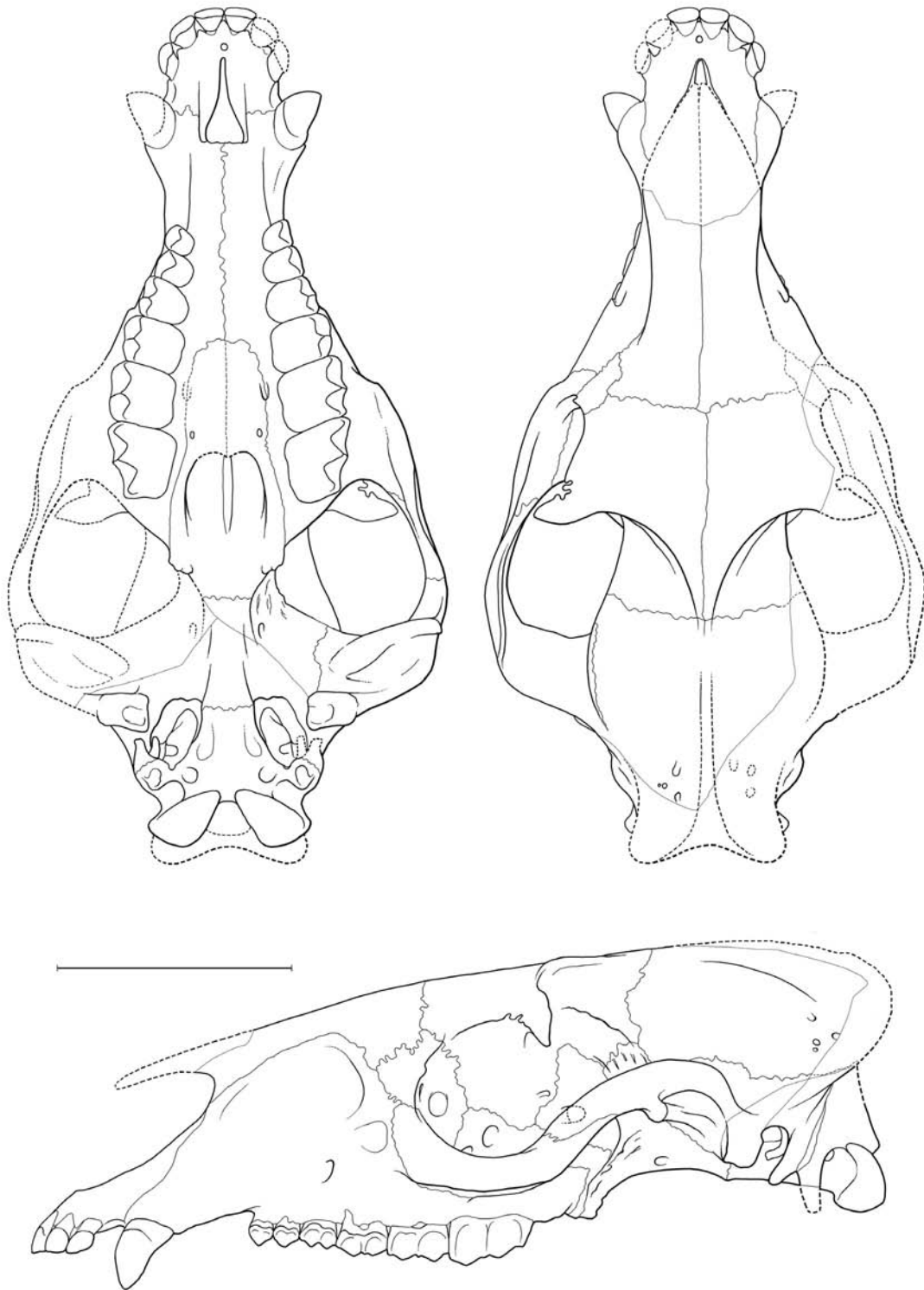


Fig. 2.— Crâne de *Plagiolophus minor*.

A partir du crâne MTB Ma-PhQ-349, complété par l'arrière-crâne MNHN GY-528. Échelle 5 cm.

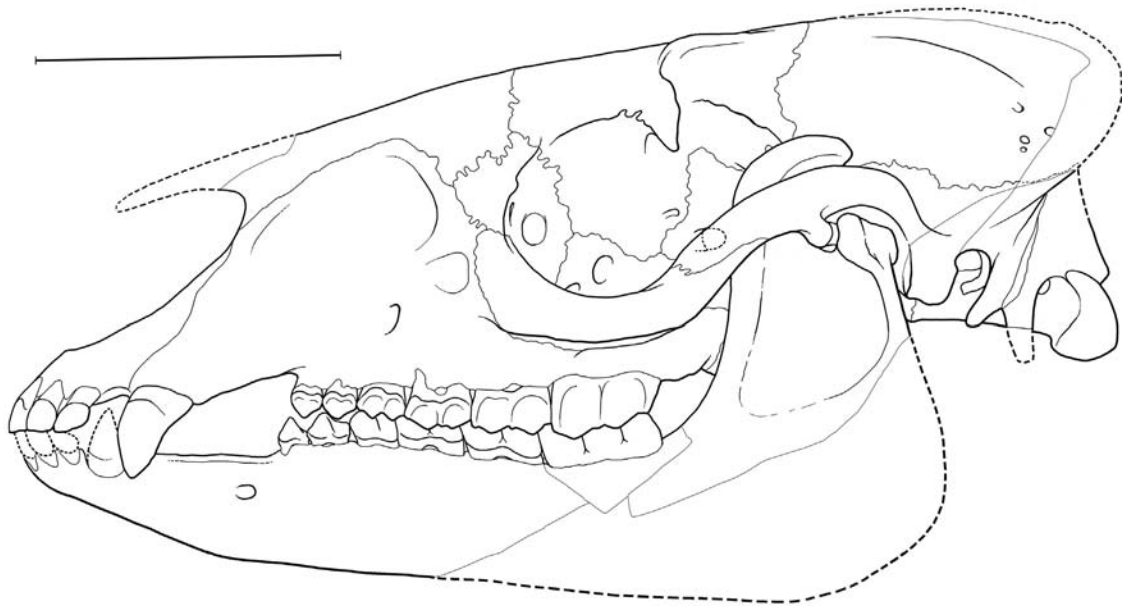


Fig. 3.— Reconstitution de la tête de *Plagiolophus minor*.

A partir de MTB Ma-PhQ-349, MNHN GY-528 et de FMO SCX-97 pour la région angulaire de la mandibule. Échelle 5 cm.

Cette tête osseuse est malheureusement mutilée vers l'arrière; les régions auditive et occipitale manquent et la mandibule gauche, seule conservée, est privée de toute la partie angulaire.

J'ai donc complété la description de cette espèce à l'aide d'une pièce du Gypse de Paris (MNHN GY-528), figurée par Cuvier (1836, pl. 136, fig. 3 et 5) sous le nom de "*Palaeotherium curtum*" puis par de Blainville (op. cit. pl. 6 en haut à droite) sous celui de *P. minus*. Ce fragment peu déformé comporte toute la base de l'arrière-crâne jusqu'à l'avant des apophyses post-glénoïdes et du basisphénoïde et jusqu'à la tubérosité maxillaire droite dans laquelle la M3/, en cours d'éruption, est conservée in situ (pl. 3-2). La morphologie de cette dent confirme l'attribution par de Blainville au taxon en question. Les quelques mesures osseuses et dentaires superposables au crâne MTB Ma-PhQ-349 attestent en outre que les deux spécimens devaient être de taille à peu près identique ce qui m'a permis de les associer pour réaliser la reconstitution proposée dans les fig. 2 et 3.

Plusieurs autres spécimens m'ont servi à contrôler cette reconstitution ou m'ont fourni des indications complémentaires ou un aperçu sur la variabilité morphologique de l'espèce :

FMO SCX-100 (Grès de Célas), déjà décrit (Remy 1985), comprend un fragment du massif facial d'une femelle juvénile avec la partie médiane du crâne.

MNHN GY-645, (Sannois) est un crâne dégagé par sa face ventrale dans un bloc

de gypse.

MNHN GY-529 (Gypse d'Orgemont) est un arrière-crâne assez délabré et incomplètement dégagé qui se caractérise par des dimensions relativement fortes.

NMB GC-650 (Gösgen-Kanal), quoique presque complet, est un crâne malheureusement très abîmé qui est resté en outre imparfaitement préparé.

Enfin j'ai eu entre les mains différents fragments provenant des Phosphorites du Quercy ou des Grès de Célas.

P. minor est bien représenté à la Débruge, mais le matériel, dispersé dans de nombreuses collections, y est le plus souvent très écrasé. Par suite, je n'ai pas trouvé d'informations ostéologiques complémentaires sur les pièces que j'ai eu l'occasion d'examiner.

Plusieurs crânes, que je n'ai pas vus, ont enfin été récoltés récemment à Soumailles par M. Ringeade qui m'a cependant confié la photo stéréoscopique de l'un d'entre eux, une femelle assez âgée avec des M3 notablement abrasées.

La tête des Phosphorites du Quercy, MTB Ma-PhQ-349

Région faciale

La longueur basicrânienne de Ma-PhQ-349 pouvait être à l'origine de 176 à 179 mm et le poids du corps a été estimé entre 9 et 14 kg (voir ci-dessous : évaluation du coefficient d'encéphalisation, p. 45). Le crâne de Soumailles semble avoir été un peu plus long. La longueur de la rangée dentaire maxillaire est de 60,8 mm, mais elle peut varier sur d'autres spécimens de 57 à 73 mm ⁽⁷⁾ (et à la mandibule de 60 à 70 mm). La hauteur à l'arrière de M3/ est d'environ 54 mm et la largeur bizygomatique maximale de 94 mm. Avec de telles dimensions ce crâne est remarquable par son aspect trapu. La face est modérément allongée : l'axe de l'orbite est à peine déporté en arrière de la mi-longueur -disposition archaïque- à peu près comme chez *Hyracotherium*; la longueur facio-orbitaire représente environ 60% de la longueur basicrânienne et la longueur faciale totale, 64% de cette même longueur; seuls les *Palaeotherium* présentent généralement une face plus courte. D'autre part la hauteur relative du crâne est plutôt plus grande que chez la moyenne des Equoidea.

Il en va de même pour la largeur relative : le crâne Ma-PhQ-349 est très large à l'arrière avec des arcades zygomatiques très écartées et de larges gouttières temporales. La largeur bizygomatique est toutefois moins importante sur le crâne de Soumailles et sur SCX-100 (Remy 1985, pl. 11 fig. 1). Il s'agit probablement d'un caractère influencé par le sexe, la taille des canines ou de leurs alvéoles indiquant que ces 2 derniers spécimens étaient des femelles.

Le museau est fin, mais relativement court. Le massif facial se rétrécit fortement vers l'avant jusqu'à la constriction post-canine; au-delà, l'extrémité du museau est dilatée par le relief de la canine sur le crâne du Quercy. Sur les deux autres spécimens, la

⁷ Depéret (1917) donne des valeurs plus faibles pour la longueur P2/-M3/ (57 à 65 mm), mais cette différence est peut-être due à des prises de mesure différentes (longueur au niveau occlusal et non pas longueur maximale).

dilatation antérieure est moindre, mais on retrouve cependant un net rétrécissement post-canin, qui n'existe pas chez *Palaeotherium*.

En vue ventrale, la courbure antérieure du museau est régulièrement arrondie, et les incisives, séparées des canines par un diastème pré-canin assez marqué, ont toutes des dimensions voisines. L'extrémité antérieure du palais est évidée par une vaste ouverture médiane de forme rectangulaire, allongée sagittalement, ménagée au carrefour des maxillaires et des prémaxillaires et à travers laquelle on aperçoit la symphyse des prémaxillaires, très courte et perforée par un petit canal incisif qui débouche sur la face antérieure du museau très près du rebord alvéolaire.

Le diastème post-canin est modérément allongé (30% de la longueur de la rangée dentaire jugale). Ce caractère présente semble-t-il une assez grande variabilité chez *P. minor*, avec une probable dérive dans le temps, de 25% chez GC-650 et 31-33% à la Débruge, jusqu'à 45% à Soumailles (Brunet et Jehenne notent même 48% à St-Capraise). Le palais est bordé à ce niveau par une crête rectiligne aiguë qui, partant de la P2/, s'émousse et s'évanouit en dépassant la canine. A l'arrière, la gouttière linguale ne s'élargit que très modérément et elle présente une configuration sans originalité : ouverture antérieure des choanes alignée sur le bord antérieur de M3/, canal post-palatin principal en face du protocône de M1/; cette région est stable chez les Palaeothériidés et les légères variations individuelles autour de cette disposition n'ont probablement pas de signification systématique.

L'ouverture nasale, ovoïde en vue antérieure, est assez large dans sa partie supérieure. Elle est relativement peu échancrée vers l'arrière : perpendiculairement au plan du rebord osseux de la rangée dentaire, son point le plus reculé se projette à 8 mm environ en avant de la P2/. Elle est limitée à sa base, et latéralement sur les deux tiers de sa hauteur, par le prémaxillaire, qui forme antérieurement un bourrelet large et arrondi, puis s'amincit postéro-dorsalement et se termine distalement en pointe. Une apophyse latérale du nasal, visible de profil comme une pointe fine s'avancant sur quelques millimètres en direction du prémaxillaire, est en fait une large lame osseuse tapissant la paroi supéro-latérale de la cavité nasale; son bord antérieur est nettement en relief du côté interne par rapport au maxillaire. L'extrémité libre des nasaux manque; ils s'avançaient vraisemblablement jusqu'à l'aplomb du bord antérieur de la canine. Le maxillaire constitue le rebord de la fenêtre nasale sur les 4 mm séparant nasal et prémaxillaire (c'est là que le nez présente sa plus grande largeur); en fait, comme la pointe distale du prémaxillaire est un peu déportée sur le versant externe, le maxillaire est très proche de ce rebord du côté interne sur au moins un centimètre; cela représente cependant une participation moindre du maxillaire au pourtour nasal que chez les autres *Plagiolophus*.

Entre l'échancrure nasale et le rebord orbitaire, la face externe du maxillaire présente une plus grande extension que chez *Palaeotherium*, du même ordre que celle qu'on observe chez *Hyracotherium* ou *Mesohippus*. Le foramen infra-orbitaire, doublé du côté gauche par un petit foramen accessoire sous-jacent, s'ouvre à 9 mm environ du rebord osseux alvéolo-dentaire; son bord postérieur est aligné sur le métacône de P4/, position relativement antérieure chez un paléothériidé, mais habituelle chez *Plagiolophus*. Chez le juvénile SCX-100, le FIO se situe encore un peu plus en avant, en face du bord antérieur de P4/; il s'agit probablement d'une différence de nature

ontogénique, observée déjà chez d'autres Palaeothériidés (Remy 1992, 1998, 2000).

Les nasaux sont larges en vue dorsale même dans leur partie moyenne un peu rétrécie; à l'arrière, ils redescendent sur la face latérale du museau jusqu'au contact du lacrymal (v. plus bas); la suture naso-maxillaire dessine ainsi une longue courbe fortement convexe dorsalement. La suture naso-frontale, légèrement oblique latéralement vers l'avant, se projette à peu près à l'aplomb du rebord orbitaire antérieur; celui-ci est aligné sur le mésostyle de M2/. Chez l'animal des Grès de Célas, la position plus antérieure de l'orbite (paracône de M1/) est également d'origine ontogénique.

L'orbite est grande; sa surface dépasse plutôt celle des autres genres de Palaeothériidés, à l'exception des *Pachynolophus* (*P. livinierensis*) ($w = 1,23$ et respect. 1,31; tabl. 42) et se situe au-dessus de l'axe principal des autres Equoidea (fig. 63, 64). Elle est orientée latéralement un peu vers le haut et très légèrement vers l'avant; elle est régulièrement circulaire à bords nets et fermée sur les 5/6 de sa circonférence. En effet le frontal se prolonge latéro-ventralement par une apophyse post-orbitaire très longue, qui franchit près de la moitié de la distance fronto-zygomatique. En avant le sourcil orbitaire est souligné par une crête aiguë, entrecoupée sur 5 mm par une échancrure peu profonde mais très découpée, trilobée; (sur SCX-100 l'échancrure sus-orbitaire, peu marquée, n'est pas subdivisée). La face exo-orbitaire du lacrymal est assez grande et terminée en pointe vers l'avant; la suture lacrymo-nasale, qui en constitue la limite supéro-antérieure, est longue de 13 mm et très indentée : maxillaire et frontal restent donc séparés l'un de l'autre; la crête orbitaire lacrymale est tranchante et soulevée en son milieu par une tubérosité pointue. La suture exo-orbitaire entre lacrymal et jugal est courte, quoique ce dernier os soit assez bien développé en avant.

L'arcade zygomatique est grêle; sa largeur variant entre 8 et 10 mm max. et cette gracilité se retrouve sur les autres spécimens déjà cités, SCX-100 et GC-650; d'abord orientée postéro-ventralement, elle se redresse fortement vers l'arrière jusqu'à dépasser la hauteur du milieu de l'orbite; nettement séparée du massif alvéolo-dentaire à sa racine antérieure par le large processus zygomatique du maxillaire, elle est fortement oblique latéralement vers l'arrière en projection horizontale, avec un maximum de dilatation un peu en avant de l'articulation squamoso-mandibulaire. La face latérale du zygoma est plane et bien délimitée par des bords nets; sa face ventrale est accidentée par une large crête d'insertion musculaire pour le masséter, aplatie mais un peu rugueuse, cantonnée au territoire du jugal et dont le bord externe aigu s'interrompt brusquement en avant à la jonction maxillo-jugale, sans prolongement sur le maxillaire; il n'y a donc pas de crête faciale sur le maxillaire.

La suture squamoso-jugale sur le zygoma est légèrement oblique en bas vers l'avant; du côté externe elle reste séparée du maxillaire par 8 mm de jugal; du côté interne maxillaire et squamosal sont très écailleux et leurs extrémités très découpées se rejoignent presque, mais le squamosal ne s'approche pas à moins de 1 cm du plancher osseux orbitaire, contrairement à *Palaeotherium*.

En arrière de la bosse canine et du bourrelet péri-nasal qui la surmonte, le massif facial est nettement déprimé, mais la région préorbitaire, dont on a déjà souligné la forte obliquité par rapport au plan sagittal, est par ailleurs relativement peu modelée. Il n'y a pas de fosse préorbitaire caractérisée; on note seulement que la surface du lacrymal est assez irrégulière et mamelonnée et la suture maxillo-lacrymale en avant de l'orbite

marquée par un sillon, allongé verticalement; la racine du zygoma à l'arrière du foramen infra-orbitaire, présente enfin une légère dépression alignée parallèlement au rebord orbitaire.

Fosse orbito-temporale et voûte crânienne

La fosse orbito-temporale est vaste et profonde, en relation avec la grande largeur de la face au niveau de l'orbite et avec la forte divergence des arcades zygomatiques jusque dans la région articulaire; elle est profondément excavée sous le surplomb de la boîte crânienne et du large auvent frontal. Sa portion antérieure orbitaire (fig. 4) est délimitée ventralement par un massif maxillaire peu épais, qui réalise un plancher horizontal très large au niveau du bord libre de la tubérosité. Le jugal endo-orbitaire est réduit à une étroite bande osseuse parallèle au rebord de l'ouverture. Le lacrymal est au contraire bien développé : il constitue pratiquement toute la paroi antérieure de l'orbite. Sa limite postéro-interne bien dégagée de profil est d'abord verticale au contact du frontal, puis creusée par une avancée du palatin; sa limite inférieure, un peu oblique latéro-ventralement, atteint l'angle externe du plancher orbitaire au contact du jugal. La face endo-orbitaire du palatin est une large plage osseuse, allongée antéro-postérieurement à la base de la paroi médiane de la fosse orbito-temporale, mais relativement large; elle se prolonge en avant par une expansion dorso-latérale arrondie, qui remonte jusqu'à mi-hauteur de l'orbite, et en arrière par une étroite bande verticale, qui s'insère entre la tubérosité du maxillaire et le bord de l'apophyse ptérygoïdienne de l'alisphénoïde en direction de la gouttière pharyngienne, caractéristique déjà observée chez *Plagiolophus* par Russell (1964).

Il n'y a qu'un seul canal lacrymal allongé verticalement et qui s'ouvre juste derrière la crête sous-jacente au tubercule lacrymal. Un peu plus médio-ventralement, on retrouve dans le lacrymal à mi-hauteur de l'orbite, une fosse déjà signalée chez *Plagiolophus* par Savage *et al.* (1965); c'est ici une cuvette circulaire de 5 mm de

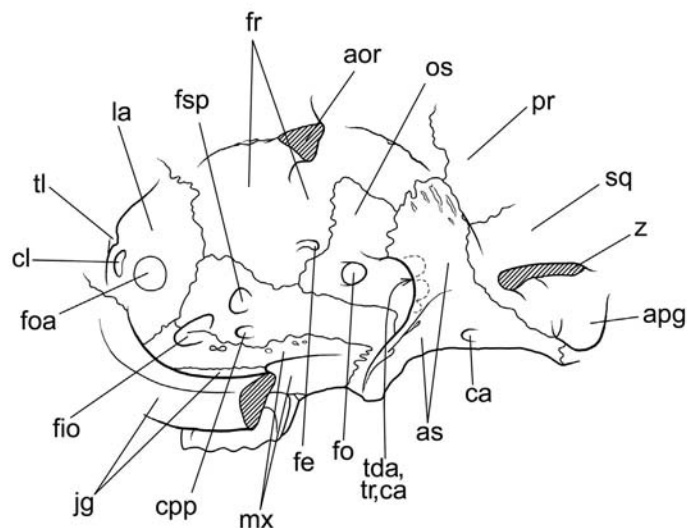


Fig. 4.— Représentation schématique de la fosse orbito-temporale chez *Plagiolophus minor*.

Abréviations: voir tabl. 5.

diamètre, très creuse, presque hémisphérique, et à bords nets (voir p. 83).

L'orifice postérieur du canal infra-orbitaire, triangulaire, est enfoui très profondément à la base antérieure de l'orbite; le palatin en forme la paroi interne et les 4/5 de la paroi supéro-externe; le maxillaire délimite le reste de telle sorte que le lacrymal ne participe pas du tout à ce foramen, dont il ne se rapproche pas à moins d'un millimètre. Le canal infra-orbitaire, presque parallèle au plan sagittal, est long d'une trentaine de millimètres soit un peu plus que chez le crâne juvénile SCX-100 (26 mm). La face endo-nasale d'un fragment de maxillaire provenant du Quercy (FMO UM-3425), montre le départ d'un canal accessoire branché en direction des dents antérieures, à 8 mm en deçà du foramen infra-orbitaire antérieur. Le canal sphéno-palatin s'ouvre dans le palatin un peu dorsalement et en arrière. En-dessous et médianement par rapport au foramen infra-orbitaire, on trouve l'orifice postérieur du canal post-palatin, non dédoublé, plus petit que les précédents et entièrement creusé dans le palatin. Dans le prolongement du canal infra-orbitaire et à proximité de la suture maxillo-palatine, le maxillaire est perforé par une série de petits pertuis bien alignés, qui sont peut-être homologues du canal dentaire accessoire postérieur observé chez *Leptolophus* (Remy 1998 : 72).

Le sommet de l'orbite est limité postérieurement par une crête orbito-temporale bien marquée mais courte, orientée un peu vers l'arrière et qui s'estompe sur la paroi latérale du crâne derrière une concavité arrondie, dont la position conviendrait à la zone de réflexion du muscle grand oblique de l'œil. A la base de la crête orbito-temporale, un petit canal prolongé ventralement par un long sillon sinueux, s'enfonce dans la voûte frontale. Le foramen ethmoïdal s'ouvre plus bas dans le frontal tout contre la suture fronto-sphénoïdale.

Les deux ailes du sphénoïde sont bien développées dorsalement et remontent à peu près aux 4/5 de la hauteur de l'orbite mais elles sont partiellement séparées par une avancée en pointe du frontal.

Près du bord ventral de l'orbitosphénoïde s'ouvre le foramen optique qui est confluent avec son homologue, et perfore le crâne de part en part, au débouché d'un canal optique unique long de 12 mm. J'ai déjà fait remarquer que la longueur moindre du canal optique chez SCX-100 était peut être encore un caractère juvénile (Remy 1985 : 217).

Les autres orifices du fond de la fosse orbito-temporale sont regroupés et entièrement cachés derrière le profond repli de la crête ptérygoïdienne. Trou déchiré antérieur et trou grand rond ne sont séparés qu'à proximité immédiate de l'encéphale; le canal de l'alisphénoïde débouche latéralement dans le conduit commun, un peu plus en avant; il n'y a pas de canal séparé pour le nerf pathétique.

La limite ventrale de la fosse temporale est marquée par une crête infra-temporale qui s'individualise à la partie supéro-externe de la crête ptérygoïdienne, en direction de la racine du zygoma. Au-dessus de cette crête, la paroi crânienne est sillonnée, surtout au niveau de l'alisphénoïde, par de fortes rugosités parallèles d'insertion pour le muscle temporal; cette zone irrégulière est limitée dorso-postérieurement par une longue crête temporale antérieure, elle-même très accentuée et distincte de la crête orbito-temporale. A ce niveau, l'alisphénoïde entre en contact sur 7 mm avec le pariétal. Frontal et

squamosal ne se rejoignent donc pas : l'écaille du squamosal est peu développée et la suture fronto-pariétale s'aligne dans le prolongement du bord antérieur de l'alisphénoïde en direction dorsale et un peu vers l'arrière. Dans la région qui surplombe l'articulation squamoso-mandibulaire, le zygoma se présente comme une lame osseuse verticale, mince et étroite, qui délimite latéralement une gouttière temporale peu profonde, mais très large.

La constriction maximale de la boîte crânienne se situe juste derrière le bord postérieur des apophyses post-orbitaires. Il en va de même pour les autres crânes (SCX-100, GC-650, Soumaïlles). Les crêtes frontales ou post-orbitaires, bien marquées et vaguement dédoublées, se réunissent un peu en arrière de la suture fronto-pariétale en une crête sagittale qui semble avoir été puissante; mais le crâne des Phosphorites est brisé au niveau de la voussure postérieure, derrière un bouquet d'orifices vasculaires, habituel chez les Palaeothériidés, et rien ne subsiste de la région occipitale. Cette crête sagittale puissante est intégralement conservée chez GC-650; le sommet de l'arrière-crâne rappelle sur ce spécimen celui de *P. annectens* d'Euzet (cf infra).

Région basale et surface endocrânienne

La racine squamosale du zygoma est une lame osseuse mince parallépipédique, qui prend naissance assez haut sur la paroi crânienne suivant un axe oblique postéro-ventralement; elle est dirigée dorso-latéralement vers l'avant, allongée transversalement, et fortement gauchie. Son bord postérieur est très incliné ventralement; il est épaissi du côté inféro-interne et se prolonge médio-ventralement en une apophyse post-glénoïde, qui est incomplètement préservée, mais semble avoir été peu dégagée et de forme rectangulaire à sa base (cf. infra MNHN GY-528).

Le condyle, qui constitue le bord antérieur de la racine zygomatique, affecte la forme d'un bourrelet convexe, long de 26 mm sur 5 à 6, bien délimité et très proéminent en vue latérale; il s'élargit en s'aplatissant du côté interne et en s'incurvant fortement en direction ventrale.

La cavité glénoïde, logée entre le condyle et le bord antérieur vertical de l'apophyse post-glénoïde, est fortement concave, sans forme bien définie et encore plus oblique ventralement que le condyle. Sur le fragment crânien MNHN GY-529, avec un allongement similaire, elle est plus régulièrement cylindrique.

L'axe osseux de la base du crâne fait un angle de 10 à 15 degrés avec le plan du palais secondaire. Sur GC-650, cet angle atteint 30 degrés, mais il s'agit d'un spécimen en mauvais état, imparfaitement dégagé, et une déformation post mortem n'est pas exclue. Le basisphénoïde est très aplati et mince chez Ma-PhQ-349; on n'y observe aucune vacuolisation et il n'y a pas d'anastomose entre les conduits alaires droit et gauche. Le ptérygoïdien ne constitue qu'une étroite lame osseuse bordant du côté interne la crête ptérygoïdienne inférieure de l'alisphénoïde. Le canal vidien, très fin, s'ouvre à la naissance de celle-ci, médianement par rapport à l'ouverture postérieure du canal alaire.

La fenêtre temporale, losangique à sommets arrondis, est presque aussi large que longue; sur le crâne de Soumaïlles, elle est beaucoup plus allongée par suite du moindre développement de la musculature masticatrice.

Rien ne subsiste de la région auditive, sauf une partie du toit du méat auditif externe gauche; celui-ci qui apparaît très creux, en portion de sphère, devait être

partiellement occulté en vue latérale par la base de l'apophyse post-glénoïde. La zone de fracture montre une canalisation de la paroi crânienne au niveau de la suture squamoso-pariétale. Un conduit y est mis à nu, orienté postéro-dorsalement vers les pertuis du sommet de l'arrière-crâne; vers l'avant il ne devait être que partiellement canalisé entre la paroi interne de la cavité pré-auditive et le rebord du pétreux et il communique avec un foramen post-glénoïdien débouchant à l'angle postéro-interne de l'apophyse post-glénoïde; un second foramen est situé plus latéralement. Plus en avant, la paroi antérieure de l'échancrure ovale est partiellement conservée, accompagnée du côté externe par une entaille étroite et profonde à la limite du squamosal et du basisphénoïde, communiquant avec le conduit squamoso-pariétal, et correspondant probablement à l'échancrure épineuse.

Du côté interne de la boîte crânienne, les limites osseuses sont bien superposables à la morphologie de l'encéphale; frontal et pariétal constituent la paroi osseuse pour le neopallium; ethmoïde, sphénoïde et squamosal, celle du rhinencéphale. La suture fronto-pariétale dessine du côté interne une ligne globalement transverse au-dessus de la fosse sylvienne. La suture fronto-orbitosphénoïde d'abord alignée sur la rhinale antérieure, s'incurve dorsalement vers l'avant, puis ventralement, de telle sorte que le frontal constitue presque toute la crête délimitant la fosse ethmoïdale du côté externe; le conduit ethmoïdal débouche latéralement à la base de celle-ci. La limite ventrale du pariétal se situe un peu en-dessous de la rhinale postérieure; elle s'incurve très bas en arrière pour atteindre le basisphénoïde. Le pariétal forme les deux versants de la crête cérébro-cérébelleuse à laquelle ne devait donc pas participer le périotique. Le squamosal est cantonné à une petite surface approximativement triangulaire, en regard de la face latérale du lobe piriforme. Les deux ailes du complexe sphénoïdien présentent une assez grande extension; leur synarthrose suit une direction transverse en regard du gyrus diagonalis, depuis le toit de l'ouverture postérieure du trou déchiré antérieur jusqu'à un point situé légèrement en arrière de la fosse sylvienne.

Moulage endocrânien artificiel. (Repris de Remy 1978, revu) (pl. 4 et fig. 5)

Pour étudier la morphologie du moulage endocrânien, une empreinte a été réalisée à l'aide d'une émulsion de caoutchouc (Revultex L.R.). Le moulage artificiel ainsi obtenu comportait tout l'hémisphère cérébral gauche, la partie antérieure de l'hémisphère droit, les lobes olfactifs et le départ des premiers nerfs crâniens. Ultérieurement, ce moulage endocrânien a été reproduit en plâtre pour en assurer la conservation, par l'intermédiaire d'une contre-empreinte en élastomère de silicone.

1 - Evaluation du volume de l'encéphale et du coefficient d'encéphalisation

Pour déterminer un coefficient d'encéphalisation, on se réfère habituellement à deux paramètres, le volume de l'encéphale et le poids du corps. L'hémisphère cérébral gauche, complet, a donc été mesuré à partir du moulage endocrânien selon deux méthodes : par déplacement d'eau, j'ai trouvé un volume de 22 cm³ 0,5; par mesure graphique, 21,6 cm³ dont 0,95 pour le lobe olfactif. Cette seconde méthode est basée sur le principe du cylindre équivalent, par double intégration d'une largeur et d'une hauteur "moyennes" (Jerison 1973), selon la formule $V = SS'\pi / 4L$ où S = surface latérale, S' = surface dorsale, L = longueur maximale. Des essais comparatifs effectués par Radinsky (1977a : 84) ont confirmé la validité

de cette méthode qui peut même être préférable aux mesures directes souvent imprécises et parfois irréalisables.

Le volume total du télencéphale était donc compris entre 43 (21,6 x 2) et 45 cm³ ([22 + 0,5] x 2); pour minimiser l'erreur systématique j'ai retenu la moyenne entre les deux mesures, 21,8 x 2, soit 43,6

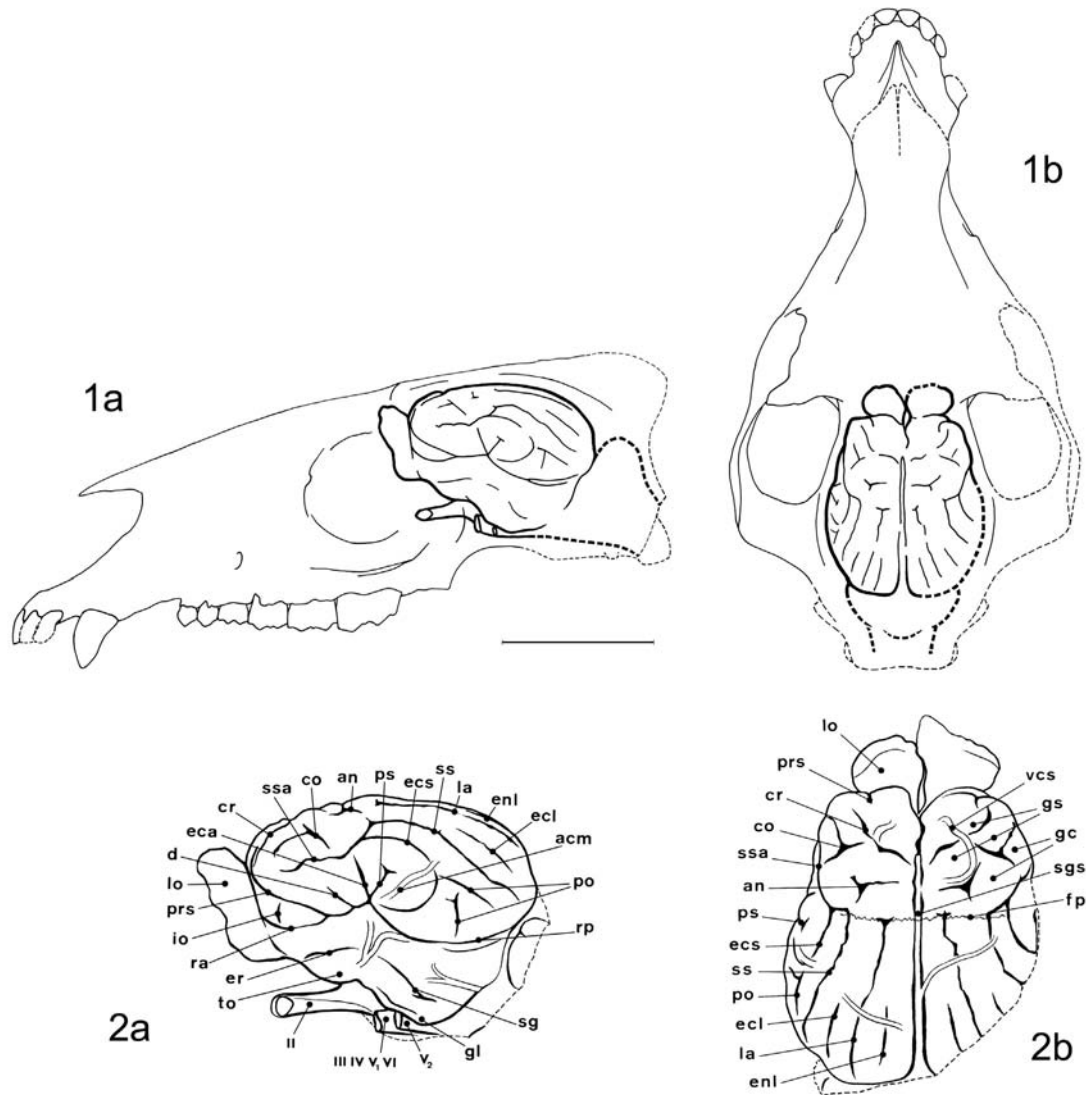


Fig. 5. — *Plagiolophus minor*, crâne MTB Ma-PhQ-349 (Phosphorites du Quercy), moulage endocrânien.

1 - Mise en situation de l'encéphale; 1a, vue latérale; 1b, vue dorsale. Échelle: 5 cm.

2 - Télencéphale. 2a, vue latérale; 2b, vue dorsale. Grandeur naturelle.

acm: artère cérébrale moyenne; **an**: sulcus ansatus; **co**: s. coronalis; **cr**: s. cruciatus; **d**: s. diagonalis; **eca**: ectosylvia (partie antérieure); **ecl**: s. ectolateralis; **ecs**: ectosylvia; **enl**: s. endolateralis; **er**: s. endorhinalis; **fp**: suture frontopariétale; **gc**: gyrus coronalis; **gl**: g. lunaris; **gs**: g. sigmoïde; **io**: sulcus intraorbitalis; **la**: s. lateralis; **lo**: lobe olfactif; **po**: s. posticus; **prs**: presylvia; **ps**: pseudosylvia; **ra**: scissure rhinale antérieure; **rp**: s. rhinale postérieure; **sg**: sulcus sagittal; **sgs**: sinus sagittal supérieur; **ss**: suprasylvia; **ssa**: suprasylvia (partie antérieure); **to**: tubercule olfactif; **vcs**: veine cérébrale supérieure.

cm³ (dont 1,9 cm³ pour les lobes olfactifs). Le lobe olfactif droit paraît plus gros que le gauche, mais cette impression fallacieuse est due à une destruction partielle de la lame criblée. Je n'en ai donc pas tenu compte. On peut déduire indirectement de ces mesures, avec une assez bonne approximation, le volume total de l'encéphale. En effet, la longueur de la partie manquante, à l'arrière du crâne, depuis l'angle antérieur du méat auditif externe jusqu'à la limite postérieure des condyles occipitaux, peut être estimée entre 21 et 24 mm, en s'appuyant sur les mesures des crânes MNHN GY-529, 22 mm; MNHN GY-528, 24 mm; Soumaillies (inédit), environ 21 mm. Chez *P. annectens*, sur un crâne d'Euzet (FMO EUZ-5617) plus long d'environ 17%, cette région mesure 28 mm, soit approximativement la même proportion. A partir d'une reconstitution du crâne effectuée sur la base d'une moyenne entre ces deux valeurs de 21 et 24 mm, et en fonction des autres données observables (les courbures de la boîte crânienne, par exemple), j'ai esquissé le contour postérieur probable de l'encéphale (fig. 6-1). Dans cette hypothèse, le rapport volumétrique arrière-cerveau / télencéphale, mesuré graphiquement, aurait été de 0,25 environ (un allongement ou un raccourcissement de 1,5 mm ne paraissant pas devoir modifier considérablement cette proportion); on peut supposer qu'il s'agit là d'une valeur minimum, car c'est une proportion de cerveau moderne, qui n'a été atteinte que tardivement par les Equidés avec les progrès de la télencéphalisation : sur les moulages figurés par Edinger (1948), mesurés dans les mêmes conditions, ce rapport passe de 0,57 chez *Hyracotherium* ⁽⁸⁾ à 0,46 (*Mesohippus*), 0,43 (*Merychippus*), 0,34 (*Neohipparion*) et 0,22 (*Equus occidentalis*). Le volume total de l'encéphale aurait donc été finalement de l'ordre de 43,6 x (1 + 0,25) = 54,5 cm³.

Le second paramètre à prendre en considération pour déterminer le degré d'encéphalisation relative est le poids du corps; celui-ci ne peut malheureusement être estimé que très indirectement. La plus grande dimension mesurable sur le crâne des Phosphorites (distance point incisif - bord antérieur du toit auditif, en projection sur le plan sagittal) est de 15,5 cm; on a vu que la partie arrière manquante devait mesurer de 2,1 à 2,4 cm; la longueur basale du crâne était donc comprise entre 17,6 et 17,9 cm. D'après la reconstitution par Cuvier (1836, pl. 145) du squelette de *Plagiolophus minor*, la longueur de l'animal (longueur du corps + longueur du cou + longueur de la tête, cf. Jerison 1973) aurait été de 4 fois environ cette dimension soit de 70,4 à 71,6 cm. Toutefois, le tracé de la tête est hypothétique sur cette planche, la reconstitution ayant été effectuée à partir du squelette sans tête du Gypse de Pantin (Cuvier 1836, pl. 115). En outre, la tête figurée est une tête de *Palaeotherium* vrai et non de *Plagiolophus*!. Si l'on conserve seulement le squelette post-crânien (longueur 54,8 cm.) pour l'adjoindre à notre fossile on obtient un animal un peu plus grand (72,4 à 72,7 cm.). La longueur totale du corps peut ainsi être évaluée entre 70,4 et 72,7 cm.

Pour estimer le poids du corps à partir de cette longueur, j'ai utilisé les données de Walker (1968) concernant 75 espèces d'ongulés. J'ai cependant fait abstraction des artiodactyles les plus légers dont la morphologie correspond mal à celle des Palaeothériidés. Selon que l'on élimine ainsi le quart ou la moitié des espèces, on obtient les relations suivantes, respectivement : $P = 0,0084 L^{3,27}$ et $P = 0,019 L^{3,15}$. On en déduit pour notre animal, avec les longueurs ci-dessus, un poids de 9 à 14 kilos. Appliquée aux autres espèces de *Plagiolophus*, cette formule permet de leur attribuer un poids s'échelonnant entre cette valeur et plus de 150 kg.

⁸ Radinsky (1976b) a toutefois établi que le moulage endocrânien décrit par Edinger sous le nom d'*Hyracotherium cf. validus* appartenait vraisemblablement en réalité à un Condylarthre (*Meniscotherium*).

Pour interpréter les données ainsi établies, j'ai utilisé le coefficient d'encéphalisation proposé par Jerison (1973) (ci-dessous : EQ), le plus habituellement retenu pour les grands mammifères (et particulièrement les ongulés). Ce coefficient de Jerison fait référence à la relation allométrique entre le poids de l'encéphale (E, en gr.)⁹ et celui du corps chez les mammifères actuels : pour un large éventail d'espèces (194) appartenant à 5 ordres différents, Jerison a trouvé $E = 0,12 P^{2/3}$. Le coefficient EQ en question est le rapport entre le poids de l'encéphale mesuré chez un individu donné et le poids fictif qu'impliquerait cette équation. (On constate que pour ce qui est des Mammifères actuels, les valeurs de ce coefficient s'échelonnent entre 0,24 - 0,40 chez les " Insectivores" de base et 7,79 chez l'homme [Jerison 1973]). Un $EQ < 1$ indique donc un degré d'encéphalisation inférieur à la moyenne observée chez les mammifères actuels de même taille et vice-versa.

Le calcul donne à *Plagiolophus minor* un EQ de 0,78 à 1,05 selon l'estimation de poids retenue, si l'on prend en compte tout l'encéphale (suivant en cela Radinsky 1976a, p. 325) ou de 0,75 à 1,01 si l'on exclut les lobes olfactifs (suivant Jerison).

Radinsky (1967) a proposé également, pour ne pas avoir à se référer à une estimation hasardeuse du poids, un autre coefficient d'encéphalisation, EQA, basé sur la surface du foramen magnum, en partant de la formule $E = 22,4 A^{1,48}$ (Radinsky 1976 a) où A est la surface du foramen magnum. Ce coefficient ne peut pas être calculé directement ici, à cause de la disparition de l'arrière crâne; on peut toutefois essayer de l'estimer à partir d'un autre individu de la même espèce dont la taille est supposée identique, eu égard aux dimensions des dents. Le foramen magnum (non déformé) du fragment de crâne du Gypse d'Orgemont (MNHN GY-529, voir ci-dessous) répond à cette condition; sa surface, 1,63 cm², donnerait à *P. minor* un EQA de 1,06.

D i s c u s s i o n

Pour apprécier la portée de ces résultats, il faut rappeler que la moyenne des EQ répertoriés par Jerison (1973) est de 0,415 pour les ongulés du Paléogène, de 0,635 pour ceux du Néogène et de 0,964 pour les ongulés actuels. En ce qui concerne la lignée du cheval, Radinsky (1976 b) attribue un quotient de 0,47 à *Hyracotherium*, de 0,77 à *Mesohippus* et de 0,95 - 1,09 à *Equus*. Enfin celui des tapirs et des rhinocéros actuels se situe autour de 0,5 - 0,6.

En ce qui concerne l'EQA, l'indice obtenu chez *Plagiolophus* n'est pas beaucoup plus faible que celui que j'ai calculé chez un cheval, 1,16 ($A = 8.79 \text{ cm}^2$, $E = 647 \text{ gr}$). Bien que ce résultat soit très indirect, sa convergence avec l'indice EQ me paraît intéressante à signaler.

Ces résultats doivent être évidemment considérés avec une grande prudence. Une forte marge d'incertitude subsiste, tant à propos du volume cérébral que de la taille de l'animal et l'évaluation du poids à partir de celle-ci donne prise à de larges variations; enfin la surface du foramen magnum a été prise ici sur un autre individu. Au surplus on ignore tout de la variabilité individuelle ou spécifique. Témoin de ces difficultés, certains résultats discordants d'un auteur à l'autre, parfois même au sujet de spécimens

⁹ Ou le volume de l'encéphale, en cm³, qui est très approximativement équivalent; ou, pour ce qui est des fossiles, le volume du moulage endocrânien, très voisin du précédent chez les ongulés (Jerison 1973). Dans le cas présent, en particulier, la netteté des circonvolutions (voir plus loin) indique une grande finesse des méninges et donc des rapports étroits entre la boîte crânienne et le cerveau.

identiques; ainsi *Mesohippus* est-il crédité par Jerison (1973) d'un EQ supérieur à la valeur notée plus haut : 0,88 ⁽¹⁰⁾. Par ailleurs, en dépit d'une dérive indiscutable des moyennes, les normes de variations des quotients chez les ongulés paléogènes (0,19 à 0,92) et néogènes (0,26 à 0,98) sont très larges et se recouvrent presque entièrement, ce qui enlève tout caractère significatif sur le plan chronologique à une donnée individuelle.

En dépit des réserves exprimées plus haut, il me semble finalement que l'on puisse conclure au moins que *P. minor* présentait un degré d'encéphalisation certainement supérieur à la moyenne des ongulés contemporains et probablement égal, sinon supérieur à celui de *Mesohippus*.

Les autres moulages endocrâniens de Palaeothériidés sont très fragmentaires; seul celui de *Palaeotherium medium* figuré par Cuvier (1836, pl. 136 fig. 1) comprend un hémisphère cérébral complet; il est malheureusement trop écrasé pour permettre une évaluation de l'EQ et sa base n'est pas conservée. Sa grande taille est cependant manifeste et avait déjà été notée par Edinger (1929). Si l'on compare la surface dorsale du cerveau en fonction de la longueur du crâne, on constate cependant que cet indice pourrait avoir été un peu plus bas proportionnellement que chez *Plagiolophus* (en proportion volumique, $[\sqrt{S/L}]^3$ où S = surface dorsale d'un hémisphère, lobe olfactif exclu, en cm²; L = longueur basale du crâne, en cm) (pour la longueur du crâne de *Palaeotherium medium*, cf. Remy 1992). Valeur calculée chez *Plagiolophus minor* : $(\sqrt{8,4 / 17,8})^3 = 0,0043$; chez *Palaeotherium medium* : $(\sqrt{20,6 / 30})^3 = 0,0035$; en outre la surface de ce cerveau de *Palaeotherium* a pu être quelque peu dilatée par l'écrasement. J'ai par ailleurs récemment estimé l'indice EQ de *Propalaeotherium isselanum* entre 0,24 et 0,29 et l'EQA à 0,55 (Remy 2001).

2 - Morphologie

Dans la description qui suit, le plan de référence " horizontal " est le plan tangent à la face ventrale du rhombencéphale, dans l'orientation donnée sur la figure 5, qui correspond approximativement à celle de la portion conservée de la base de l'encéphale.

Le télencéphale de l'animal des Phosphorites présente un profil trapu, avec un indice de hauteur (Anthony & de Grzybowski 1930) de 74; sa limite postérieure est oblique en bas et en avant; en vue supérieure, les hémisphères ont une forme générale quadrangulaire, plus allongée que chez le tapir, mais plus large en avant que chez les équidés; en coupe frontale, leur voussure atteint sa plus grande largeur à mi-hauteur à l'arrière, au tiers supérieur à l'avant. Les détails de la morphologie externe sont finement reproduits sur le moulage; elle se caractérise essentiellement par la coexistence d'un rhinencéphale relativement volumineux et d'un degré avancé de gyrencéphalie.

Rhinencéphale

La scissure rhinale bien marquée, particulièrement nette dans sa partie moyenne, estompée à l'arrière par l'empreinte d'un sinus veineux, est située aux 2/5 inférieurs de l'encéphale. L'angle des rhinales, de 117° environ, dénote une flexure télencéphalique accentuée pour un ongulé et responsable de l'aspect relativement arrondi du cerveau. Le

¹⁰ Le cas d'*Hyracotherium* est différent puisque Radinsky exclut de ce genre le spécimen d'Edinger auquel Jerison attribue un EQ de 0,24 et qu'il prend en considération d'autres moulages endocrâniens pour ce calcul.

paleocortex occupe environ 1/3 de la surface des hémisphères en projection sagittale; en largeur il atteint à l'arrière l'aplomb du neopallium qu'il ne déborde cependant pas (pl. 4-3); il n'est donc pas du tout visible en vue supérieure. Dans la lignée du cheval, l'importance relative du rhinencéphale décroît fortement dans le temps : en pourcentage de la surface latérale des hémisphères mesurée sur les dessins de Radinsky et Edinger (op. cit.), le rhinencéphale passe de plus de 50% chez *Hyracotherium*, à 30% environ chez *Mesohippus* et 10 à 15% chez le Cheval. Chez *Mesohippus* le rhinencéphale est totalement en retrait sous le neopallium et peut-être dans l'ensemble légèrement moins volumineux qu'ici; toutefois l'unique encéphale décrit de *Miohippus* présente un rhinencéphale un peu plus développé, aussi large à l'arrière que le neopallium. Compte tenu de ces variations, on doit se borner à conclure que l'état observé chez *Plagiolophus minor* correspond sur ce point approximativement à celui des équidés contemporains ⁽¹¹⁾.

Les lobes olfactifs, qui représentent 3,5% du télencéphale, sont beaucoup plus volumineux que chez le cheval (< 1% chez ce dernier), mais certainement moindres que chez *Hyracotherium* (cf. Radinsky 1976 b). Toutefois, l'interprétation de ce développement relatif est compliquée par le fait que les lobes olfactifs présentent une relation allométrique avec le poids du corps et qu'en dépit d'une réduction progressive par rapport au reste de l'encéphale, ils augmentent de volume en valeur absolue dans le temps (Edinger 1948, Jerison 1973); considérés ainsi, les lobes olfactifs de *Plagiolophus minor* se situent dans la moyenne des mammifères évolués (voir Jerison 1973 : 252, fig. 11-9).

Ils présentent par ailleurs une forme cylindrique, oblongue; très proches l'un de l'autre, ils sont en outre étroitement appliqués contre le neopallium, si bien que les pédoncules olfactifs sont complètement invisibles par en dessus. Mais, corrélativement à l'absence de sinus frontaux, ils restent très haut situés, immédiatement sous le toit crânien, contrairement aux mammifères modernes; la lame criblée est cependant légèrement inclinée vers le bas, disposition qui suggère l'amorce d'un processus de refoulement en bas et en arrière, sous les hémisphères cérébraux (refoulement habituel avec les progrès de l'encéphalisation) à un degré comparable à *Mesohippus*.

La pars basalis du rhinencéphale présente un relief accentué. L'aire prépiriforme est triangulaire en vue inférieure, étroite en avant, sans pédoncule olfactif nettement différencié et limitée en arrière par la large dépression transversale du gyrus diagonalis. Le tubercule olfactif fait saillie à l'angle postéro-interne de cette région; il est délimité latéralement par une légère dépression parallèle à la fissure rhinale antérieure et qui représente l'amorce d'un sulcus endorhinalis. Le lobe piriforme est volumineux, dominé par un gyrus lunaris assez proéminent; sa face externe fortement convexe est creusée par un sillon longitudinal bien marqué qui se recourbe vers le bas en arrière (sulcus sagittalis lateralis). Toute la paroi latérale du rhinencéphale se trouve donc finalement parcourue par une longue dépression qui double la scissure rhinale, à mi-hauteur. D'après Edinger, une fissuration aussi nette du lobe piriforme n'apparaîtrait pas chez les équidés avant *Merychippus*.

¹¹ Le genre *Mesohippus* est connu dans le Chadronian et l'Orellan, c'est à dire de l'Oligocène inférieur au début de l'Oligocène supérieur; il est contemporain des derniers Palaeothériidés : les spécimens étudiés par Edinger proviennent toutefois surtout de l'Orellan et sont donc probablement un peu plus récents que notre fossile. Le *Miohippus* en question est daté du Whitneyan (début Oligocène supérieur).

Nerfs crâniens

Par suite du rapprochement des deux trous optiques qui perforent le crâne de part en part, les II sont jumelés dès leur entrée dans la boîte crânienne et ils cheminent dans un canal intra-osseux unique de 13 mm de long sur 4 de haut, 8 de large à l'avant et 5 à l'arrière, avant d'atteindre l'encéphale à l'aplomb des tubercules olfactifs. Le tronc commun aux nerfs III, IV, V1 et V2 émerge de la masse cérébrale 5 mm environ en arrière et à l'extérieur (à ce niveau, sur la ligne médiane, une petite bosse au relief irrégulier et peu accentué indique l'emplacement de la loge hypophysaire); le V2 distinct mais étroitement appliqué contre ce tronc, apparaît 4 mm encore plus en arrière. Ainsi les émergences de ces différents nerfs crâniens apparaissent bien regroupées, en accord avec la forme trapue de ce cerveau.

Cet arrangement des nerfs crâniens va de pair avec une disposition des orifices du fond de la fosse temporale un peu différente de ce que Russell (1964 : 265, fig. 58) a décrit chez *Plagiolophus*. Sur le crâne des Phosphorites (ainsi que chez *P. annectens* d'Euzet), le canal de l'alisphénoïde est effectivement confluent du côté antérieur avec le foramen rotundum, comme d'après l'observation de Russell, mais le foramen lacerum anterius est situé au même niveau, caché derrière l'expansion latérale de l'alisphénoïde et non pas déporté en avant comme chez le cheval ou le tapir. J'ai observé chez *Palaeotherium* une disposition identique avec trois orifices situés sur un même plan derrière le repli de l'alisphénoïde (Remy 1992).

Le rapprochement entre les nerfs oculomoteurs et le V2 est habituel chez les Equoidea (Edinger 1948, Savage *et al.* 1965), le foramen lacerum anterius et le foramen rotundum paraissant même avoir été confondus chez des formes primitives comme *Hyracotherium*, *Pachynolophus livinierensis*, de même que chez *Phenacodus* (Savage *et al.* 1965).

Le jumelage des nerfs optiques dans un canal unique, qui laisse supposer leur conjugaison à l'intérieur même de l'os, est à remarquer. Chez le cheval, la base du crâne au fond des fosses temporales est plus large, les canaux optiques sont séparés sur tout leur trajet et le chiasma est localisé à proximité immédiate de l'encéphale, juste en avant de l'hypophyse. Il en était sans doute de même chez *Pliohippus*; chez *Mesohippus* au contraire les II pourraient avoir été parallèles sur une plus grande distance (Edinger 1948). Chez *Hyracotherium* enfin, les deux foramens perforent le crâne de part en part (en dépit des interprétations contradictoires du moulage endocrânien décrit par Edinger sous ce nom, les observations de Simpson (1952) et Kitts (1956) sur d'autres spécimens, ne laissent aucun doute à cet égard), et la disposition des nerfs optiques est donc certainement identique à celle de *Plagiolophus minor*. Ce caractère qui peut être considéré comme archaïque parce que lié, me semble-t-il, chez les hippomorphes à une position plus haute des lobes olfactifs et des chambres ethmoïdales se retrouve, en ce qui concerne les Palaeothériidés, chez *Pachynolophus* et *Anchilophus*. Chez *Propalaeotherium isselanum* par contre il y a 2 foramens optiques bien séparés (Remy 2001) et chez *Palaeotherium* les nerfs ne se rejoignent qu'à proximité de la cavité cérébrale.

Neopallium

Le neopallium présente un plissement complexe avec des sillons nombreux et des

circonvolutions souvent sinueuses.

Un premier repère est constitué par un sillon rectiligne de 6 mm de long qui prend naissance à l'angle des rhinales, se dirige obliquement en haut et en arrière et se termine par une courte bifurcation : c'est la pseudosylvia. Autour, l'ectosylvia dessine un ovale régulier à grand axe perpendiculaire au précédent sillon, tangent à l'angle des rhinales, et seulement un peu interrompu dans sa partie supéro-antérieure. Une empreinte vasculaire chevauchant obliquement tout le gyrus arcuatus I franchit l'ectosylvia dans la partie postérieure de sa courbe; c'est peut-être l'artère cérébrale moyenne, ce qui tendrait à établir qu'il n'y a pas d'operculisations de la région sylvienne. A l'arrière de l'ectosylvia se développe un sillon postérieur (sulcus posticus) composé de deux branches, l'une oblique en bas et en arrière, la seconde verticale et atteignant le milieu de la rhinale postérieure.

La presylvia entaille la scissure rhinale antérieure 7 mm en avant de la pseudosylvia, se dirige obliquement en avant, en haut et méso-latéralement pour contourner la face antérieure du cerveau; elle est visible sur la face supérieure comme un court sillon longitudinal (un peu plus long à gauche qu'à droite). La région préfrontale est seulement marquée par une légère dépression transversale qui joint presylvia et rhinale antérieure (sulcus intraorbitalis?). A mi-distance entre la presylvia et l'ectosylvia un court sillon presque vertical pourrait correspondre au sulcus diagonalis.

La suprasylvia sillonne presque toute la longueur du neopallium en effectuant un trajet sinueux : dans sa moitié postérieure elle est parallèle au sillon postérieur et à l'ectosylvia, c'est-à-dire oblique en avant, en haut et vers l'intérieur; elle se recourbe horizontalement vers l'extérieur dans sa partie moyenne jusqu'à rejoindre l'ectosylvia sous un gyrus de la région frontale (g. coronalis, voir plus loin); plus en avant elle reprend son individualité sous forme d'un sillon onduleux, presque parallèle à la rhinale antérieure et sus-jacent au s. diagonalis et à la presylvia.

Le sommet du neopallium est creusé dans sa moitié postérieure par un long sillon à direction presque sagittale, plus sinueux sur l'hémisphère gauche qu'à droite, le sulcus lateralis, qui se termine en avant juste au niveau de la suture fronto-pariétale et qui est flanqué de part et d'autre dans sa moitié postérieure par deux sillons plus courts : s. endolateralis et s. ectolateralis. Les gyrus arcuatus III et IV qui circonscrivent le s. latéral se rétrécissent par suite fortement en avant et la partie antérieure du gyrus ectosylvien (g. arc. II) apparaît en vue supérieure un peu déprimée par rapport aux circonvolutions voisines et spécialement par rapport à la région antérieure du neopallium.

Celle-ci est en effet relativement proéminente et constitue un lobe frontal bien individualisé; son élargissement antérieur est à l'origine de l'aspect quadrangulaire et tapiroïde du cerveau; les circonvolutions y sont irrégulières, entéroïdes; les sillons, sinueux et ramifiés, ont tendance à se rejoindre pour former un entrelacs assez confus; une certaine dissymétrie entre les deux hémisphères en complique encore l'interprétation. A quelques millimètres en avant et à l'extérieur du latéral, on observe un court sillon à trois branches dont la position et la forme paraissent correspondre à l'ansatus; sa branche interne transverse reste à distance de la ligne médiane, sa branche postérieure est orientée vers l'angle de la suprasylvia, la troisième est antéro-externe. Le sulcus cruciatus barre obliquement en avant le lobe frontal; il rejoint du côté interne la

scissure inter-hémisphérique, est interrompu à mi-parcours par le passage de la veine cérébrale supéro-antérieure (qui semble se raccorder au sinus sagittal supérieur en face de l'ansatus), et déborde latéralement l'extrémité de la presylvia. En avant de l'ansatus et à l'extrémité du cruciatus, une large dépression transverse pourvue d'une ramification antérieure superficielle pourrait correspondre au sulcus coronalis. Les circonvolutions entourant ces sillons seraient donc le gyrus sigmoïde autour du cruciatus et le gyrus coronalis, constituant la limite externe du lobe frontal, au-dessus de la portion antérieure de la suprasylvia.

Cette topographie du neopallium dénote un plissement du cortex nettement plus avancé que celui de nombreux mammifères contemporains; les Artiodactyles des Phosphorites du Quercy (Dechaseaux 1969) et plus généralement la plupart des ongulés ou des carnivores oligocènes (Russell & Sigogneau 1965, Radinsky 1977 b) ont une fissuration limitée à 3 ou 5 sillons non ramifiés avec de larges circonvolutions alignées. On trouve au contraire beaucoup plus d'analogies avec le neopallium des équidés oligocènes ou miocènes qu'Edinger décrit et figure (1948). Comme au niveau du rhinencéphale, c'est avec *Mesohippus* que la ressemblance est la plus marquée; mais un certain nombre de particularités, témoignant de son indépendance phylétique par rapport aux équidés, distinguent *Plagiolophus*. Ainsi, chez *Mesohippus* l'ectosylvia est seulement indiquée par deux petits sillons et le gyrus arcuatus I est incomplet; chez *Merychippus* par contre, elle dessine comme ici une courbe fermée et rejoint la suprasylvia en avant, mais il y a en même temps un début d'operculisatation de la région sylvienne. Le tracé de la suprasylvia de *Merychippus* ressemble assez à celui de *Plagiolophus*, mais ce sillon est un peu plus haut situé et pourvu d'une ramification postérieure à direction ventrale. Le s. posticus apparaît dès *Orohippus* comme un simple sillon horizontal; chez *Mesohippus* il acquiert une structure déjà complexe avec une ou deux branches horizontales et plusieurs obliques. Dans la région pariétale, *Mesohippus* présente une série de sillons longitudinaux ressemblant à ceux de *Plagiolophus*; cependant l'endolatéral et l'ectolatéral sont généralement plus longs (chez *Miohippus* ces deux sillons sont même aussi importants que le latéral); par suite les circonvolutions pariétales sont moins rétrécies en avant (à partir de *Parahippus* et surtout de *Merychippus*, cette disposition classique a tendance à s'effacer à cause de l'augmentation de la sinuosité et des ramifications des sillons).

Par contre le lobe frontal est moins bien individualisé chez les équidés oligocènes et moins développé antérieurement. Ainsi chez *Mesohippus* le gyrus ectosylvien est moins déprimé derrière les circonvolutions frontales et le contour antérieur du neopallium dessine une courbe régulièrement rétrécie vers l'avant. Il est vrai que les différences individuelles paraissent importantes d'après les schémas d'Edinger (1948); toutefois à s'en tenir à la figure 11c de cette publication, la différence apparaîtrait nettement en vue inférieure : le contour des hémisphères de *Mesohippus* est presque parallèle à celui de l'aire prépiriforme qu'il ne déborde que de 2 à 3 mm, tandis que chez *Plagiolophus* le décalage est tel que le neocortex apparaît comme une zone triangulaire à l'extérieur et à l'avant du rhinencéphale (pl. 4-3); dans la lignée du cheval ce n'est qu'à partir de *Merychippus* que la région antérieure du cerveau se développe vraiment en largeur. Pour le reste, mon interprétation de la topographie du lobe frontal chez *Plagiolophus minor* est assez éloignée de ce que Edinger décrit chez les équidés; j'ai situé le cruciatus, en particulier, beaucoup plus antérieurement, là où elle place l'ansatus

et vice versa. Mais ce n'est peut-être qu'une question de terminologie; je me suis simplement fondé sur des analogies avec les dispositions qui m'ont paru les plus habituelles chez les ongulés; quoiqu'il en soit de la validité des homologues que je propose ainsi, il est certain en tous cas que l'encéphale de l'animal des Phosphorites présente une morphologie assez originale dans cette région et relativement modernisée.

Finalement, à considérer le neopallium dans son ensemble quant à son modelé et à sa fissuration, *Plagiolophus minor* semble avoir atteint un degré de gyrencéphalie au moins aussi avancé que *Mesohippus* et peut-être même supérieur si l'on considère que c'est un animal plus petit (la longueur des squelettes de *Mesohippus* est de l'ordre de 0,90 à 1 m.), le plissement du neopallium étant généralement moins accentué chez les plus petits animaux pour un développement cérébral identique.

Certaines des particularités marquantes de l'encéphale de *Plagiolophus minor* se retrouvent sur les autres cerveaux de Palaeothériidés, dont la richesse en plis et en circonvolutions avait déjà été soulignée, notamment par Edinger (1948, 1956). Le moulage endocrânien naturel de *Palaeotherium medium* du Gypse de Paris, déjà cité précédemment, est assez mal conservé, déformé et peu lisible. L'examen du spécimen montre cependant qu'il se caractérise avant tout par l'existence d'un lobe frontal particulièrement large, modelé par des plis sinueux et qui semble même déborder en arrière de la suture fronto-pariétale. Les circonvolutions de la région pariétale, entrecoupées de sillons secondaires, sont courtes et rétrécies en avant. Edinger estimait ce cerveau aussi fortement plissé que celui des équidés miocènes.

D'après Dietrich (1936) l'avant du cerveau de *Palaeotherium duvali* (= *P. kleini* DIETRICH) se caractérise également par des sillons sinueux et des circonvolutions courtes, larges et de directions variées; le dessin publié montre comme chez *P. medium* un contour antérieur arrondi et large.

On ne peut se faire une idée suffisamment précise du moulage endocrânien fragmentaire d'"*Anchilophus desmaresti*" d'après les photos de la note de Weinberg (1903) pour discuter dans le détail la description qu'il en donne. On observe cependant qu'en dépit de son âge plus ancien que les précédents (Auversien) cet encéphale présente déjà une fissuration complexe; son modelé et la disposition des sillons montrent qu'il pourrait effectivement avoir appartenu à un paléothériidé. Cependant il se rétrécit davantage vers l'avant et la région frontale est donc plus réduite; cette configuration plus archaïque est-elle liée à l'ancienneté ou à une différence d'origine systématique ? C'est un point qu'on ne peut élucider à cause de l'incertitude concernant la détermination exacte de ce spécimen.

Conclusion

Le moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* décrit ici se révèle finalement très riche d'informations grâce à son excellente conservation et à sa netteté; les nouvelles données qu'il fournit sont d'autant plus intéressantes pour la connaissance de l'anatomie de l'encéphale chez les Palaeotheriidae que les autres moulages endocrâniens à rapporter à cette famille sont peu nombreux et fragmentaires.

Ce spécimen montre une association de caractères archaïques, typiques d'un mammifère paléogène, et de caractères relativement très évolués, sur lesquels il n'est pas nécessaire de revenir en détail. Il en ressort pour l'essentiel que cet animal paraît avoir

atteint un degré de cérébralisation avancé comparativement à ses contemporains, à en juger par le volume relatif du cerveau et le degré de gyrencéphalie : son quotient d'encéphalisation est nettement supérieur à la moyenne des quotients répertoriés chez les ongulés de cette époque, égal sinon supérieur à celui atteint par les équidés (dont le développement cérébral a été lui aussi relativement précoce) à l'Oligocène moyen (*Meshippus*), plus élevé que celui des tapirs ou des rhinocéros actuels; le plissement du cortex est complexe et beaucoup plus accentué que chez la plupart des ongulés ou des carnivores oligocènes, plutôt plus modernisé dans l'ensemble que celui de *Meshippus*. Le caractère approximatif de la datation de ce fossile, le chevauchement dans le temps des genres *Plagiolophus* et *Meshippus* et l'imprécision des corrélations stratigraphiques empêchent certes de préciser l'importance d'une éventuelle hétérochronie entre les deux lignées d'hippomorphes; mais ces observations confirment pour l'essentiel les conclusions d'Edinger sur la précocité du développement cérébral des Palaeothériidés.

Comme chez les autres mammifères paléogènes, équidés compris, le rhinencéphale constitue encore chez *Plagiolophus minor* une grande partie des hémisphères cérébraux. La prééminence du paléencéphale, telle qu'elle est révélée sur un moulage endocrânien par la position haute de la fissure rhinale et la situation antérieure des lobes olfactifs, est considérée chez les mammifères comme un caractère primitif lié à une faible encéphalisation. Chez les équidés, le volume relatif du rhinencéphale diminue effectivement au cours de la phylogenèse, mais ils restent macrosomatiques comme tous les ongulés et ce changement de proportions est dû à l'expansion du neopallium plutôt qu'à une régression du rhinencéphale dont les progrès structuraux sont attestés au contraire par l'apparition d'une fissuration paléocorticale.

Chez *P. minor*, de même, cette région montre des indices de modernisation : un début de plissement comparable à celui du rhinencéphale de *Merychippus*, une accentuation des reliefs du tubercule olfactif et du gyrus lunaris en direction ventrale, indiquant une certaine expansion des noyaux-relais du complexe strié, sous-jacents, et qui sont principalement liés au progrès de l'olfaction (Anthony, 1972). Une tendance similaire est observée sur les Carnivores, chez qui l'on sait que l'odorat joue un rôle particulièrement important (Russell & Sigogneau 1965). Dans ce contexte on peut donc penser que le grand développement relatif du rhinencéphale de *Plagiolophus* ne doit pas être seulement considéré comme un caractère archaïque persistant, contrastant avec le niveau évolutif atteint par les autres structures cérébrales.

Au niveau du neopallium, la particularité la plus originale de l'encéphale de *Plagiolophus minor*, qu'on retrouve à des degrés divers sur les autres moulages endocrâniens de Palaeothériidés, réside dans le développement important de la région frontale ⁽¹²⁾. Dans la mesure où l'on peut admettre que tout accroissement de surface corticale va de pair avec un progrès cytoarchitectonique, l'aspect relativement modernisé de cette région devrait traduire là aussi le développement d'aptitudes originales chez les Palaeothériidés (voir p. 215).

¹² Mis à part le cas d'"*Anchilophus desmaresti*", d'interprétation douteuse, ces observations ne concernent que les genres *Plagiolophus* et *Palaeotherium*. Je rappellerai cependant que le crâne d'un *Pachynolophus* tardif (*P. lavocati*) se caractérise, entre autres caractères progressifs, par une construction post-orbitaire remarquablement faible (Remy, 1972a), ce qui laisse supposer la présence sous-jacente d'un cerveau très large antérieurement. Ce caractère, s'il pouvait être confirmé chez d'autres Pachynolophinés, constituerait une nouvelle synapomorphie des Palaeotheriidae s. l.

L'arrière-crâne du Gypse parisien MNHN GY-528 (Pl. 3-2)

Cette pièce ne fournit de données que pour la base de l'arrière-crâne mais, en dépit d'une certaine dislocation, les éléments anatomiques ne semblent pas avoir été déformés. Elle complète donc opportunément le crâne des Phosphorites dont il vient d'être question.

L'axe osseux est relativement étroit et peu épais, simplement un peu renforcé au niveau de la suture occipito-sphénoïdale. Les condyles occipitaux sont comprimés antéro-postérieurement, avec deux versants nettement différenciés. Le foramen magnum est ovale à grand axe horizontal; chez MNHN GY-529 où est mieux dégagé, il mesure 16x13 mm, soit environ 163 mm².

Une fosse condylienne, creuse et étroite, sépare le condyle occipital du processus jugulaire. Celui-ci, qui n'est bien conservé que du côté droit, est bifide comme de Blainville l'avait déjà observé (op. cit. genre *Palaeotherium* pl. 6 en haut à droite) : large et de section ovoïde à sa base, il se sépare en deux apophyses fortement divergentes. L'apophyse paroccipitale devient rapidement grêle; à son extrémité brisée (on ignore donc sa longueur exacte), elle présente une section elliptique à grand axe parasagittal; elle est orientée ventralement un peu vers l'arrière. L'apophyse post-tympanique, plus externe, se dirige au contraire fortement en avant; elle est relativement très longue, dégagée sur plus de 6 mm, et terminée en pointe.

Une étroite pars mastoidea s'insère entre occipital et squamosal au niveau de la crête nuchale. Il ne semble pas qu'elle atteigne l'échancrure ventrale entre les deux apophyses ci-dessus et je n'ai pas retrouvé de foramen mastoïdien.

Bien que les régions articulaires pour la mandibule aient complètement disparu, l'apophyse post-glénoïde est mieux préservée des deux côtés que sur le crâne des Phosphorites; elle affecte la forme d'une poutre rectangulaire, peu dégagée, à parois antérieure et postérieure parallèles et presque verticales. Elle se termine ventralement à son angle postéro-interne par un petit mamelon arrondi de 4 à 5 mm de diamètre sur 2 d'épaisseur. La paroi postérieure est excavée par une concavité en portion de sphère, large de 6 mm environ, qui participe au toit du méat auditif externe; ce recessus sus-méatique, connu chez *Palaeotherium* (Remy 1992) et chez *Leptolophus* (Remy 1998) est l'amorce du sinus épitympanique qui se développe chez les *Plagiolophus* oligocènes. Le méat auditif externe reste largement ouvert du côté ventral, les apophyses post-tympanique et post-glénoïde restant distantes d'au moins 4 mm. Un foramen post-glénoïdien s'ouvre au milieu de la face postérieure de l'apophyse du même nom; comme sur le crâne du Quercy, il est accompagné d'un 2ème foramen situé plus médianement. Le hiatus pétro-occipital est vaste. Les échancrures carotidienne et ovale ne sont pas très clairement différenciées sur cette pièce et je n'ai pas observé d'échancrure épineuse. Une zone d'affrontement pétro-basioccipitale sépare ce hiatus du trou déchiré postérieur à l'arrière duquel débouche le large foramen condylien.

Les pétreux sont en place, dégagés imparfaitement par leur face externe ventrale. Les observations qu'ils permettent peuvent être complétées avec un autre pétreux : FMO SCX-30 trouvé à Ste-Croix de Brignon à proximité du crâne SCX-100 auquel il appartenait vraisemblablement. Cette pièce est un peu émoussée, mais elle a le mérite de

faire connaître l'os en entier (pl. 16-1).

L'extrémité antérieure du pétreux est dissymétrique, sa pointe étant déportée dorso-latéralement. Il n'y a pas d'empreintes vasculaires sur le promontoire. La fenêtre ronde s'ouvre vers l'arrière dans une profonde concavité, perpendiculairement à la fenêtre ovale. L'aqueduc de Fallope débouche un peu plus en avant et latéralement; une concavité très nettement délimitée de la partie antérieure du rebord latéral du pétreux, juste au-dessus du hiatus de Fallope, pourrait correspondre à une structure en rapport avec la trompe d'Eustache. La 3ème portion du VII est partiellement canalisée par une paroi osseuse fine, contre la limite du squamosal. Ce repli externe du pétreux constitue vers l'arrière la base du tympano-hyal⁽¹³⁾, qui est (sur GY-528 à droite) une petite baguette cylindrique de 4 mm de long environ, fortement recourbée en avant. Par suite de sa position relativement latérale, elle ne porte pas trace d'échancrure pour le VII à sa sortie de la région auditive; il n'y a donc pas de foramen stylo-mastoïdien osseux proprement dit. On n'observe par ailleurs aucune trace d'éventuelles annexes tympaniques ossifiées, dont le tympano-hyal aurait dû empêcher la perte, me semble-t-il.

La face endocrânienne de SCX-30 montre un recessus floclaire (fossa subarcuata) bien marqué mais mal délimité dans son tiers postéro-externe. Le bord opposé, postéro-interne, est entaillé par le profond sillon de l'aqueduc de la cochlée.

Le méat auditif interne (MAI) se présente comme une vaste cavité ovalaire. On y distingue 2 secteurs, un latéral et un médian, séparés par un bourrelet peu proéminent. La partie antérieure du secteur latéral est destinée au passage de l'aqueduc de Fallope, qui se dirige très obliquement vers l'extérieur dans un plan frontal; la fossette utriculaire est creusée un peu en arrière derrière le bord surplombant du MAI.

Le secteur interne présente deux fossettes divergentes percées de nombreux pertuis, latéralement la fossette cochléaire, oblique antérieurement, pour le nerf auditif, et médianement la fossette sacculaire, pour le nerf vestibulaire; dans l'angle postéro-médian s'ouvre enfin le foramen de Morgagni.

Une radiographie de SCX-30 m'a permis d'entrevoir la structure interne de l'os (pl. 16-1c). La cochlée est relativement volumineuse; son enroulement ne semble pas atteindre deux tours; son prolongement déroulé vers le vestibule est nettement visible; on distingue mal l'emplacement de la fenêtre ovale mais vers l'arrière 2 canaux semi-circulaires, très fins, sont visibles. L'aqueduc de Fallope se manifeste seulement comme une zone grisée, et non pas radio-claire, à cause de son obliquité.

Mandibule

Il existe un très grand nombre de mandibules de *P. minor*, mais elles sont le plus souvent fragmentaires, et très rarement complètes dans la région articulaire.

La mandibule de la tête des Phosphorites du Quercy (Ma-PhQ-349; pl. 3-1) présente une branche horizontale gauche assez basse, du moins jusqu'au niveau de M/1

¹³ ou processus styloïde; le terme de tympano-hyal étant alors plutôt réservé au ligament généralement non calcifié qui relie cette apophyse à l'appareil hyoïdien (Barone 1966).

(la région angulaire ayant disparu); le foramen mentonnier s'ouvre 5 mm en avant de la P/2. La symphyse est allongée et aplatie; elle atteint en arrière l'aplomb du bord antérieur de P/2; son bord inférieur est presque dans le prolongement de celui de la branche horizontale, et les incisives sont fortement proclives.

Le diastème post-canin représente 37,3% de la longueur de la rangée dentaire (23,6 / 63,3); mais sur d'autres spécimens, on constate que les variations de ce paramètre sont fortes, comme au maxillaire (de 28 à 52%), et plus importantes que les limites observées par Brunet et Jehenne pour cette espèce (45,5 à 48%). En coupe frontale, la gouttière linguale est peu profonde et limitée par une crête aiguë. Les canines sont très déjetées latéralement et les incisives disposées en éventail, bien décalées en vue latérale, en accord avec la forme spatulée de l'extrémité antérieure de la mâchoire supérieure.

En ce qui concerne l'apophyse angulaire de la mandibule, j'ai observé (Remy 1985: 218) sur des fragments provenant des Grès de Célas, que cette région était peu développée vers l'arrière, mais la fosse ptérygoïdienne interne fortement creusée, tandis que le pourtour mandibulaire ne présentait sur sa face externe que des rugosités d'insertions musculaires peu en relief.

La branche montante est haute, un peu rétrécie dans sa partie supérieure, avec des bords antérieur et postérieur légèrement obliques, et profondément excavée du côté externe par la fosse zygomatoco-mandibulaire.

Le condyle est extrêmement étroit et allongé transversalement, bien convexe de profil mais peu dégagé vers l'avant par suite de la faible profondeur de l'échancrure sigmoïde; il est convexe transversalement, fortement incliné médianement vers le bas, surtout dans sa partie interne, et un peu en arrière; il est situé assez haut, entre 17 et 32 mm au-dessus du plan d'occlusion des dents jugales.

L'apophyse coronoïde est puissante, large à sa base, et recourbée en crochet vers l'arrière où elle surplombe le condyle; jusqu'à son extrémité, une crête bien marquée délimite une large zone d'insertion pour le muscle temporal.

***Plagiolophus (Plagiolophus) ovinus* (AYMARD, 1846) POMEL, 1853**

(Pl. 6-3, 7-1 à 7-3)

Synonymie :

Aymard 1846 : *Palaeotherium ovinum*.

Gervais 1848-1852, p. 62 : *Palaeotherium ovinum* AYMARD.

Pomel 1853, p. 82 : *Plagiolophus ovinus* (AYMARD).

Gervais 1859, p. 112 : *Paloplotherium ovinum* (AYMARD).

Filhol 1881, p. 69-74, fig. 49-53 : *Paloplotherium minus* (CUVIER).

Stehlin 1904b, p. 317-318; 1909, p. 519 : *Plagiolophus ovinus* (AYMARD).

Lavocat 1951, p. 107-108 : *Plagiolophus minor* CUVIER.

Franzen 1968, p. 12 : *Plagiolophus minor* (CUVIER) ?

Brunet & Jehenne 1989, p. 33 : *Plagiolophus ovinus* (AYMARD).

Publication originale : Aymard A., 1846: 246.

Type (holotype) : MNHN RZN-98, une mandibule droite avec P/3-M/2 et M/3 in alv.

Figuration : Filhol 1881, pl. 5 fig. 51-52; Brunet et Jehenne, fig. 6. Ici, pl. 6-3.

Série-type : du matériel rassemblé par Aymard, il ne subsiste plus, en-dehors du spécimen-type que les pièces suivantes : MPU A-16 (maxillaire droit avec P4/-M2), MPU A-14 (maxillaire droit avec P2/-(P3/)-(P4/)-M2/), MPU A-15 (mandibule droite avec (P/2)-(P/3)-P/4-M/3), MPU R-20-5 (fragment d'arrière-crâne) plus quelques fragments de dents et d'os. Les autres pièces de Ronzon figurés par Gervais (1848-1852, pl. 29 fig. 3) et par Filhol (1881, fig. 49, 50 et 53) n'ont pas été retrouvés. A la suite des fouilles menées par Stehlin, probablement sur le même locus (voir Stehlin), le musée de Bâle possède en outre 3 fragments de maxillaires (NMB Ro-150, max. gauche avec D1/, D3/-M1/-(M2/), [pl. 7-1]; Ro-94a, max. gauche avec P4/-M2/, [pl. 7-2]; Ro-94b, max. droit avec M1/-M2/), ainsi que 3 mandibules (Ro-96a, mand. gauche avec la symphyse et P/2-(M/2), [pl. 7-3]; Ro-96b, mand. droite avec P/3-M/2 et M/3 in alv.; Ro-102, mand. gauche avec la symphyse, (/C), (P/2)-M/3 et (/C) droite).

Localité-type : marnes de Ronzon (Haute-Loire).

Niveau biochronologique : MP 21, Oligocène inférieur (Rupélien).

Diagnose émendée : Espèce de taille intermédiaire entre *P. minor* et *P. ringeadei* n. sp. Branche horizontale de la mandibule plutôt basse comme *P. minor* avec une symphyse relativement courte, n'atteignant pas P/2. Les DPC sont longs (41 à 54% de LRDJ à la mandibule). Molaires supérieures typiques du sous-genre nominal comme *P. minor*, caractérisées en outre par des styles proéminents. Les prémolaires semblent plutôt étroites, les P4 relativement bien molarisées.

Discussion et commentaires

La médiocre documentation de cette espèce, constituée presque exclusivement de restes dentaires peu nombreux et sans données ostéologiques, a conduit divers auteurs à mettre en doute sa validité. Si Stehlin (1904b : 318) admet avec quelque réticence ce taxon, Lavocat (1951 : 107-108) suivi par Franzen (1968 : 12) en font un synonyme junior de *P. minor* et Hooker (1986) l'ignore.

Au contraire Brunet et Jehenne lui redonnent cours, en considération de la forme de Ruch qu'ils lui rapportent, mais dont on verra plus loin qu'elle représente encore un autre taxon (*P. ringeadei* n. sp.)

Pour essayer de trancher cette question, j'ai donc réalisé des tests comparatifs avec *P. minor* à partir des données biométriques disponibles ⁽¹⁴⁾. Ils mettent en évidence des différences hautement significatives tant au niveau maxillaire que mandibulaire pour d'assez nombreux paramètres (tabl. 8 et 9). En conséquence, la forme de Ronzon apparaît comme représentant incontestablement un taxon particulier, de dimensions notablement plus grandes que celles de *P. minor*; l'espèce n'a été retrouvée jusqu'à

¹⁴ Les 2 fragments de maxillaire et les 2 mandibules cataloguées NMB Ro-94 et Ro-96 pourraient avoir appartenu au même individu. Toutefois les dimensions des séries droites et gauches présentent quelques différences; je les ai toutes conservées tout en étant conscient du fait que cela pourrait introduire un biais dans le résultat des tests. Il s'est avéré cependant que la suppression des pièces éventuellement en double n'affectait que très légèrement leur degré de signification. D'autre part, je n'ai pas retenu la grande longueur du DPC de Ro-96a car le diastème a été restauré au plâtre et la continuité osseuse n'est pas assurée.

présent dans aucun autre gisement.

A noter que plusieurs petites dents semblent attester la présence de *P. minor* à Ronzon, aux côtés de *P. ovinus*.

L'exclusion du matériel de Ruch du concept *ovinus* conduit à revoir les caractéristiques de l'espèce. Seul secteur ostéologique observable, la branche horizontale de la mandibule dont la hauteur relative reste dans les normes de *P. minor*. Les DPC ont une longueur très différente sur les deux mandibules observées; on ne peut donc pas faire de comparaison valable par rapport à cette espèce, mais il s'agit en tous cas de DPC très allongés. Par ailleurs, la symphyse mandibulaire est courte sur NMB Ro-102 et se termine nettement en-avant de P/2, à la différence de *P. minor* chez qui elle se prolonge jusqu'au niveau de cette dent.

Pour ce qui est de la dentition, on observe qu'elle s'intègre tout à fait au sous-genre nominal, avec les cuspidés des dents jugales supérieures allongées parallèlement à l'ectolophe et resserrées dans le plan transversal. Ces dents sont par ailleurs trapézoïdales en vue latérale avec des collets étroits, les styles sont proéminents. Il semblerait que les prémolaires soient un peu plus étroites que chez *P. minor*. Enfin du cément coronaire est présent.

***Plagiolophus (Plagiolophus) ringadei* n. sp.**

(Fig. 6, 7, Pl. 5, 6-1, 6-2)

Synonymie :

Brunet, Jehenne & Ringade 1977 : *Plagiolophus fraasi* v. MEYER.

Brunet & Jehenne 1989 : *Plagiolophus ovinus* (AYMARD).

Type (holotype) : FPO RU-1, un crâne de femelle adulte avec toutes les dents jugales et les alvéoles des dents antérieures.

Figuration : Brunet et Jehenne fig. 8; ici pl. 5.

Série-type : principaux spécimens: FPO RU-2, un crâne (ibid. fig. 7; ici pl. 6-1); FPO RU-3, une mandibule (ibid. fig. 6; ici pl. 6-2).

Localité-type : Ruch (Gironde).

Niveau biochronologique : MP 21, Oligocène inférieur (Rupélien).

Etymologie : en l'honneur de Michel Ringade, découvreur du gisement de Ruch.

Diagnose : Espèce de taille intermédiaire entre *P. ovinus* et *P. ministri*.

Crâne plus grand que celui de *P. minor* (LBCT # 250 mm), plus étroit et moins haut, avec une région faciale plus longue et des dents proportionnellement plus petites. Museau fin et très allongé. DPC maxillaire et mandibulaire longs (jusqu'à 54% de LRDJ à la mandibule). Echancre nasale un peu moins profonde que chez *P. minor*, mais avec une participation plus importante du maxillaire. Orbite un peu plus petite, presque refermée à l'arrière par une longue apophyse post-orbitaire. Foramens optiques séparés par une épaisse cloison osseuse. Largeur bizygomatique maximale reportée très en arrière, à l'aplomb de l'articulation squamoso-mandibulaire. Condyle du squamosal

régulièrement cylindrique, allongé et très fin. Présence d'un sinus épitympanique excavant profondément l'apophyse post-glénoïde. Crâne apparemment amastoïdien. Branche horizontale de la mandibule plutôt basse comme chez *P. minor* et symphyse relativement courte. Apophyse coronoïde forte. Dents jugales supérieures à cuspidées allongées parallèlement au plan sagittal à leur sommet et très resserrées. Cément coronaire moins épais que chez *P. ministri*.

Observations

Remarque

Brunet et Jehenne (1989) ont rapporté le *Plagiolophus* de Ruch à l'espèce *ovinus*. Or il apparaît au premier examen que les mesures des dents de ce gisement (tabl. 10) surpassent celles de Ronzon. En dépit du très petit échantillonnage disponible pour l'une comme pour l'autre de ces localités, j'ai donc tenté de réaliser des tests comparatifs (tabl. 11). Ils mettent effectivement en évidence une assez nette différenciation entre les deux formes. Les dents jugales supérieures (du moins P4/, M1/ et M2/ les seules dents de *P. ovinus* à comparer) sont significativement plus grandes à Ruch, ainsi que P/3; et bien qu'on n'ait pas d'assez nombreux spécimens pour qu'ils soient statistiquement significatifs, on constate aussi de notables écarts pour d'autres paramètres. Il me paraît justifié en conséquence de considérer la forme de Ruch comme représentant une espèce particulière, distincte de *P. ovinus*. Cette conclusion est d'autant plus heureuse que les caractères qui définissent le mieux cette nouvelle espèce ne peuvent être observés sur le matériel de Ronzon.

Dentition

La dentition de *P. ringeadei* s'intègre bien dans le continuum morphologique qui caractérise le sous-genre *Plagiolophus*. Elle s'insère par ses dimensions entre *P. ovinus* et *P. ministri*. On vient de voir que celles-ci étaient supérieures à celles de *P. ovinus*; elles sont aussi significativement plus petites que chez *P. ministri* (avec un degré de signification de 90 à 99% pour la plupart des mesures) (tabl. 13). Il semblerait en outre que la surface des prémolaires soit plutôt moins réduite que chez cette dernière espèce. Enfin le cément coronaire paraît moins abondant que chez les espèces plus tardives.

Anatomie crânienne

Crâne

Des deux crânes de Ruch, FPO Ru-1 est le moins déformé et le plus complet, quoique ses arcades zygomatiques manquent; Ru-2, dont la base est détruite à l'arrière des cavités glénoïdes, le complète assez bien. La description qui suit sera basée, sauf indication contraire sur le premier de ces spécimens. Il s'agit dans les deux cas d'animaux adultes (Ru-2 très âgé), pourvus de canines relativement petites.

La longueur basicrânienne (LBCT) de Ru-1 est de 247 mm; il s'agit donc d'un crâne nettement plus grand que ceux de *P. minor* (≤ 200 mm); la longueur des rangées dentaires, 82,5 mm pour Ru-1 et 77,8 pour Ru-2, est également un peu plus forte.

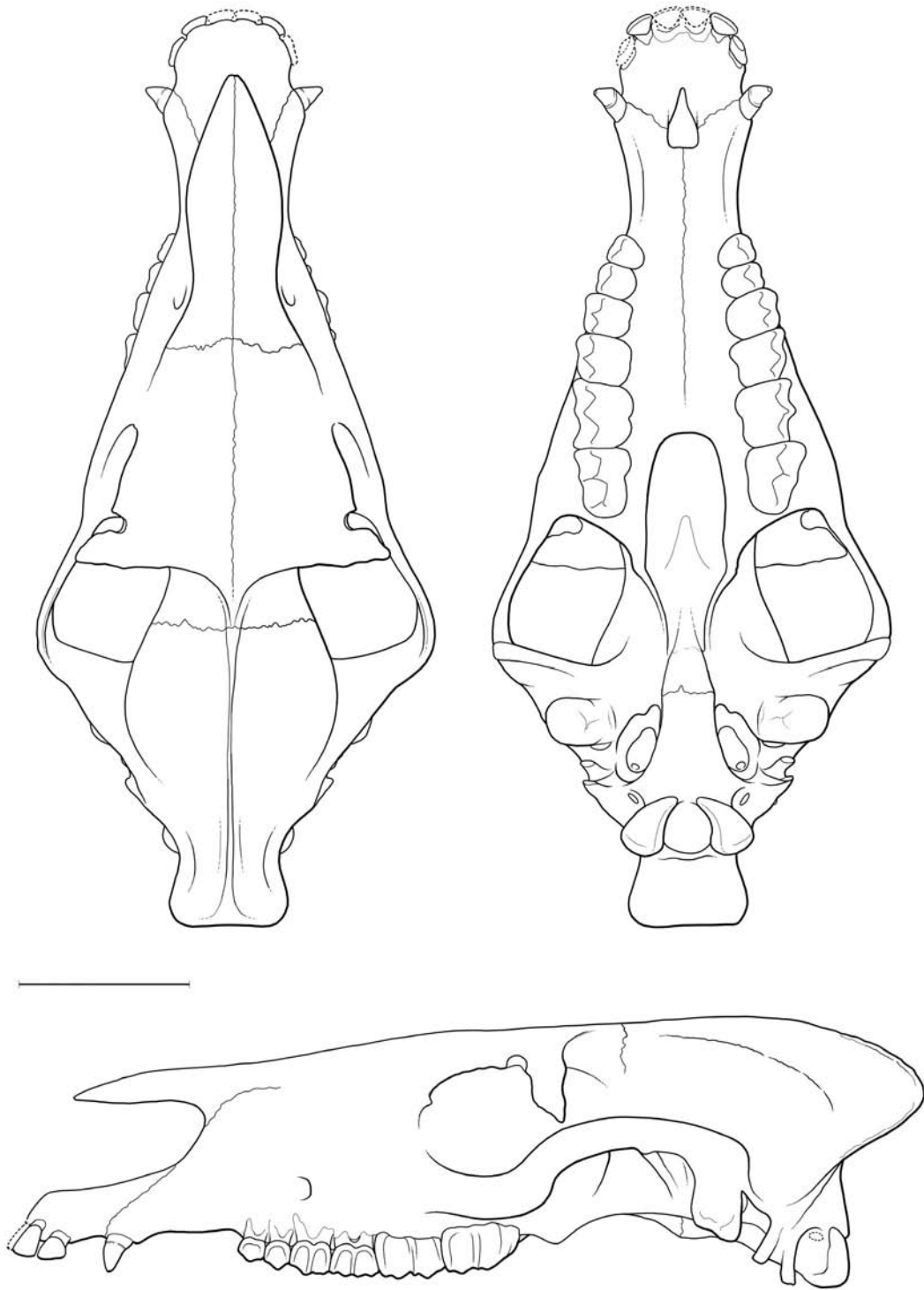


Fig. 6.— Reconstitution du crâne de *Plagiolophus ringeadei*.
Basé sur le crâne FPO Ru-1 complété par Ru-2. Échelle 5 cm.

Ce sont des crânes à la fois plus allongés, plus étroits et moins hauts que ceux de *P. minor*, avec une dentition plutôt plus petite en proportion. La hauteur osseuse au niveau des M3/ ne dépasse pas 57 mm, et, si la largeur bizygomatique atteint 118 mm chez Ru-2, c'est très postérieurement, à l'aplomb de l'articulation mandibulaire. La sveltesse du crâne de *P. ringeadei* tient à l'étroitesse de la face et à l'extrême allongement du museau.

Le DPC, tout d'abord, est très long; sur un échantillon de 4 individus, Brunet et Jehenne l'évaluent à 41% de la LRDJ en moyenne, avec un éventail de variation de 38 à 42%. Sur Ru-1, on trouve même 45,5%.

La partie antérieure du museau est très allongée, non seulement à cause de ce long DPC, mais également par suite de la présence d'un diastème pré-canin qui atteint 7 mm sur Ru-2, et d'une avancée de la région incisive, marquée de profil par un assez fort décalage des incisives, qui semblent par ailleurs avoir des dimensions voisines de l'une à l'autre.

Cette région est ainsi plus effilée que chez *minor*. Cependant, l'avant du museau est élargi au niveau des canines, comme chez tous les *Plagiolophus*, malgré la petitesse de ces dents qui indique de probables femelles.

L'échancrure nasale ne dépasse pas le tiers postérieur du DPC (B & J) et il s'en faut de 10 mm (et même de 12 mm sur Ru-2) pour qu'elle atteigne le niveau de la P2/. Le prémaxillaire se termine en pointe légèrement déportée du côté interne, en deçà du milieu du DPC. Les nasaux s'étendent jusque au-dessus de l'alvéole des canines; ils sont élargis en spatule avec une extrémité relativement pointue; ils descendent latéralement en doublant le maxillaire par l'intérieur; de profil ils dépassent à peine le point le plus reculé de l'ouverture nasale et le maxillaire constitue sur plus de 15 mm le rebord ventral de celle-ci (B & J).

En vue palatine, le diastème est bordé au niveau du rétrécissement post-canin par une crête aiguë. Détruite sur Ru-1, une large fenestration antérieure du palais se voit sur Ru-2; sa configuration est identique à celle de *P. minor*, mais la symphyse prémaxillaire est plus allongée. L'ouverture des choanes se situe en face du bord antérieur des M3/ (B & J).

La paroi latérale de l'étroit massif facial est nettement concave, mais l'état de conservation des spécimens ne permet pas de discerner d'éventuelles fosses préorbitaires caractérisées. De même, les sutures anté-orbitaires sont peu reconnaissables; il semble toutefois y avoir eu un contact naso-lacrymal comme chez *P. minor*. Le foramen infra-orbitaire s'ouvre à l'aplomb du paracône de P4/ (B & J) et le canal dentaire est long d'environ 40 mm.

A cause de l'allongement du museau, l'orbite est axée en arrière de la mi-longueur du crâne. Son rebord antérieur est aligné sur le mésostyle de M2/ (différence ontogénique probable, elle est reportée plus en arrière sur Ru-2, au-dessus du bord antérieur de M3/ (B & J).

L'orbite semblerait proportionnellement un peu plus petite que chez *P. minor* (tabl. 42); son pourtour est accidenté par un tubercule lacrymal pointu et par une échancrure sus-orbitaire de grande taille (B & J). L'apophyse post-orbitaire, préservée sur Ru-2, est particulièrement robuste et longue; elle dépasse la mi-hauteur de

l'orbite.

L'arcade zygomatique est mince et étroite; sa face externe est plane, sa hauteur n'est que de 13 à 14 mm à l'arrière de l'orbite, où elle remonte presque jusqu'au contact de l'apophyse post-orbitaire (sans présenter toutefois d'apophyse frontale caractérisée); l'orbite est ainsi à peu près totalement refermée à l'arrière (B & J). L'arcade zygomatique s'écarte progressivement du massif alvéolo-dentaire, avec un bord ventral aigu et elle diverge fortement à l'arrière, comme on l'a déjà noté, jusqu'au niveau de l'articulation squamoso-mandibulaire; la plus grande largeur du crâne se situe ainsi plus en arrière que chez *P. minor*. La suture squamoso-jugale est reportée très en avant et le squamosal atteint presque l'angle de l'orbite.

La fosse orbito-temporale est ample à l'arrière. Sur Ru-1 on constate que la crête ptérygoïdienne de l'alisphénoïde, qui n'atteint pas la tubérosité maxillaire, cache totalement les orifices de la base du crâne sauf le foramen optique. Les deux foramens optiques homologues sont séparés dans le plan frontal par une cloison osseuse épaisse de 12 mm; il y avait donc deux canaux optiques indépendants au moins sur une partie de leur trajet, contrairement à *P. minor*. L'orifice postérieur des canaux de l'alisphénoïde n'est pas visible, mais le basisphénoïde semble avoir été très aplati et il ne devait donc pas y avoir d'anastomose transverse entre eux.

Le condyle du squamosal affecte la forme d'une baguette cylindrique très fine orientée latéralement vers l'avant et très oblique dorsalement. A en juger d'après Ru-2, il devait mesurer au moins 30 mm de long pour un diamètre de 4 à 5 mm et présentait de profil l'aspect d'un tubercule articulaire proéminent.

L'apophyse post-glénoïde est très globuleuse, mais peu dégagée ventralement. Le méat auditif externe est délimité latéralement par un bourrelet rectiligne abaissé. Un vaste sinus épitympanique s'ouvre dans sa voûte et sa paroi antérieure et **excave totalement** l'apophyse post-glénoïde. Il n'y a cependant pas au-dessus de celle-ci de voussure latérale du crâne et le sinus ne s'étendait donc pas dans l'épaisseur de l'écaille du squamosal comme sur le crâne d'un ?Palaeotheriidae des Phosphorites du Quercy récemment décrit (Remy 1999a).

Le hiatus pétro-sphénoïdal est vaste avec des échancrures antérieures peu différenciées. Le pétreux est en place des deux côtés du crâne; il n'y a pas trace d'annexes auditives ossifiées. Le processus jugulaire est nettement dédoublé avec deux pointes divergentes, comme chez *P. minor*, l'apophyse post-tympanique presque aussi longue que l'apophyse paroccipitale. La suture visible entre les deux laisse supposer l'absence d'interposition d'une pars mastoidea, dont je n'ai pas non plus discerné la présence plus dorsalement sur la paroi latérale du crâne.

Le foramen magnum mesure 20 x 12 mm, mais il semble un peu écrasé.

En vue dorsale, le rétrécissement post-orbitaire est situé juste en arrière des apophyses du même nom; il est assez accentué, de même que le bombement de la boîte crânienne. Les crêtes frontales, non dédoublées se réunissent en avant de la suture fronto-pariétale. La crête sagittale est très haute à l'arrière et la crête nuchale particulièrement proéminente déborde très largement la face postérieure, extrêmement concave, du crâne.

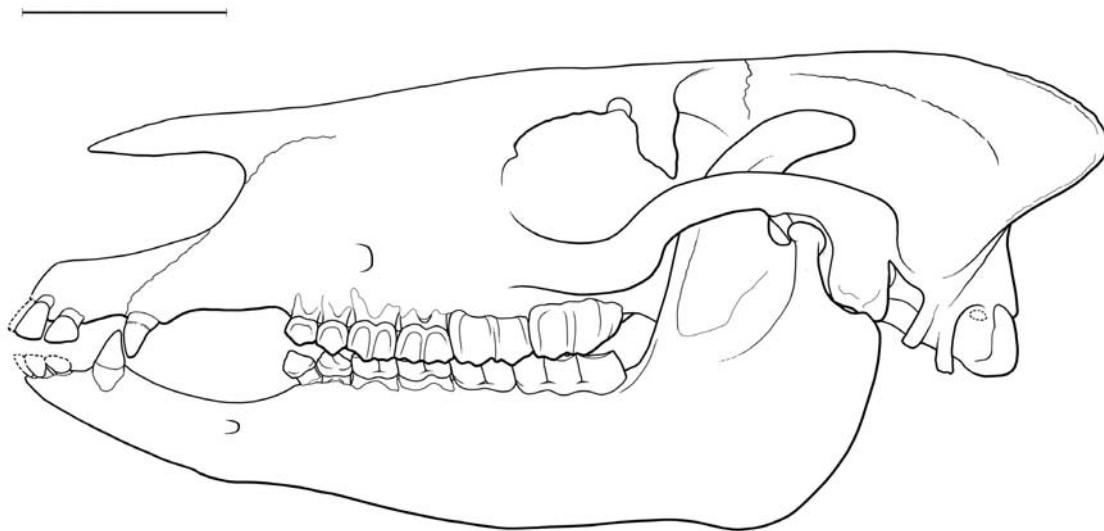


Fig. 7.— Reconstitution de la tête osseuse de *Plagiolophus ringedei* à partir du matériel de Ruch. Échelle 5 cm.

Mandibule

La longueur L_{P2-M3} de la rangée dentaire de la mandibule de Ruch RU-3 (pl. 6-2) est de 80,3 mm, valeur un peu plus forte que ce qu'on observe chez *P. ovinus*. La branche horizontale ne semble pas plus haute que celle de *P. minor* (contrairement à l'opinion de Brunet et Jehenne). Le foramen mentonnier s'ouvre sous le tiers postérieur du DPC (B & J). La symphyse est relativement courte, ne dépassant pas ce niveau. Le DPC est très long (B & J), il mesure près de 49% de la longueur de la rangée dentaire. L'apophyse angulaire n'est pas allongée vers l'arrière, mais les insertions musculaires remontent très haut, avec un brusque décrochement du bord postérieur de la branche montante qui est fortement concave sous le condyle déporté vers l'avant. Celui-ci, dont l'axe se situe à 25 mm au-dessus du plan occlusal, est très oblique vers l'intérieur et vers le bas, et peu dégagé à l'avant, l'échancrure sigmoïde étant quasiment inexistante. La fosse zygomatico-mandibulaire est très creuse. L'apophyse coronoïde est très longue, pourvue de larges traces d'insertion pour le muscle temporal et elle surplombe largement le condyle qu'elle dépasse même distalement.

***Plagiolophus (Plagiolophus) ministri* BRUNET & JEHENNE, 1989**

(Fig. 8, 9, 15c, 35h, Pl. 8, 9)

Synonymie :

Stehlin 1904b, p. 323 : *Plagiolophus fraasi* MEYER, 1852.

Brunet 1970, p. 25, 35, 36 : *Plagiolophus fraasi* MEYER, 1852.

Brunet 1977, p. 17 : *Plagiolophus fraasi* MEYER, 1852.

Brunet 1979, p. 180-183 : *Plagiolophus fraasi* MEYER, 1852.

Brunet et Jehenne 1989: *Plagiolophus ministri* n.sp.

Publication originale : Brunet M. & Jehenne Y. 1989: 37.

Type (holotype) : FPO Vil-1973-273), un crâne de femelle.

Figuration : Brunet & Jehenne, fig. 9; ici pl. 8.

Série-type (paratypes) : crâne mâle (Vil-1974-345), Brunet et Jehenne, fig. 10, (ici pl. 9-1); crâne femelle (Vil-1974-96), ici pl. 9-2; mandibule mâle (Vil-1970-95), Brunet et Jehenne, fig. 11A et 12A; mandibule femelle (Vil-1974-344), fig. 11B et 12B. Autres spécimens : plusieurs dizaines de crânes, de mandibules et d'os des membres.

Localité-type : Villebramar (Lot et Garonne), lieu-dit Le Ministre.

Niveau biochronologique : MP 22, Oligocène inférieur (Rupélien).

Diagnose émendée : Espèce de taille intermédiaire entre *P. ringeadei* et *P. huerzeleri*, de morphologie gracile, avec un crâne long et étroit. Museau particulièrement fin et allongé. DPC maxillaire et mandibulaire longs. Echancrure nasale n'atteignant pas le niveau de P2/. Participation du maxillaire au rebord inférieur de l'ouverture nasale sur une vingtaine de mm. Orbite plus petite que chez *P. minor*; son bord antérieur aligné sur l'intervalle M2/-M3/. Apophyse post-orbitaire moins longue que chez *P. ringeadei*, l'orbite peut cependant être pratiquement refermée à l'arrière par l'effet d'une forte courbure dorsale du zygoma. Maximum de largeur du crâne situé plus en avant de l'articulation mandibulaire que chez cette espèce, condyle du squamosal moins régulièrement cylindrique et moins proéminent, foramens optiques séparés par une cloison osseuse plus mince. Présence comme chez *ringeadei* d'un vaste sinus épitympanique qui creuse l'apophyse post-glénoïde. Symphyse mandibulaire n'atteignant pas la P/2. Dentition très hypsodonte. Dents jugales supérieures non abrasées à cuspides allongées parallèlement au plan sagittal à leur sommet et très resserrées. Cément coronaire abondant. Astragale relativement haut, à poulie oblique et col dégagé.

Observations

Dentition

Les dents de *P. ministri* (mesures au tabl. 12) présentent la morphologie typique du sous-genre nominal. Elles sont très hypsodontes. L'indice I_H atteint 0,88 sur les dents jugales supérieures et l'indice de Janis jusqu'à 1,83 aux molaires inférieures. Ces valeurs comptent parmi les plus élevées chez *Plagiolophus*, équivalentes à celles de *P. huerzeleri* (tabl. 32, 33).

Les cuspides des dents jugales supérieures peu usées sont très allongées et alignées parallèlement au plan sagittal, l'écart entre paracône et protocône est très réduit (tabl. 35) et les M3/ très allongées.

Les prémolaires sont un peu plus réduites que chez *P. ringeadei*, notamment à cause de la petitesse des P2. En conséquence, le PMI est plutôt plus faible (du moins au maxillaire car j'ai manqué de données comparatives pour la mandibule) (tabl. 26).

Le dimorphisme sexuel, très net au niveau des canines et de diverses structures

crâniennes (voir p. 160), ne se retrouve apparemment pas avec les dents jugales; il n'y a pas de bimodalité de l'histogramme de fréquence des supérieures et, d'après les pièces à ma disposition, le mâle aurait même des dents plus petites que la femelle.

Anatomie crânienne

Le gisement de Villebramar a livré à Brunet et Jehenne plusieurs dizaines de crânes, de mandibules et d'ossements divers à rapporter à cette espèce. En la définissant, ils notent aussi qu'elle constitue l'élément dominant de la faune de Villebramar. J'ai pu examiner brièvement ce matériel conservé dans les collections de l'Université de Poitiers et faire ainsi des observations anatomiques intéressantes. Je n'ai cependant pas eu le temps d'envisager la question de la variabilité de ces structures que la richesse du matériel permettrait d'analyser de manière approfondie; dans leur publication, Brunet et Jehenne n'ont pris en compte en effet que la variabilité de la longueur des secteurs dentaires, des DPC, et de la hauteur de la mandibule.

C r â n e

La description qui suit est basée essentiellement sur les spécimens suivants : le crâne-type de l'espèce, VIL-1973-273, qui appartenait à une femelle adulte ($U_{M3/} : 1,5$), VIL-1974-345, et VIL-1974-96, deux mâles plus âgés ($U_{M3/} : >3$). Sur ces pièces, comme sur la plupart des pièces de Villebramar, la surface de l'os est, semble-t-il, dégradée en maints endroits, ce qui limite les possibilités d'observations fines.

Il s'agit de crânes un peu plus grands que ceux de *P. ringeadei* (LBCT 270 à 295 mm), avec une rangée dentaire proportionnellement de même longueur, mais plutôt un peu moins surbaissés, (encore que les aléas de la fossilisation pourraient avoir une part dans ces proportions légèrement différentes). La région faciale est plus allongée que chez *P. minor* et dans l'ensemble, les crânes et les mandibules sont remarquables par leur aspect gracile et léger qui contraste avec le caractère trapu qu'on a noté chez cette espèce.

Le museau est particulièrement fin et allongé, spécialement chez les femelles, comme chez *ringeadei*. Le DPC maxillaire est long; sur une vingtaine de spécimens, Brunet et Jehenne l'évaluent à 42% en moyenne de la longueur de la rangée dentaire, avec des variations individuelles de 32 à 56%, et sans différences sexuelles notables. Les mesures que j'ai effectuées entrent bien dans ces limites. La crête osseuse du diastème est très aiguë et proéminente; le maxillaire est très étroit à ce niveau, mais comme chez les autres *Plagiolophus*, il s'élargit à l'aplomb des canines, même chez les femelles. Il y a un diastème pré-canin qui semble s'allonger avec l'âge et l'arcade dentaire incisive s'épanouit en une courbure régulière à l'avant. La fenestration antérieure du palais a la même forme que chez les espèces précédentes, mais elle est particulièrement grande. L'ouverture des choanes se situe en face de la limite M2-M3.

L'ouverture nasale est relativement peu échancrée, mais sa profondeur est quelque peu variable; d'après Brunet et Jehenne elle se situe entre le tiers postérieur et le milieu du diastème; sur 1974-96 elle n'est même qu'à 6 mm de l'aplomb de P2/. L'extrémité libre des nasaux, élargis en spatule au niveau de l'ouverture nasale, s'étend jusque au-dessus du prosthion chez 1974-345; sur la pièce-type ils sont plus courts, mais probablement érodés. De chaque côté, le nasal redescend à peine sur le bord ventral de

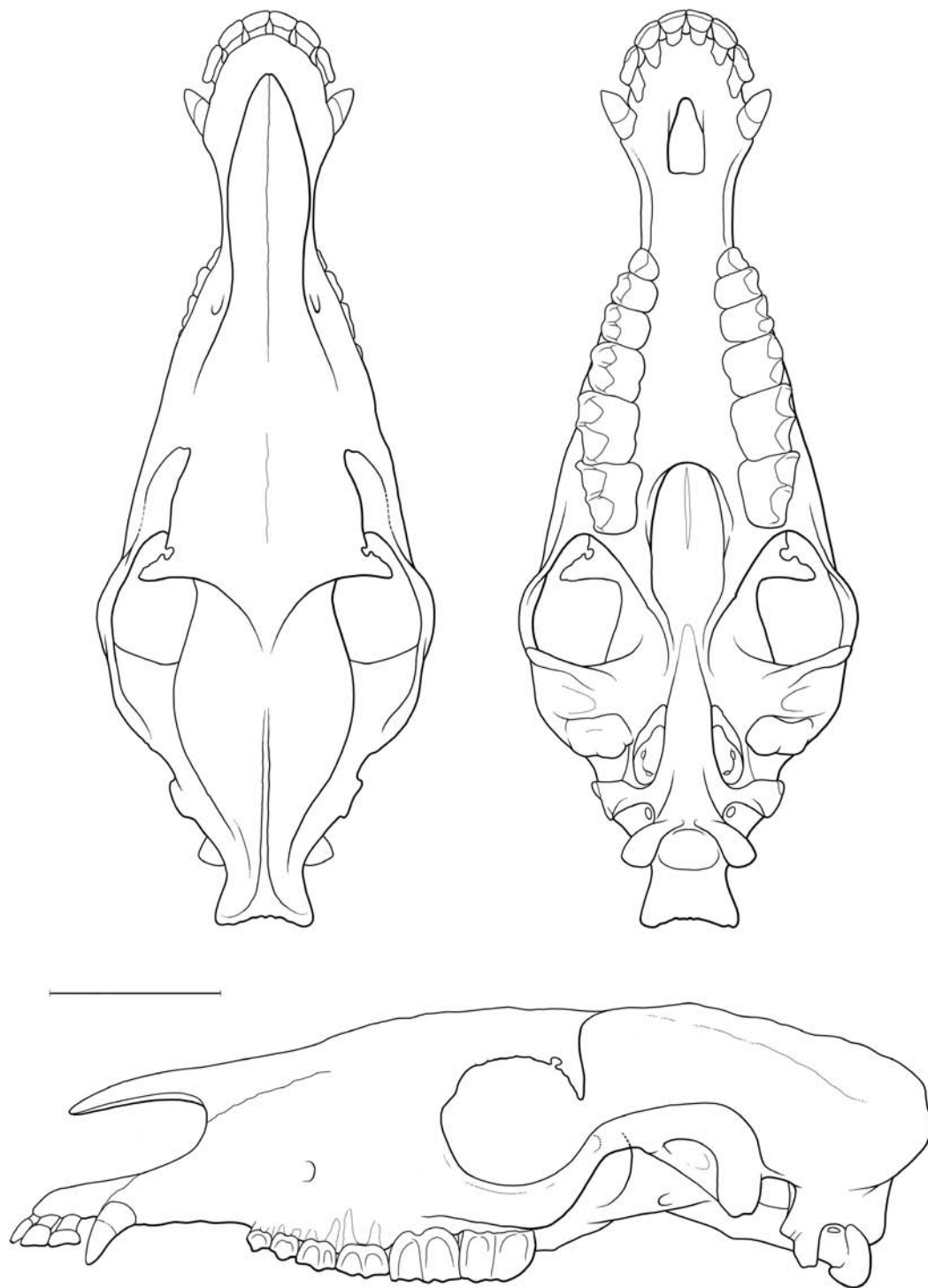


Fig. 8.— Reconstitution du crâne de *Plagiolophus ministri*, basé sur le crâne femelle FPO VIL-1973-273. Échelle 5 cm.

l'échancrure; le maxillaire y participe sur une vingtaine de mm, séparant le nasal du prémaxillaire, ce dernier se terminant en pointe, légèrement déportée du côté interne, au-dessus de la racine de la canine.

En retrait des bosses canines, la région faciale est étroite avec des parois latérales concaves. En vue latérale la suture naso-maxillaire est rectiligne et il y a un large contact lacrymo-nasal en avant de l'orbite. Le foramen infra-orbitaire s'ouvre à l'aplomb du paracône de P4/ sur 1973-273, un peu plus en arrière sur les individus plus âgés. La longueur du canal dentaire est de 50 à 60 mm.

L'orbite est axée un peu en arrière de la mi-longueur du crâne et son bord antérieur se projette avec une bonne stabilité au-dessus de la limite M2/ - M3/. Elle serait plutôt plus grande que chez *P. ringeadei*, et approche les dimensions de *P. minor* (tabl. 42). Son bord antérieur ne présente qu'une apophyse lacrymale faible; sur la pièce-type on retrouve la petite poche habituelle chez *Plagiolophus* un peu en-dessous et en arrière du canal lacrymal.

L'apophyse post-orbitaire est plus courte que chez *P. ringeadei*. Sur 1974-345 elle est relativement grêle, et l'échancrure sus-orbitaire peu marquée; 1974-96 montre une apophyse post-orbitaire plus robuste quoique aussi courte, avec à sa base une échancrure sus-orbitaire plus profonde.

L'arcade zygomaticque présente une face latérale plane; elle est limitée ventralement par une crête aiguë qui ne se prolonge pas sur le maxillaire. Elle est fortement élargie en hauteur à l'arrière de l'orbite sur le crâne mâle 1974-345 (jusqu'à 22 mm) et elle remonte distalement à plus des deux tiers de l'orbite, pour refermer presque complètement celle-ci latéralement; le contact zygoma - apophyse post-orbitaire se situe donc sur cet individu plus dorsalement que chez *P. ringeadei*. Chez l'autre mâle (1974-96) le zygoma remonte moins dorsalement et par suite l'orbite n'est pas refermée à l'arrière. Il semble donc y avoir eu une certaine variabilité de cette région.

En vue ventrale l'arcade zygomaticque s'écarte progressivement du massif facial et laisse place à l'arrière à une vaste fenestration pour le muscle temporal; elle dessine en vue dorsale ou ventrale une courbe régulièrement arrondie et, de ce fait, la largeur maximale du crâne se situe plus en avant de l'articulation squamoso-mandibulaire que chez *P. ringeadei*, à en juger d'après 1974-345 et 1974-96 chez qui le zygoma est complet.

Sur 1973-273 on peut observer le foramen optique situé 13 mm en avant de la crête ptérygoïdienne et éloigné de son homologue de 6 mm environ; la cloison osseuse qui sépare les deux canaux optiques serait donc plus mince que chez *P. ringeadei*.

La poutre osseuse de la base du crâne est étroite, renflée ventralement et épaissie au niveau de la synostose sphéno-occipitale; cependant et quoique l'ouverture postérieure du canal alaire soit bien dégagée du côté gauche chez 1973-273, on ne voit pas d'anastomose transverse en direction de son homologue.

L'articulation squamoso-mandibulaire de 1974-96 est très oblique dorso-latéralement vers l'avant. Le condyle du squamosal est moins strictement cylindrique que chez *P. ringeadei*; en vue latérale il apparaît moins proéminent et mesure à peine 4 mm de diamètre pour une longueur totale de 35 mm; il s'évase en s'aplatissant en

direction médiane. La cavité glénoïde, triangulaire, est relativement creuse.

Comme chez *P. ringeadei*, l'apophyse post-glénoïde est globuleuse et peu proéminente ventralement. J'ai pu constater sur 1973-273, bien que la cavité ne soit que partiellement dégagée de sa gangue, la présence d'un vaste sinus épitympanique qui creuse le toit du méat auditif externe et l'arrière de l'apophyse post-glénoïde. Il n'y a cependant pas, ici non plus, de boursouffure de l'écaille du squamosal.

Le processus jugulaire semble avoir été dédoublé (1973-273), mais il n'est complet et bien conservé sur aucun des spécimens que j'ai pu examiner; aussi, je ne peux préciser davantage sa structure. Le hiatus pétro-sphénoïdal est large, comme de coutume, mais avec un bord antérieur particulièrement oblique et sans échancrures bien individualisées. Quoique les pétreux soient en place sur 2 des spécimens étudiés, il n'y a pas trace d'annexes auditives ossifiées. Le foramen magnum de la pièce-type mesure 20,5 x 19,5 mm.

Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne est bien marqué; il se situe à 12 mm seulement en arrière des apophyses post-orbitaires. Les crêtes frontales se rejoignent au niveau de la suture fronto-pariétale chez la femelle (1973-273), un peu plus antérieurement chez les mâles et en formant un angle plus aigu, comme l'ont remarqué Brunet et Jehenne (communication personnelle). Ceux-ci ont en outre une crête sagittale particulièrement haute à l'arrière du crâne, et la différenciation sexuelle est très nette dans cette zone (voir p. 160). Enfin les crêtes nuchales sont extrêmement proéminentes sur tous les spécimens et débordent largement les condyles occipitaux.

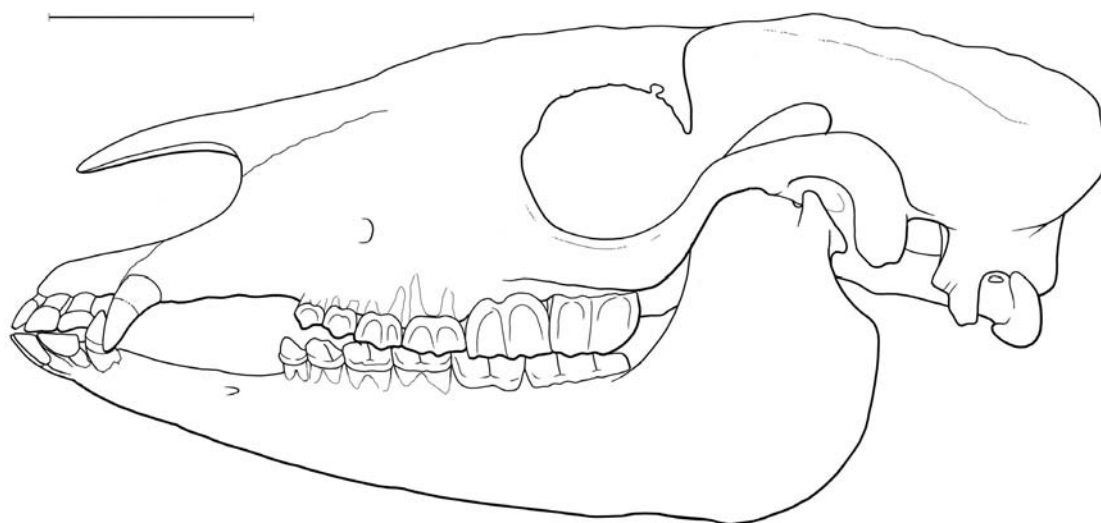


Fig. 9.— Reconstitution d'une tête osseuse de *Plagiolophus ministri* (individu femelle).

Basé sur le crâne FPO VIL-1973-273 et la mandibule VIL-1974-344 (à partir de la fig. 12B in Brunet & Jehenne 1989). Échelle 5 cm.

Mandibule

Comme le crâne, la mandibule de *P. ministri* présente une morphologie svelte, légère. La branche horizontale est étroite, relativement peu élevée même sous la M/3 (de

37 mm chez les femelles à 39 mm chez les mâles, en moyenne, d'après Brunet et Jehenne) et de hauteur régulièrement décroissante vers l'avant, sans rupture de pente du contour ventral dans le secteur incisivo-canin. L'avant du museau est très fin, surtout chez les femelles, avec des incisives disposées en éventail. Le DPC est très allongé; il vaut en moyenne 50% de la LRDJ d'après Brunet et Jehenne, avec des variations de 40 à 56%; on l'évalue même à 58,4% sur 1974-288. La symphyse ne dépasse pas le tiers postérieur du DPC; elle est particulièrement étroite chez les femelles mais il y a chez les deux sexes un élargissement du secteur incisivo-canin, corrélativement à la morphologie de l'arcade supérieure.

La partie arrière de la mandibule présente une morphologie voisine de *P. ringeadei*, mais avec une région angulaire un peu moins en retrait disto-ventralement : l'insertion du masséter superficiel remonte également très haut sur le rebord distal de la branche montante, le condyle est déporté très en avant et l'apophyse coronoïde bien développée et surplombante.

Rappelons pour terminer que, grâce à l'abondance du matériel récolté à Villebramar, le dimorphisme sexuel de *P. ministri* a pu être bien analysé par Brunet et Jehenne. Cette question sera développée plus loin.

***Plagiolophus (Plagiolophus) huerzeleri* REMY, 2000**

(Fig. 24e, 35i, 36B, Pl. 7-4)

Synonymie :

Remy *et al.* 1987 : *Plagiolophus fraasi pro parte* (Roqueprune 2, Itardies, Pech-Crabit).

Remy 1998 : *Plagiolophus ministri pro parte* (Montalban).

Publication originale : REMY J.A. 2000: 489.

Type (holotype) : NMB OV-155, crâne A, un crâne de mâle, exposé en vue ventrale sur un bloc de grès (vitrine d'exposition).

Figuration : Remy 2000, fig. 4; ici pl. 7-4.

Série-type (coll. NMB) : sur le même bloc de grès (OV-155), un fragment de crâne juvénile (crâne B) en vue latérale droite et divers os longs, incomplètement dégagés (notamment un bassin, deux extrémités, proximale et distale d'humérus, une extrémité proximale de Mc III); un maxillaire et une mandibule de femelle, OV-76; un massif facial de mâle, OV-123; une mandibule de mâle en vue latérale gauche sur un bloc de grès, OV-154; une mandibule de femelle, OV-132; une symphyse mandibulaire, OV-134; 2 astragales, OV-46, -47; 4 calcanéums, OV-43, -44, -45, -80.

Localité-type : Murs (Vaucluse), sables et grès verts de la Valette-de-Pernes.

Autres gisements : Itardies, Roqueprune 2, Pech-Crabit (Phosphorites du Quercy), La Terrasse près du Puy; Montalban (Espagne).

Niveau biochronologique : MP 23, sommet de l'Oligocène inférieur (Rupélien).

Diagnose éméndée : *Plagiolophus* de grande taille, plus grand que *P. ministri*, crâne moins gracile. Région faciale étroite et DPC longs, mais museau plus court que chez

ministri ou *ringeadei*. Profondeur de l'échancrure nasale variant de l'aplomb de P2/ à la mi-longueur du diastème. Orbité très postérieure, son bord antérieur aligné sur M3/. Largeur maximale du crâne très postérieure, comme chez *P. ringeadei*. Dents jugales supérieures non abrasées à cuspides allongées parallèlement au plan sagittal à leur sommet et très resserrées. Dents inférieures plus courtes que chez *P. javali* avec des croissants moins ouverts. Cément coronaire abondant. Astragale de taille intermédiaire entre *P. ministri* et de *P. javali*, mais plus proche morphologiquement du premier. Calcanéum allongé avec un sustentaculum tali étroit.

Observations

On ne trouvera ici qu'une énumération des principaux caractères dentaires et ostéologiques du matériel de Murs; se reporter à la note originale pour une description détaillée (Remy 2000).

- Espèce plus grande d'environ 20 à 25% que *P. ministri* (longueur basicrânienne : 350 mm, L_{P2-M3} : 100 à 118 mm). Ces mesures conduisent à une estimation de poids entre 90 et 110 kg.
- Morphologie dentaire typique du sous-genre, avec des dents jugales supérieures non abrasées pourvues de cuspides resserrées et alignées sur le plan sagittal, et des M3/ très allongées distalement. Cependant avec les progrès de l'usure les cuspides linguales deviennent particulièrement vite arrondies et les lophes plus transverses.
- Croissants des dents inférieures moins ouverts que chez *P. javali*.
- Structure des prémolaires relativement très progressive : P4/ pratiquement molariforme quoique étroite et présence d'une ébauche d'hypocône sur P3/; talonide de P/4 relativement haut et non rétréci, celui de P/3 assez allongé.
- Le degré d'hypsodontie n'est pas notablement différent de celui des espèces précédentes.
- Cément coronaire très épais.
- Crâne moins gracile et museau un peu plus court que chez *P. ministri*, quoique la région faciale soit plus allongée que chez *P. minor*.
- Longueur du DPC au maxillaire : 31,8% de la LRDJ, avec une crête moins aiguë que chez *P. ministri* et la présence d'un petit diastème pré-canine.
- Fenestration antérieure du palais comme chez les autres *Plagiolophus*.
- Ouverture des choanes très postérieure (hypocône de M3/).
- Ouverture nasale échancrée au niveau de la mi-longueur du DPC, s'approfondissant avec l'âge, éventuellement jusqu'à l'aplomb de P2/.
- Participation du maxillaire au rebord de l'ouverture sur au moins 20 mm.
- Prémaxillaire se terminant en pointe sur le sommet épaissi de l'ouverture nasale.
- Nasaux plus larges que chez *P. ministri*, élargis en spatule dans leur partie libre et se terminant au-dessus de I3/; rétrécis dans leur partie moyenne tout en surplombant la concavité latérale du museau.
- Paroi latérale du museau très concave en retrait de la canine.
- Suture naso-maxillaire longue et rectiligne.

- Lacrymal bien développé, en contact avec le nasal en avant de l'orbite et pourvu d'un fort tubercule.
- Foramen infra-orbitaire au-dessus du paracône de P4/, se reculant ontogéniquement jusqu'au bord antérieur de M1/.
- Canal dentaire long de 55 à 57 mm.
- Bord antérieur de l'orbite plus reculé que chez *P. ministri*, aligné sur le mésostyle de M2/ chez le jeune et jusqu'au mésostyle de M3/ chez l'adulte âgé.
- Echancre sus-orbitaire profonde.
- Apophyse post-orbitaire longue, descendant jusqu'à mi-hauteur de l'orbite.
- Apophyse zygomatique mince mais moins grêle que chez *P. ministri* et relativement haute (jusqu'à 23 mm chez le mâle adulte).
- Racine antérieure du zygoma non rétrécie à l'avant; présence d'une très courte crête faciale atteignant le niveau du bord distal de M2/.
- Brusque divergence latérale et dorsale du zygoma en arrière de l'orbite.
- Largeur bizygomatique maximale au niveau de l'articulation squamoso-mandibulaire, comme chez *P. ringedei*.
- Fenêtre temporale isométrique, aussi large que longue.
- Foramen optique ouvert 17 mm en avant de la crête ptérygoïdienne. (Je n'ai pas pu observer le degré de séparation entre les deux foramens homologues).
- Condyle squamosal très allongé (59 mm), fin (\varnothing 7,5 mm) et très oblique dorso-latéralement.
- Cavité glénoïde ovoïde.
- Apophyse post-glénoïde massive et peu dégagée ventralement.
- Méat auditif externe limité dorsalement par une crête externe rectiligne.
- Convergence des apophyses post-glénoïde et jugulaire renfermant ventralement en partie le méat auditif.
- Interposition probable d'une pars mastoidea entre les apophyses composant le processus jugulaire.
- Axe basicrânien épais; une anastomose éventuelle entre les canaux alaires n'a pas pu être recherchée.
- Crêtes frontales et sagittale bien marquées à l'avant de la boîte crânienne.
- Constriction post-orbitaire maximale à 12 mm en arrière des apophyses frontales.
- A l'arrière de la boîte crânienne, crêtes sagittale et nuchales très hautes et débordant largement les condyles.
- Branche horizontale de la mandibule relativement basse, surtout chez les femelles, moins haute et plus gracile que chez *P. javali*.
- Longueur du DPC mandibulaire : 52 à 58% de la LRDJ.
- Symphyse allongée jusqu'au tiers postérieur du DPC.
- Foramen mentonnier entre le tiers postérieur et le milieu du DPC.
- Branche montante de la mandibule relativement haute, le condyle à 40 mm au-dessus du plan occlusal.
- Bord postérieur de la mandibule arrondi et légèrement oblique dorsalement vers l'avant.
- Condyle mandibulaire un peu déporté en avant; échancre sigmoïde peu

marquée.

- Apophyse coronoïde haute et recourbée en arrière au-dessus du condyle.
- Dimensions et proportions de l'astragale et du calcanéum intermédiaires entre *P. ministri* et *P. javali*. Cependant, la poulie oblique de l'astragale, son col dégagé et la facette calcanéenne proximale ne dépassant pas le tiers de la hauteur de l'os se rapprochent plus de la première de ces espèces.
- L'indice de largeur du Mt III (76,6) révèle un animal moins svelte que *P. minor* de Frohnstetten mais nettement plus léger que *P. fraasi*.

A cette description il convient d'ajouter un certain aplatissement du secteur antérieur de l'arcade dentaire, d'après la mandibule OV-134; les incisives apparaissent peu décalées de profil.

Plagiolophus (Plagiolophus) javali (FILHOL, 1877) STEHLIN, 1904b
(Pl. 7-5, 7-6, 9-3)

Synonymie :

Filhol 1877 : *Paloplotherium Javalii* Nob. ⁽¹⁵⁾: 160, fig. 308-310, non fig. 344.

NON FILHOL, 1880: 109, pl. 8.

Stehlin 1904b : *Plagiolophus fraasi javali* (FILHOL).

Publication originale : Filhol H. 1877: 160.

Autres publications : Brunet & Jehenne (1989); Remy (1995).

Type (holotype) : MNHN Qu-16516, une mandibule juvénile avec /C-P/2-M/2-M/3 droites, (coll. Javal).

Figuration : Filhol 1877 fig. 308, 309, 310; Brunet & Jehenne 1989 fig. 13; ici pl. 7-5.

Localité-type : Raynal (Phosphorites du Quercy).

Matériel rapporté : M3/ (Phosphorites du Quercy) (MTB Ma-PhQ-364), pl. 7-6; symphyse mandibulaire, MNHN AGN-71, de Rouffignac de Sigoulès (Dordogne); astragale (GAR-61) et calcanéum (GAR-2128) provenant du Garouillas (Phosphorites du Quercy) (Remy 1995).

Niveau biochronologique : L'âge précis de la mandibule-type est inconnu, car elle provient d'anciennes récoltes dans les Phosphorites du Quercy. Cependant, la présence de l'espèce au Garouillas (Remy 1995), permet de l'attribuer au niveau MP 25 (base du Chattien, Oligocène supérieur). *P. javali* se révèle ainsi comme étant le dernier des Palaeotheriidae.

¹⁵ La question se pose de savoir si l'on doit conserver l'orthographe "javalii" tirée de la dénomination originelle "*Javalii*", suivant l'art. 33d du CINZ. Si le nom propre Javal avait été adjectivé en "javalus", l'appellation correcte aurait été "javalii". Mais Filhol, en écrivant Javalii, avec une majuscule, donne à ce mot le statut d'un substantif au génitif (Javal, -vali) (art. 11 h [i] 3); ce faisant, on peut argumenter que l'orthographe Javalii est incorrecte et doit être rectifiée (en dépit du contre-exemple donné à l'art. 31 a [i]). Cette interprétation permet au surplus de perpétuer l'orthographe courante, unanimement employée depuis l'époque de Stehlin. La même remarque peut également s'appliquer à l'espèce *fraasi*.

Diagnose émondée : La plus grande espèce de *Plagiolophus* (B & J) (tabl. 14; Remy 2000, fig. 6). Mandibule à branche horizontale massive, de hauteur fortement croissante vers l'arrière. DPC long. Symphyse n'atteignant pas P/2.

Dents jugales inférieures relativement étroites à croissants largement ouverts. P/4 sans entoconide. Cément coronaire épais sur toutes les dents (B & J).

D'après l'astragale et le calcanéum du Garouillas rapportés à l'espèce, le squelette appendiculaire était lourd et massif.

Commentaires

Filhol (1877) ne donne pas de diagnose de son "*Paloplotherium Javalii*", mais une description avec les mesures des dents. Il se réfère explicitement à la mandibule-type, et rapporte à la même espèce un fragment de maxillaire avec 2 dents; il décrit ensuite une deuxième mandibule (de Bach) dont il fait le type de la variété "*modicum*" à laquelle il attribue aussi un palais presque complet.

Pour Stehlin, l'espèce tomberait en synonymie avec *Plagiolophus fraasi*; seule une légère différence de taille caractérisant la mandibule-type de "*P. javali*", et les pièces de Frohnstetten correspondraient à la variété *modicum*.

Cependant Brunet et Jehenne (1989) ont montré la validité de la distinction de ces deux espèces et la nécessité de scinder les grands plagiolophes en deux ensembles génériques distincts, que l'on conserve dans le présent travail à un niveau sub-générique.

A la suite de ces auteurs, l'espèce *javali* est ainsi rapportée au sous-genre nominal, tandis qu'on doit accorder à la forme de Frohnstetten, que Brunet et Jehenne attribuent à "*Paloplotherium*", un statut distinct de ce cadre systématique (voir p. 118).

Par ailleurs, Brunet et Jehenne ont établi que, de toutes les pièces signalées par Filhol, seule la mandibule-type devait être retenue pour représenter l'espèce. En particulier, le maxillaire Qu-16372 de Pourrouyou (Filhol 1877, fig. 344: "*Paloplotherium Javalii*") devait être rapporté à "*Paloplotherium majus* BRUNET & JEHENNE, 1989" (op. cit. fig. 5B); et le crâne Qu-7355, figuré par Filhol (1882, pl. 8) sous l'appellation de "*Paloplotherium Javalii?*", à "*Paloplotherium annectens*" (op. cit. fig. 1).

Quelques-uns des très grands *Plagiolophus* provenant d'anciennes récoltes dans les Phosphorites du Quercy pourraient appartenir à l'espèce *javali*. Mais je n'ai trouvé dans les collections aucun spécimen, à l'exception d'une M3/, présentant des dimensions significativement supérieures à celles des autres grands plagiolophes, et susceptibles de fournir des données complémentaires, notamment au niveau de la dentition supérieure et de l'anatomie crânienne.

Observations

La mandibule-type appartient à un adulte jeune, sa M/3 étant en cours d'éruption. La canine de très grande taille (13,5 x 10,7 mm) indique un mâle. La longueur de la rangée dentaire est estimée par Brunet et Jehenne à 121,2 mm; c'est la plus grande

espèce du genre *Plagiolophus*; la longueur basale du crâne pourrait avoir avoisiné 400 mm, et de ce fait, le poids du corps devait dépasser 150 kg ⁽¹⁶⁾. La longueur du DPC est d'environ 52 mm, soit 42,9% de LRDJ (B & J). Le PMI évalué à 49,7 (B & J) est un des plus bas observé chez *Plagiolophus*. La branche horizontale est relativement haute et massive, compte tenu de l'âge de l'individu, et sa hauteur est fortement croissante vers l'arrière, de 36,5 mm sous la P/2 à 51,0 mm sous le protoconide de M/3. Le bord postérieur de la symphyse est aligné à 14 mm en avant des P/2. Le foramen mentonnier s'ouvre au niveau du tiers postérieur du DPC. Le bord inférieur de la mandibule est presque rectiligne, avec seulement un léger redressement vers l'avant à partir de la canine, ce qui suggère un faible allongement du secteur incisif. Il ne subsiste rien de la branche montante ni de l'apophyse angulaire.

Les dents jugales sont toutes recouvertes d'une épaisse couche de ciment coronaire, même la P/4. Elles sont relativement étroites, plus étroites que chez *P. (Paloplotherium) major*. leurs croissants sont très ouverts lingualement et séparés; le métastyliode est bien distinct du métaconide. Les molaires présentent un fort hypoconulide, ce qui leur confère un profil trapézoïdal. P/4 présente un talonide aussi long que le trigonide; la post-hypocristide est relativement vestibulée et il ne semble pas y avoir eu d'entoconide.

La symphyse MNHN AGN-71 semble pouvoir être attribuée à *P. javali* sur la base de ses très fortes dimensions (/C : 13,5 x 12,5; largeur osseuse au niveau des canines : 45), qui dépassent celles des mandibules de *P. huerzeleri*, et de la longueur du DPC (45). La symphyse est conservée sur 60 mm environ mais on ne voit pas trace des dents jugales. Les canines sont redressées verticalement et fortement divergentes vers l'extérieur. Les incisives (les I/3 manquent) sont peu décalées frontalement et très proclives, projetées dans le prolongement du bord inférieur de la branche horizontale; comme il s'agit d'un adulte âgé, on observe que leur bord libre s'est transformé en une large surface d'usure plane et horizontale.

La M3/ Ma-PhQ-364 est remarquable par ses très grandes dimensions, son épais revêtement de ciment et surtout sa très grande hypsodontie ($I_H = 1,00$).

D'après le matériel du Garouillas rapporté à l'espèce, l'astragale est trapu, un peu plus large que haut. La trochlée est creusée profondément, comme chez les autres *Plagiolophus*, mais presque perpendiculaire à la facette naviculaire; le col est inexistant, il n'y a pas de facette cuboïdienne; la facette calcanéenne proximo-latérale, régulièrement creusée en portion de cylindre, dépasse la mi-hauteur de l'os. Le corps du calcanéum est épais dorso-plantairement; le sus-tentaculum tali est très large; le bec est arrondi et émoussé avec une ample facette articulaire pour l'astragale. Ces caractéristiques dénotent un squelette appendiculaire lourd et massif, très différent de celui des autres espèces de *Plagiolophus*, notamment de *ministri* et d'*huerzeleri*.

¹⁶ La formule utilisée pour *P. minor* (p. 47), adaptée à des animaux plutôt sveltes, indiquerait ici une fourchette de 135 à 166 kg. Mais, trapu et massif, *P. javali* dépassait très probablement ces valeurs.

Sous-genre *PALOPLOTHERIUM* OWEN, 1848

Espèce-type : *Plagiolophus (Paloplotherium) annectens* (OWEN, 1848)

Synonymie :

Stehlin 1904b, p. 296 : Synonyme subjectif de *Plagiolophus* POMEL, 1847. Oublié 80 ans.

Brunet & Jehenne 1989 : genre remis en usage.

Remy (1994, 1997, 2000) : repris comme sous-genre de *Plagiolophus*.

Publication originale : Owen R. 1848: 20.

Espèces rapportées :

Plagiolophus (Paloplotherium) cartieri STEHLIN, 1904b

Plagiolophus (Paloplotherium) lugdunensis (DEPÉRET & CARRIERE, 1901)

Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci STEHLIN, 1904a

Plagiolophus (Paloplotherium) major (BRUNET & JEHENNE 1989)

Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi HOOKER, 1986

Plagiolophus (Paloplotherium) casasecaensis CUESTA, 1994

Plagiolophus (Paloplotherium) mazateronensis CUESTA, 1994

Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis n. sp.

Plagiolophus (Paloplotherium) oweni DEPÉRET, 1917.

Répartition biochronologique : MP 12 à MP 20, Eocène moyen à supérieur.

Diagnose émondée : crâne à échancrure nasale profonde (toujours en arrière de P2/); absence de fosse préorbitaire; diastème post-canine moins allongé que dans le sous-genre nominal; crâne et mandibule plutôt plus massifs; dentition moins modernisée dans l'ensemble : hypsodontie plus faible, régression moins marquée des prémolaires, molaires supérieures moins étroites au niveau occlusal avec des lophes linguaux plus transverses et des cuspidés internes moins allongées. Cément coronaire parfois absent.

Plagiolophus (Paloplotherium) annectens (OWEN, 1848) STEHLIN, 1904.

(Fig. 10, 11, 15A, 24b, 28d, 31c-j, 32, 34a-d, 35c, 36A. Pl. 10, 16-2 à 16-9, 17)

Synonymie :

Owen 1848 : *Paloplotherium annectens*.

Stehlin 1904b, p. 296 : *Plagiolophus annectens*.

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium annectens*.

Publication originale : Owen R. 1848: 28.

Type (lectotype) : BMNH M29729, un avant-crâne avec sa mandibule.

Figuration : Owen (1848) : pl. 3, fig. 1 et 2.

Localité-type : Hordle Cliff (Hampshire, Grande-Bretagne).

Autres gisements : Castrais (Lautrec, Montespieu, Peyregoux...), Robiac, Fons, Euzet, Souvignargues, Phosphorites du Quercy (le Bretou, Célarié, Lamandine, Lavergne, Mas

de Labat, Perrière, Rosières 5...), Le Guépelle?, Suisse (Mormont-Eclépens, Moutier), Espagne (Roc de Santa, Sossis)...

NON La Débruge (Stehlin 1904b : *P. cf. annectens*; Depéret 1917 : *P. annectens* mut. *Oweni*; Remy 1999 : *P. oweni*).

Répartition biochronologique : MP 16 à 17, Eocène moyen à supérieur (Bartonien supérieur à Priabonien inférieur).

Diagnose : espèce un peu plus grande que *P. minor* : LBCT 205 à 220 mm, LRDJ 76 à 87 mm au maxillaire. Ouverture nasale plus creusée, échancrée jusqu'à P2/ ou P3/; DPC plus court, 19 à 32% de LRDJ au maxillaire, 26 à 37% à la mandibule. Dentition plus progressive que chez *P. cartieri* avec des molaires supérieures assez hypsodontes, à face occlusale relativement resserrée, mais moins resserrée que chez *P. minor*. Série complète des prémolaires, mais P1 rapidement expulsées. Une assez grande variabilité morphologique au niveau des prémolaires et des dernières molaires.

Observations

Dentition

La formule dentaire de *P. annectens* comprend 4 prémolaires définitives à chaque demi-mâchoire, comme chez les *Plagiolophus* primitifs, mais au contraire de ceux-ci, les P1 sont très vite expulsées, ce qui explique que sur la plupart des séries dentaires on n'observe que 3 prémolaires (voir caractères généraux de la dentition, p. 122) ⁽¹⁷⁾.

L'espèce présente un important polymorphisme qui fait juxtaposer à l'intérieur d'une même population ou éventuellement chez un même individu des caractères archaïques et des caractères modernisés. A partir des populations de Fons 1 et d'Euzet qui restent les mieux documentées, j'ai étudié jadis cette variabilité (Remy 1967). Ce sujet sera repris plus loin dans la description globale de la dentition (p. 136).

On notera seulement ici que, la modernisation des caractéristiques dentaires d'une faune à une autre lui succédant dans le temps, se manifeste de manière statistique par un accroissement progressif du pourcentage des individus porteurs de caractères évolués, mais sans jamais que disparaissent totalement, semble-t-il, les individus archaïques. Malgré la faible évolutivité de la dentition chez *Plagiolophus*, on observe entre les gisements précités, une dérive de ces caractéristiques morphologiques (Remy 1967) sans que l'écart temporel soit cependant suffisant pour mettre en évidence la tendance à une certaine régression du secteur prémolaire que l'on constate dans l'ensemble au cours de l'histoire du genre.

Anatomie crânienne

Matériel

Je n'ai pas vu le crâne-type de "*Paloplotherium annectens*" d'Hordwell BMNH

¹⁷ A noter que Stehlin a réfuté l'assertion d'Owen qui prétendait que les M/3 de "*Paloplotherium annectens*" ne comportaient que 2 lobes avec seulement à l'arrière une petite pointe (hypoconulide) rudimentaire.

M29729, mais la publication d'Owen (1848) en donne la description avec une bonne figuration; le spécimen est d'ailleurs fortement mutilé, écrasé et incomplet. Cette description concorde bien avec les observations que l'on peut faire sur le matériel d'Euzet. C'est en effet ce gisement qui en a livré les restes les plus abondants, rapportés à la même espèce depuis les travaux de Stehlin et Depéret. La description ci-dessous est basée sur une série de spécimens qui en proviennent.

1) FSL 4999 est la tête figurée et décrite sommairement par Depéret (1917 p. 41 sv., pl. 8). C'est une tête de mâle aplatie latéralement et dégagée seulement du côté gauche. L'arcade zygomatique manque, ce qui en revanche expose entièrement la branche montante de la mandibule.

2) NMB StH-2612, un crâne aplati, dégagé seulement du côté gauche (pl. 10-2).

3) NMB StH-755, un crâne conservé jusqu'à l'arrière des fosses orbito-temporales; les zygomates sont brisés et l'extrémité libre des nasaux manque; il a subi lui aussi un aplatissement latéral assez important (pl. 10-1).

Trois spécimens ont été récoltés lors des campagnes de fouilles du Laboratoire de Paléontologie de l'ISEM de Montpellier (coll. FMO):

4) EUZ-5617 (pl. 10-3), un crâne de femelle qui a subi le même type de déformation que les crânes 1 et 2; il est lui aussi dépourvu de zygomate et par ailleurs brisé en avant des alvéoles des canines, mais la région auditive est assez bien conservée du côté droit, avec le pétreux en place.

5) EUZ-5618, un avant-crâne brisé en arrière des orbites et en avant des canines; il est moins aplati que les précédents et le fond de l'orbite gauche est bien préservé.

6) EUZ-5616, est une pièce assez fragmentaire, limitée essentiellement au massif maxillo-facial d'une femelle; son intérêt est de ne pas avoir été écrasé latéralement, à la différence des précédents (il a subi au contraire un léger tassement vertical); la structure de l'ouverture nasale est en outre bien mise en évidence.

A ce matériel d'Euzet, il faut ajouter le crâne provenant de Pourrouyou (Phosphorites du Quercy), MNHN Qu-7355, signalé par Filhol (1882) comme *Paloplotherium Javalii* et dont Stehlin (1904) avait observé que ses dimensions étaient nettement plus petites que celles de *Plagiolophus fraasi* de Frohnstetten; Brunet et Jehenne (1989) l'ont en conséquence attribué à "*Paloplotherium annectens*", décision que je considère comme judicieuse. Enfin, de nombreux fragments crâniens provenant de divers gisements, comme le crâne juvénile de Montespieu (Castrais) MTO 354, sont susceptibles de fournir des indications sur la variabilité intra-spécifique et/ou ontogénique de diverses données ostéologiques.

Les spécimens d'Euzet appartenaient à des individus adultes présentant des M3/ fonctionnelles; FSL 4999 était sans doute un peu plus âgé que les autres. Le spécimen des phosphorites Qu-7355 ainsi que M29729 étaient des adultes jeunes, dont les M3/ étaient en place, mais non abrasées.

La stature de ces divers animaux était assez peu variable; pour ce qui est des spécimens d'Euzet, à en juger d'après la longueur des séries dentaires, bien dans la moyenne du matériel de ce gisement, l'écart ne dépasse pas 7% entre le plus grand (5616 : LP2/-M3/ 81 mm) et le plus petit (4999 : 76 mm). Le crâne d'Hordwell semble à

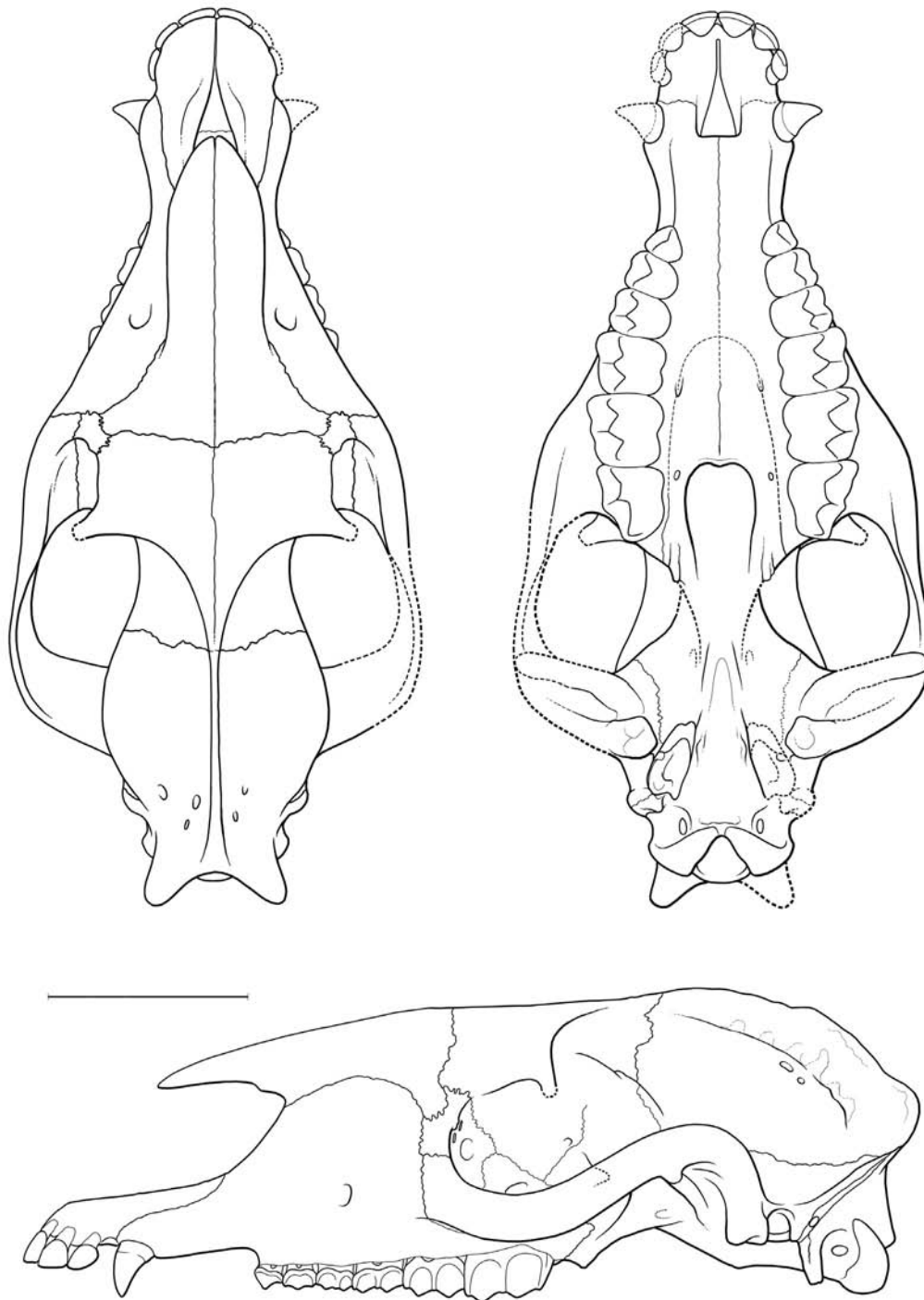


Fig. 10.— Reconstitution du crâne de *Plagiolophus annectens*.

Reconstitution réalisée à partir de FSL 4999 complété pour la fosse orbito-temporale par FMO EUZ-5618, pour l'arrière-crâne par FMO EUZ-5617, pour la région préorbitaire par NMB StH-755 et pour l'arcade zygomatique par MNHN QU-7355. Échelle 5 cm.

peu près de même taille, d'après la figure d'Owen (op. cit., pl. 3, fig. 1-2). Celui de Pourrouyou était un peu plus grand, sans dépasser toutefois la taille d'un individu mâle provenant de Fons 5 exceptionnellement fort (FMO F5-50 : LP2/-M3/ 87 mm). On a affaire à des animaux dont la longueur basale crânienne était de l'ordre de 205 à 220 mm, donc environ 15% plus grands que *P. minor*. Et, d'après les dents, 15 à 20% plus petits que *Plagiolophus fraasi*.

La reconstitution présentée dans les fig. 10 et 11 est une synthèse des observations effectuées sur ces différents spécimens, dont les mensurations sont données au tabl. 38. Le développement en largeur de l'arrière-crâne a été établi à partir du crâne des Phosphorites Qu-7355 et de l'avant-crâne 5616 dont la largeur paraît bien préservée. Quant aux dimensions verticales, celles de la tête 4999, qui constitue le document de référence habituel pour cette espèce, sont quelque peu exagérées par l'aplatissement post mortem, spécialement dans la région faciale. Lorsque cette déformation est prise en considération et corrigée, notamment avec l'aide des autres spécimens moins écrasés, comme Qu-7355, les proportions générales apparaissent assez voisines de celles de *P. minor*, tant en ce qui concerne l'allongement de la face que sa hauteur relative. On constate cependant l'existence de différences structurales assez importantes, comparativement à celui-ci, articulées notamment autour de l'ouverture nasale et de l'orbite.

Région faciale

L'échancrure nasale est plus profonde que chez *P. minor*; elle se projette à l'aplomb de P2/ ou de P3/ selon les cas.

L'apophyse latérale du nasal se présente de l'extérieur comme une pointe effilée (l'aspect un peu différent de 4999 est dû à une fracture). C'est en fait une lame osseuse qui double intérieurement le maxillaire de la même manière que chez *P. minor* (sur une longueur de 12 mm d'après 5618).

L'avancée de l'extrémité antérieure libre des nasaux est quelque peu variable: sur le spécimen de Depéret, ils ne dépassent pas l'aplomb du bord postérieur de la canine, tandis qu'ils sont plus longs sur StH-2612 où ils atteignent le niveau des I3/.

Le rebord dorsal du prémaxillaire est légèrement plus horizontal que chez *P. minor*; ce qui donne à la partie antérieure du museau l'aspect plutôt grêle qu'Owen avait déjà souligné, et la suture maxillo-prémaxillaire est plus oblique. La pointe arrière du prémaxillaire, est ici aussi un peu déportée à l'extérieur; elle présente un développement un peu variable selon les individus; elle est apparemment plus courte sur le crâne d'Hordwell, où elle ne dépasserait qu'à peine le bord postérieur de l'alvéole de la canine, que sur celui de Pourrouyou où elle se prolonge presque jusqu'à l'aplomb de P2/, les spécimens d'Euzet présentant une disposition intermédiaire. Dans tous les cas, le maxillaire participe largement au pourtour de l'échancrure nasale, beaucoup plus que chez les espèces qui vont lui succéder, *P. minor* et *P. oweni*; le bord libre de cet os, très mince sauf à proximité immédiate du prémaxillaire, et très vaguement évasé vers l'extérieur, mesure en effet de 20 à 26 mm de long (Owen parle d'1 inch). Il est parfois sillonné sur sa crête par une discrète fissure longitudinale, qui ne me paraît pas accidentelle (EUZ-5616), et qui prolonge en arrière sur une distance variable la suture

maxillo-prémaxillaire.

La partie antérieure du prémaxillaire forme un bourrelet plus épais et arrondi que chez *P. minor*. La zone d'affrontement des deux prémaxillaires semble de prime abord plus longue, mais ils sont en fait séparés par une longue et étroite fente aux bords parallèles arrondis, et la symphyse proprement dite est courte et fragile, ce qu'Owen avait également constaté. L'orifice externe du canal incisif, observable sur le maxillaire F5-50, est situé un peu plus haut que chez *P. minor* et plus à l'écart du rebord alvéolaire.

Le bloc incisif présente la même courbe régulière que chez cette espèce; il est également séparé de la canine par un diastème pré-canin d'environ 5 mm. L'alvéole des canines est fortement en relief et le museau assez nettement rétréci à l'aplomb du diastème post-canin, comme chez tous les *Plagiolophus*. J'ai observé un dimorphisme sexuel marqué; le museau étant à ce niveau nettement plus étroit chez les femelles que chez les mâles.

La longueur du diastème post-canin est assez variable, mais en moyenne plus faible : de 24 à 32% de la longueur de la rangée dentaire jugale au maxillaire (au lieu de 25 à 45% chez *P. minor*) (tabl. 40).

En vue ventrale, la fenêtre bucco-nasale antérieure du palais offre la même conformation chez les deux espèces. Quant à la voûte palatine elle paraît un peu plus large chez *P. annectens*. Le niveau de l'ouverture des choanes varie de l'aplomb de l'hypocône des M2/ au protocône des M3/; ces variations sont probablement ontogéniques et elles correspondent comme les autres à un déplacement de l'arcade dentaire vers l'avant. A noter enfin que l'arrière de la voûte palatine est renforcé par un raphé médian épais, qui se prolonge médianement par une courte protubérance.

L'orbite est plus petite chez *Plagiolophus annectens* que chez *P. minor* (tabl. 42); son bord antérieur se projette un peu plus en arrière, étant aligné en moyenne sur le métacône de M2/ avec quelques variations individuelles (du mésostyle de M2/ au bord antérieur de M3/). Elle est en outre moins oblique par rapport au plan sagittal. La suture naso-maxillaire est également longue et très convexe vers le haut, la suture naso-frontale alignée sur le bord antérieur de l'orbite; les nasaux semblent avoir à peu près les mêmes proportions, si ce n'est que leur apophyse latérale postérieure est plus longue et plus étroite que chez *P. minor* et descend davantage sur la paroi latérale de la face; cette apophyse échancre la limite dorsale antérieure du lacrymal avec lequel elle contracte une suture courbe plus courte que chez *P. minor*. Ici aussi, le contact naso-lacrymal sépare donc le maxillaire du frontal.

Le profil supérieur du museau est peut-être un peu moins abaissé vers l'avant; quant à la région sus-orbitaire, elle est mal conservée sur la plupart des spécimens et je n'ai pas pu observer s'il y avait une échancrure ou un canal sus-orbitaire. L'apophyse post-orbitaire n'est complète sur aucun des spécimens à ma disposition; d'après la description d'Owen, elle semble avoir été assez longue sur la pièce-type.

En vue latérale, l'arcade zygomatique est convexe vers le bas comme chez *P. minor*; mais elle est nettement plus robuste, avec une hauteur de plus de 11 à 14 mm à l'arrière de l'orbite. Le processus zygomatique, d'abord fortement divergent du massif facial, devient presque parallèle au plan sagittal en face de M3/; comme chez les autres

Plagiolophus les arcades s'écartent de nouveau à l'aplomb des fosses temporales, mais la largeur bizygomatique maximale se situe en avant de l'articulation mandibulaire, d'après le crâne des phosphorites, Qu-7355, le seul conservé à ce niveau. Il semble par suite que les fosses temporales aient présenté peut-être un peu moins d'ampleur que chez *P. minor*, mais davantage que chez *Leptolophus* (Remy 1998).

Le foramen infra-orbitaire est observable sur d'assez nombreux spécimens fragmentaires. Il est assez gros et situé un peu plus dorsalement que chez *P. minor* : son plancher est habituellement à plus de 15 mm du rebord alvéolaire (au lieu de 10 mm), comme Owen le note à Hordwell. Par rapport à la rangée dentaire, sa position présente une légère variabilité, accrue par l'évolution ontogénique (tabl. 45); chez les jeunes adultes, son bord postéro-externe est aligné sur le mésostyle ou le bord postérieur de P4/ (sur le paracône de P4/ chez IPS-11 (RS-395) de Roc de Santa), tandis que chez les individus âgés il recule jusqu'au mésostyle de M1/; cette migration traduit un remodelage du massif maxillo-facial au cours du vieillissement (voir p. 198).

Ce modelé est par ailleurs à peu près identique à celui de *P. minor*, très concave, **mais je n'ai observé de fosse préorbitaire caractérisée sur aucun des spécimens à ma disposition**, contrairement aux affirmations de Hooker (1986 : 361). En vue dorsale, le modelé de la face présente également une grande similitude chez les deux espèces : large à l'arrière, la face se rétrécit fortement vers l'avant avec un maximum de constriction au niveau du diastème post-canine.

La finesse du dégagement des pièces par attaque-acide m'a permis d'observer sur divers fragments maxillaires, et notamment sur F1-323 la face endo-nasale du maxillaire. Le plancher du sinus maxillaire se présente comme une surface triangulaire allongée antéro-postérieurement. Il est accidenté par le relief du large bourrelet du canal infra-orbitaire, presque parallèle au plan sagittal et long de 35 à 40 mm, qui le divise en deux secteurs inégaux, une vaste concavité triangulaire externe et une zone interne étroite et allongée. Les diverses parois verticales de cette poche sinusale sont extrêmement minces, ce qui explique leur arasement habituel. La paroi externe en particulier est constituée par la juxtaposition de deux corticales, celle du plancher sinusale et celle de la paroi externe du massif alvéolo-dentaire, sans interposition de trabécules d'os spongieux.

Fosse orbito-temporale

Pour ce que j'ai pu observer, la morphologie de cette région ne présente que des différences mineures par rapport à *P. minor*. Comme chez celui-ci, l'orbite est très creuse avec un plancher maxillaire large et plan, très légèrement incliné vers l'intérieur. Jugal, lacrymal et palatin présentent à peu près la même extension. Le canal infra-orbitaire débouche à l'angle antéro-interne du plancher. A l'intérieur et en-dessous du tubercule lacrymal, on observe le plus souvent 2 conduits lacrymaux assez vastes (un seul chez 5616; chez 5618 les deux canaux sont rapidement confluent derrière un pont osseux). Un peu plus médio-ventralement, on retrouve une poche, déjà signalée chez *P. minor*, qui mesure ici environ 5 mm de diamètre; elle est régulièrement arrondie, assez creuse, et son bord antéro-externe est dédoublé par un sillon courbe qui se prolonge un peu vers le bas; au fond de cette concavité, la paroi osseuse est continue quoique très mince (elle est intacte sur 5618) (voir p. 43). Le canal sphéno-palatin débouche assez

bas dans le palatin sur 5616; il est accompagné d'un petit canal accessoire situé en arrière et un peu dorsalement. Il n'y a qu'un seul canal post-palatin ouvert lui aussi dans le palatin.

Le foramen optique, ovale et allongé horizontalement, est vaste et mesure 4 x 6 mm; il s'ouvre nettement en avant de la crête ptérygoïdienne, qui recouvre les autres orifices crâniens du fond de l'orbite, situés un peu plus ventralement. Contrairement à *P. minor*, les deux foramens optiques homologues sont séparés par une mince cloison; mais celle-ci ne se prolonge que très peu vers l'arrière, de telle sorte que le canal optique, impair et médian sur presque toute sa longueur, ne se dédouble qu'à son débouché dans les fosses orbito-temporales droite et gauche. Ce cloisonnement antérieur pouvait même être incomplet, car sur le crâne 5617, une fente horizontale le divise à mi-hauteur. Le foramen optique est surmonté d'une crête oblique en haut et en avant, bien marquée sur 5618, qui dépasse la suture fronto-orbitosphénoïdale et se poursuit jusque au-dessus du foramen ethmoïdal.

La limite dorsale du sphénoïde n'a pas pu être complètement retracée. J'ai pu constater cependant que la suture fronto-sphénoïdale remontait presque jusqu'au sommet de l'orbite; l'orbitosphénoïde présentait donc une grande extension verticale sur la paroi latérale du crâne. Il existe par ailleurs, en avant de la crête temporale antérieure qui est très accentuée, une suture longue d'1 cm environ, qui semble correspondre à la jonction entre alisphénoïde et pariétal; en effet l'écaille du squamosal n'est pas plus étendue que chez *P. minor* et la suture fronto-pariétale est disposée de même que chez celui-ci; il est donc probable que l'alisphénoïde présentait également une grande extension dorsale et qu'une large bande de pariétal séparait le frontal du squamosal.

Arrière-crâne

La boîte crânienne n'est bien observable que sur le crâne du Quercy, les deux seuls spécimens d'Euzet où cette région est conservée (4999 et 5617) étant assez écrasés; son amplitude paraît à peu près identique à celle de *P. minor*. La constriction post-orbitaire maximale est reportée à peine plus en arrière que chez celui-ci, à 10 mm environ derrière les apophyses post-orbitaires, d'après StH-755.

Surplombant les fosses temporales (Owen op. cit.), les crêtes frontales sont très marquées; elles se réunissent au niveau de la suture fronto-pariétale en une crête sagittale extrêmement puissante, bien préservée sur FSL 4999. Le pariétal est perforé dans sa partie postérieure et à la base de la crête sagittale par plusieurs pertuis vasculaires de taille variée. Il n'y a pas trace d'individualisation d'un interpariétal. A l'arrière de la suture pariéto-occipitale, la crête sagittale et les crêtes nuchales qui la prolongent latéralement de chaque côté, surplombent fortement la face postérieure du crâne. Celle-ci est par suite extrêmement concave dans sa moitié dorsale, tandis qu'elle offre au contraire un relief convexe au-dessus des condyles occipitaux. La superficie du foramen magnum est assez difficile à évaluer en raison de l'aplatissement des deux spécimens utilisables. Le périmètre mesuré correspond à une surface circulaire de 2,0 à 2,3 cm² dans les deux cas.

La crête nuchale s'atténue latéralement en se dédoublant. On voit sur 5617 qu'une étroite lame d'apophyse mastoïde apparaît à ce niveau; elle se prolonge, au-delà du

foramen mastoïdien, jusqu'au bord antérieur du processus jugulaire dont elle sépare les deux composantes. L'apophyse post-tympanique du squamosal est brisée à son extrémité et on ne sait pas dans quelle mesure elle devait diverger de l'apophyse paroccipitale; cette dernière est longue et légèrement tournée vers l'arrière; elle présente une section irrégulière et une surface tourmentée.

La racine du zygoma présente la même configuration que chez *P. minor*, mais elle est insérée plus bas sur la face latérale de la boîte crânienne; l'apophyse post-glénoïde est massive mais courte, avec des bords antérieur et postérieur presque parallèles, et aplatie ventralement avec seulement, du côté interne, un petit mamelon arrondi.

La partie externe de l'articulation squamoso-mandibulaire n'est conservée que sur la pièce du Quercy; mais elle est mal dégagée et l'on constate seulement que le tubercule articulaire devait être de section hémicylindrique avec un diamètre de l'ordre de 7 mm environ, mais sa longueur n'est pas directement observable; elle pourrait avoir été d'environ 30 à 35 mm, comme sur la restitution proposée (fig. 10). La zone articulaire, apparemment très inclinée dorso-latéralement sur 5617, est délimitée intérieurement par une ligne courbe bien marquée qui unit le bord antérieur du condyle à l'angle antéro-interne de l'apophyse post-glénoïde, et qui pourrait avoir servi d'insertion à la capsule articulaire. A ce niveau, les reliefs du condyle et de la cavité glénoïde s'évanouissent complètement.

La morphologie de l'oreille externe est similaire à celle de *P. minor* : le méat auditif externe, légèrement oblique vers l'extérieur et vers l'arrière, ne semble pas avoir été canalisé ventralement. Le recessus, habituel chez les Palaeotheriidae, qui excave son toit et la base de l'apophyse post-glénoïde est ici peu profond. Juste en-dessous s'ouvrent deux petits foramens post-glénoïdiens.

Le périotique droit est en place chez EUZ-5617 et il a conservé ses relations avec le squamosal; du côté interne, il est décollé par rapport au basioccipital mais la correspondance de forme entre ces deux os permet d'affirmer qu'ils entraient largement en contact.

Les échancrures carotidienne et ovale ne se distinguent que par une légère ondulation du bord libre du sphénoïde, l'échancrure épineuse est mieux marquée; en face, le promontoire est régulièrement arrondi. Pour le reste la morphologie de la face latéro-ventrale de cet os ne se distingue de celle de *P. minor* qu'au niveau du ganglion géniculé, dont le logement est encore mieux individualisé et en partie recouvert par un prolongement ventral de la mince cloison externe du pétreux au contact du squamosal; il n'y a cependant pas de pont osseux complet. Le tympano-hyal n'est pas conservé. L'axe osseux basilaire est accidenté sur ce crâne EUZ-5617 (comme chez FSL 4999) par de fortes rugosités d'insertions musculaires, spécialement au niveau de la synostose sphéno-occipitale; le bord inférieur du secteur sphénoïdal est assez incliné, mais l'angle palato-crânien reste faible et de l'ordre de 10 à 15 degrés.

Owen (1848 : 34) a pu observer le logement osseux des lobes olfactifs du crâne d'Hordwell. Comme chez *P. minor* (voir p. 49), ces lobes, séparés par la crista galli, sont oblongs et allongés verticalement.

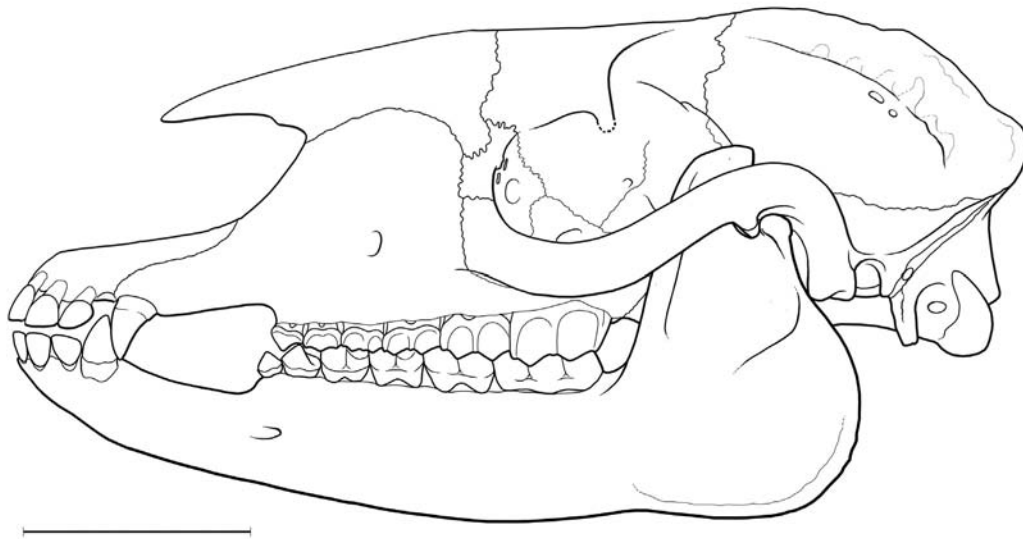


Fig. 11.— Reconstitution de la tête osseuse de *Plagiolophus annectens*. Échelle 5 cm.

Mandibule

Bien que d'innombrables mandibules aient été mises au jour chez *P. annectens*, peu sont complètes. Il n'est donc pas facile de faire la part des variations ontogéniques individuelles ou sexuelles dans la description; quelques critères distinctifs se dégagent néanmoins :

La branche horizontale n'est pas spécialement plus robuste ni plus haute que chez *P. minor*; sa hauteur s'abaisse régulièrement de l'arrière jusqu'à la région incisive.

La symphyse est moins longue : son bord postérieur n'atteint pas les P/2, il s'en faut généralement d'un bon centimètre; elle est aussi plus large et plus creuse.

En dépit de leur forme différente les incisives ont toutes un bord libre de même longueur; elles sont implantées en éventail selon une courbe régulièrement arrondie, et projetées en avant, parallèlement au bord ventral de la mandibule.

A l'arrière des canines, le corps de la mandibule est un peu rétréci, et le diastème post-canin souligné par une crête aiguë; la longueur de ce diastème est très variable, passant individuellement de 19 à 41% de LRDJ (tabl. 41); comme au niveau maxillaire, il est en moyenne plus court que chez *P. minor* où il oscille entre 28 et 47%. A développement ontogénique identique, le foramen mentonnier est un peu plus caudal : sur 4999 par exemple, il se situe à l'aplomb de la limite P/2-P/3.

La région articulaire est plus étroite d'avant en arrière que chez *P. curtisi* ou *mazateronensis* ou même que chez *P. minor*. L'apophyse coronoïde est très développée, mais son extrémité est plus obtuse et généralement moins recourbée en crochet vers l'arrière que chez cette dernière espèce. L'échancrure sigmoïde est étroite et peu profonde; le condyle, dont le col est à peine marqué, est très oblique ventralement vers l'intérieur et convexe dorsalement; il est plutôt moins élevé au-dessus du plan occlusal.

Le bord postérieur de la mandibule est très oblique, d'autant plus que la région angulaire est bien développée; la fosse zygomatoco-mandibulaire assez profonde, mais moins nettement délimitée que chez *P. minor*, est plus triangulaire. Elle est relayée ventralement du côté interne par une profonde fosse ptérygoïdienne, au sommet de laquelle s'ouvre vers l'avant l'orifice postérieur du canal dentaire.

Commentaires

L'espèce *annectens* est connue uniquement dans des gisements du Sud de la France, d'Espagne et de Suisse, si l'on excepte le gisement-type d'Hordwell et une présence possible (mais incertaine) au Guépelle (Bassin Parisien). Ce qui pourrait dénoter un développement endémique de la forme sud-européenne et mettre en doute son assimilation à l'espèce anglaise. Mais le registre fossile de cette dernière est insuffisamment documenté pour trancher cette question et l'assentiment est général depuis les travaux de Stehlin et Depéret pour admettre cette assimilation.

Telle qu'elle est conçue ici, l'espèce présente une grande longévité, malgré l'exclusion de la forme de la Débruge (*P. oweni*), puisqu'on la suit depuis le Castrais, environ -39 MA, jusqu'à Hordwell et Euzet, -37 MA.

Stehlin, il est vrai, avait déterminé avec quelque hésitation, comme *P. cf. minor*, le matériel dentaire de *Plagiolophus* du Castrais, qui présente effectivement peu d'écart de taille avec cette autre espèce. Mais les dents du Castrais sont un peu moins hypsodontes que chez *P. minor* et les molaires supérieures ont une surface occlusale moins étroite; il me paraît plus judicieux de les rapporter à l'espèce *annectens*. Par ailleurs, les spécimens de *Plagiolophus* de Robiac, qui avaient d'abord été attribués par Depéret & Carrière (1901) à *P. lugdunensis* se différencient de ce taxon, comme de *P. cartieri*, par l'allongement et un certain resserrement des cuspidés des dents jugales supérieures, par une plus nette obliquité des lophes internes, et par une hypsodontie plus marquée. Rappelons cependant qu'une partie du matériel de Robiac doit être rapportée à *P. mamertensis* n.sp. (cf. infra).

Avec une telle longévité de l'espèce *annectens*, on peut se poser la question de savoir si la définition de sous-espèces hétérochrones ne se justifierait pas. Les spécimens du Castrais et de Robiac sont significativement un peu plus petits que ceux de Fons 1, généralement de 3 à 7% environ, et ces derniers plus petits qu'à Euzet à peu près dans les mêmes proportions (Remy 1967). Pourtant, toutes populations confondues, les coefficients de variabilité des mesures dentaires de *P. annectens* ne dépassent guère les normes rencontrées habituellement chez une espèce homogène (tabl. 15 à 17).

On a noté par ailleurs qu'il existait un important polymorphisme des dents les plus caractéristiques à l'intérieur d'une même population. Seul un traitement statistique de l'évolution de ces caractères, esquissé pour Fons 1 et Euzet (Remy 1967), permettrait la mise en évidence et la définition de sous-espèces hétérochrones. Mais à part ces deux populations, aucune autre ne me paraît suffisamment documentée pour mener à bien une telle analyse. Sur le plan de l'anatomie crânienne, on a également signalé les insuffisances de la documentation paléontologique. Il ne semble donc pas judicieux actuellement de subdiviser l'espèce.

Une place à part pourrait cependant être donnée au matériel espagnol dans la

mesure où Casanovas et Santafé (1981) notaient quelques particularités des autopodes de Roc de Santa comparativement à leurs homologues d'Euzet (MtIII plus sveltes et astragales mieux adaptés à la course). Par ailleurs, on a également remarqué ici la position un peu plus antérieure du foramen infra-orbitaire. Enfin quelques particularités sembleraient caractériser les dents de cette population (styles très développés et paraconule peu allongé sur P4/, cingulums linguaux des P/ très atténués, surface de M3/ relativement faible comparativement à M2/). Mais là encore toutes ces observations ne sont basées que sur un très petit nombre d'exemplaires, et l'on ne peut pas exclure qu'il s'agisse de variations individuelles, compte tenu de la variabilité morphologique de *P. annectens*. Comme pour d'autres populations, la définition d'une sous-espèce à partir du matériel de Roc de Santa ne se justifie donc pas.

***Plagiolophus (Paloplotherium) cartieri* STEHLIN, 1904b**

(Fig. 28a, 31a-b. Pl. 11)

Synonymie :

Stehlin, 1904b : *Plagiolophus cartieri* n.sp.

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium cartieri* (STEHLIN, 1904b).

Publication originale : Stehlin H. G. 1904b: 327.

Type (lectotype) ⁽¹⁸⁾: NMB Ed-454, un fragment de maxillaire droit avec M1/-M3/.

Figuration : Stehlin 1904b pl. 8, fig. 40; ici pl. 11-1.

Localité-type : Egerkingen, fissure α , Canton de Solothurn (Jura suisse).

Matériel de la série-type et matériel rapporté : paralectotypes : NMB Ec-779, un fragment de maxillaire droit avec P2/-P3/, les racines de P1/ et l'alvéole de C/, et Ec-790 une P4/ droite, figurés in Stehlin op. cit. pl. 8, fig. 42 et 41. Autres spécimens : des fragments de maxillaires, de mandibules et de nombreuses dents isolées provenant des différentes fissures d'Egerkingen, en particulier les pièces figurées par Stehlin 1904b : pl. 7 fig. 33 à 38; pl. 8 fig. 31, 32, 35 à 39, 41, 43 à 52, 54 à 56, 58 à 63. A noter spécialement deux fragments crâniens, Eh-239 (pl. 11-15) et En-76, ainsi qu'un maxillaire droit avec P2/-(M3/), Eh799 (pl. 11-12) d'Egerkingen γ .

Autres gisements : Geiseltal uMK? et OHM, Calcaire Grossier supérieur parisien (la Défense, Jumencourt), Château-Thierry (banc vert), Chamblon.

Répartition biochronologique : MP 12? à 14, Eocène moyen (Lutétien moyen à Auversien).

Diagnose émondée : D'après la longueur des dents jugales supérieures ($L_{P2/-M3/}$ 70 à 77,5 mm), taille proche de la limite inférieure de variation de *Plagiolophus annectens*. Diastèmes post-canins relativement courts, 20,6 à 23,9% de $L_{P2/-M3/}$. Participation du maxillaire au rebord de l'ouverture nasale qui était probablement peu échancrée.

¹⁸ Stehlin n'a pas défini de type explicitement. Dans les collections de Bâle, six dents jugales inférieures sont mentionnées comme syntypes, mais je n'ai pas trouvé de publication relative à cette définition. Ce choix ne me paraît pas judicieux, s'agissant de dents inférieures isolées, possédant peu de détails morphologiques caractéristiques et sans donnée ostéologique; c'est pourquoi je définis un lectotype différent.

Foramens optiques non confluent. Molaires moins hypsodontes que chez *Plagiolophus annectens*, mais un peu plus hautes que chez *Propalaeotherium*. Lophes internes des molaires supérieures plus transverses que chez les espèces plus récentes de *Plagiolophus*, cuspidés moins allongés et moins resserrés dans le sens labio-lingual; M3/ trapézoïdale, étroite à l'arrière, peu allongée distalement. Gradation de taille des prémolaires moins accentuée que chez *Paraplagiolophus codiciensis* et P4/ pourvue d'un mésostyle. Pas de dépôts de ciment coronaire.

Commentaire

Hellmund (2000) attribue 2 molaires inférieures du Geiseltal uMK (MP 12) à *P. cartieri*, ce qui fait en principe de ce spécimen le plus ancien représentant des Palaeotheriiniés. Cette détermination ne doit cependant pas être acceptée sans quelques réserves. La caractérisation des molaires inférieures de Palaeotheriiniés est relativement pauvre et en particulier la différenciation entre *Propalaeotherium* et *Plagiolophus* souvent problématique avec des /M isolées¹⁹. On trouve chez une même espèce des variations sur l'ouverture interne du trigonide et le développement de la crête antérieure (paralophide), sur le dédoublement du métaconide et le développement des cingulum labiaux. Quant à la hauteur de couronne, je fais remarquer par ailleurs (p. 132) qu'elle est à peine supérieure chez *P. cartieri* à celle de certains *Propalaeotherium*. L'indice I_H de la M/3 du Geiseltal, actuellement 0,92, n'aurait sans doute pas atteint 1,00, il était donc à peine plus élevé que celui de la M/3 d'une mandibule de *P. voighti* (GMH XIV-180) (0,92) ou de la mandibule-type de *P. isselanum* (0,95). Les 2 molaires du Geiseltal offrent d'ailleurs une assez grande ressemblance morphologique avec cette dernière mandibule. Toutefois on doit admettre que l'atténuation du cingulum labial, particulièrement étroit et bas proportionnellement à la hauteur de la couronne, s'accorde mal avec le genre *Propalaeotherium* et correspondrait mieux à un *Plagiolophus*. Mais en tout état de cause l'attribution de ce spécimen à l'espèce *cartieri* ne saurait être que conjecturale.

Quant à la mandibule du Geiseltal OHM Ce-I-3998 figurée par Franzen et Haubold (1986: pl. 2 fig. 1) son interprétation me paraît également discutable sur les mêmes bases. En outre la 1ère dent (abîmée semble-t-il) possède un talonide beaucoup trop développé pour être une P/3 de *Plagiolophus*; s'agirait-il d'une D/3? Je n'ai pas vu les deux autres spécimens cités par ces auteurs, susceptibles (surtout la P4/) de confirmer la présence du genre à ce niveau, et je n'ai pas pu accéder à la publication de Heller qui les a figurés.

Observations

Dentition

La morphologie dentaire de *Plagiolophus cartieri* est une des plus archaïques du genre *Plagiolophus*. A partir du schéma de base propre à ce genre au sein des Palaeotheriinae, le caractère peu évolué des dents se manifeste par des particularités qui traduisent une réalité fonctionnelle assez éloignée de celle des espèces tardives (cf.

¹⁹ Je n'en veux pour preuve que les déterminations fluctuantes de plusieurs spécimens (NMB en particulier).

infra). La série des dents jugales est complète, avec la présence permanente de 4 prémolaires supérieures et inférieures; les prémolaires sont relativement développées par rapport aux molaires (tabl. 18 et 30) (alors qu'elles auront tendance à voir leur superficie réduite chez les formes ultérieures malgré de timides progrès dans le schéma des faces occlusales, cf. infra : évolution de la dentition).

Des côtes sont généralement bien marquées sur l'ectolophe des dents supérieures; l'indentation entre paracône et métacône (postparacrista et prémétacrista) est profonde et le paraconule est bien isolé du protocône, ce qui traduit un reste de bunodontie. Les molaires supérieures ont des ectolophes de plus en plus obliques de M1/ à M3/ avec des parastyles très proéminents vers l'extérieur. Les crêtes transversales y sont peu obliques, même sur les pièces non usées, et la distance transversale entre paracône et protocône relativement importante (tabl. 35). Corrélativement à l'importance encore grande des prémolaires dans la dentition, les M3 sont peu développées à l'arrière. Les cingulum labiaux sont nets, les linguaux interrompus en face des cuspidés des molaires, sinon absents, mais ils sont épais sur les prémolaires supérieures. Le métaconide des molaires inférieures est nettement dédoublé et l'entoconide globuleux; on observe pas sur ces dents l'augmentation de hauteur du talonide par rapport au trigonide qui existe chez les *Plagiolophus* plus tardifs (Stehlin 1904b, fig. 18).

Cette morphologie confère à la dentition de *Plagiolophus cartieri* un faciès qui n'est pas sans rappeler le genre *Propalaeotherium*, à tel point qu'il est parfois difficile de déterminer des molaires isolées. Mais chez *Plagiolophus cartieri* les dents jugales sont un peu moins brachyodontes, les supérieures moins larges, les côtes de l'ectolophe des molaires sont moins marquées et leur mésostyle disposé plus symétriquement. Les P4/ ont en outre le schéma bien particulier aux plagiolophes (métalophe recourbé et rattaché "en crochet" au protocône) au lieu du dessin en V le plus souvent observé chez *Propalaeotherium*. Les prémolaires inférieures sont de leur côté moins globuleuses et arrondies, et le métaconide moins proéminent.

Par rapport au genre contemporain *Paraplagiolophus*, hormis des dimensions un peu plus faibles, on note des différences morphologiques évidentes. Les prémolaires du crâne de *P. codiciensis* de Jumencourt sont nettement plus bunodontes et totalement dépourvues de mésostyle, avec au contraire un sillon entre paracône et métacône sur P4/; et surtout l'hétéroodontie est plus marquée par suite d'un accroissement de taille de P1/ à M2/ nettement plus important que chez *Plagiolophus cartieri*. Franzen et Haubold (1986) notent que les prémolaires sont relativement plus grandes chez *Paraplagiolophus codiciensis*; c'est vrai pour P3/ et P4/, mais à cause de cette très forte hétéroodontie, ce n'est pas vrai pour P1/ et P2/ qui sont au contraire beaucoup plus petites que chez *Plagiolophus cartieri*. C'est un des caractères qui éloignent *Paraplagiolophus* de l'ascendance directe de *cartieri* et plus généralement des *Plagiolophus*.

Par ailleurs, à Egerkingen, la M1/ est moins grosse proportionnellement aux prémolaires que sur le type de *P. cartailhaci*. Comparativement aux spécimens de Robiac attribués à cette espèce (cf. infra), les dents de *P. cartieri* sont également beaucoup moins hypsodontes et le sommet des faces occlusales des molaires beaucoup moins resserré dans le plan frontal.

Enfin, les rangées dentaires de *P. cartieri* ne se démarquent pas significativement

de celles de *P. annectens* par leur taille, mais chez cette dernière espèce, elles sont plus hautes, présentent une tendance à une réduction de la région antérieure (P2 statistiquement plus petites, P1 expulsées plus ou moins précocement) et à l'allongement des dernières molaires. Les molaires supérieures de *P. annectens* sont en outre moins rétrécies à l'arrière, les cuspides sont plus allongées et l'écart paracône-protocône en moyenne plus faible, ce qui annonce déjà chez de nombreux représentants de cette espèce une certaine modernisation structurale.

Anatomie crânienne

La documentation ostéologique de cette espèce est limitée à quelques spécimens très fragmentaires. Hormis le paralectotype Ec-779 qui provient de Egerkingen α , les autres ont tous été trouvés dans le locus γ . Il s'agit de Eh-239 (pl. 11-15) et En-76, deux portions moyennes de crâne comportant des molaires et les régions orbitaires plus ou moins préservées, de Eh-799, un maxillaire droit avec la série des dents jugales de P2/ à (M3/) (pl. 11-12) et de 3 autres maxillaires encore plus fragmentaires. En fait de mandibule, je n'ai repéré que Ed-442, dont les dents ont été figurées par Stehlin (op. cit., fig. XVIII et pl. VIII, fig. 61) et qui comporte seulement une partie de la branche horizontale. Les observations restent donc très lacunaires et ne permettent pas une reconstitution de la tête osseuse.

Franzen (1972) évalue la longueur de la série composite maxillaire figurée par Stehlin (op. cit.) à 70,5 mm et son DPC à 14,5 mm soit 20,6% de LRDJ. Sur le maxillaire Eh-799, la série P2/-M2/ mesure 59 mm; si l'on attribue à M3/ une longueur équivalente à celle du lectotype, on obtient une LRDJ de 77,5 mm, pour un DPC de 18,5 mm, ce qui donne à celui-ci une valeur relative un peu plus importante, de 23,9%.

L'ouverture nasale n'est visible que sur Eh-799. Le prémaxillaire (non conservé) devait être très court, si l'on en juge d'après les traces de suture, et limité en pointe au-dessus de l'alvéole de la canine, ce qui constituerait, s'il en était besoin, un critère de différenciation déterminant par rapport au genre *Paraplagiolophus*. Au-delà, le rebord du maxillaire est mince mais arrondi et participait à l'ouverture nasale sur au moins 11 mm; sa direction presque verticale laisse supposer que l'échancrure nasale n'était probablement pas très profonde et ne devait guère dépasser le bord antérieur de P2/.

Le foramen infra-orbitaire s'ouvre à l'aplomb du paracône de D3/ chez le juvénile Eh-248; chez l'adulte jeune (Eh-240) à la limite P3/-P4/; chez l'individu un peu plus âgé Eh-799, il se trouve au niveau du mésostyle de P4/. Il y avait donc probablement un recul ontogénique de cette ouverture comme chez les autres *Plagiolophus*, mais on ne dispose pas de spécimens suffisamment vieux pour apprécier les limites de cette évolution. Le canal dentaire de Eh-799 mesure 32 mm.

L'arcade zygomatique n'est pas rétrécie à son origine; la surface externe en est arrondie; elle se redresse dorsalement en arrière de l'orbite où sa largeur varie de 11,5 mm chez En-76 à 14 chez Eh-239. Le zygoma n'est conservé au-delà sur aucun spécimen.

Le bord antérieur de l'orbite est aligné sur la limite M2/-M3/ chez Eh-239 et En-76 qui sont des adultes assez âgés. L'orbite est bien arrondie, apparemment assez grande et surplombée par un toit frontal large et relativement bombé. L'apophyse post-orbitaire

paraît avoir été plutôt longue. Les crêtes frontales sont bien marquées et elles devaient se rejoindre loin en arrière chez l'adulte, peut-être au-delà de la suture fronto-pariétale. Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne est reporté à 17 mm environ en arrière des apophyses post-orbitaires.

La fosse orbito-temporale droite de Eh-239 est dégagée, mais quelque peu bouleversée et je n'ai pas pu y discerner les sutures osseuses. Le rebord lacrymal est ébréché, mais on voit à l'avant de l'orbite un assez gros foramen lacrymal. Le canal sphéno-palatin s'ouvre à faible hauteur au-dessus de l'extrémité de la tubérosité maxillaire. Le canal post-palatin est situé juste en-dessous.

La crête ptérygoïdienne est reconnaissable à son relief. Le foramen optique s'ouvre à quelques millimètres en avant; la base du crâne n'est pas perforée de part en part à ce niveau, mais on ne peut pas estimer l'épaisseur de la séparation entre les deux foramens optiques homologues.

Plagiolophus (Paloplotherium) lugdunensis (DEPÉRET & CARRIERE, 1901) HOOKER, 1986

(Fig. 24a, 28b-c. Pl. 12-1 à 12-4)

Synonymie :

Depéret & Carrière 1901 : *Paloplotherium lugdunense* n. sp.

Hooker 1986 : 353, *Plagiolophus lugdunensis* (DEPÉRET & CARRIERE, 1901).

Publication originale : Depéret C. & Carrière G. 1901: 617.

Type (lectotype) : FSL 2472 (*pars*), une M3/ droite non abrasée.

Figuration : pl. 12-1.

Localité-type : Lissieu (carrière de la Clotre, commune de Lissieu, Rhône).

Matériel de la série-type : quelques dizaines de dents isolées (coll. FSL).

Niveau biochronologique : MP 14, Bartonien inférieur (Auversien).

Diagnose : Espèce voisine de *P. cartieri*, mais légèrement plus petite, avec des prémolaires plus grandes proportionnellement aux molaires, des dents jugales supérieures plus lophodontes et un peu plus hautes, pourvues de cuspidés plus distantes transversalement à leur sommet.

Commentaires

Cette espèce n'est représentée que par des dents isolées du gisement karstique de Lissieu, que sa faune variée permet de rapprocher du niveau MP 14 (BiochroM'97 : 781, tabl. 3). Le *Plagiolophus* de Lissieu est habituellement signalé comme *P. cartieri*. Pourtant Depéret et Carrière (1901) lui avaient donné le nom de *Paloplotherium lugdunense* en signalant qu'il s'agissait d'une forme "de taille à peine supérieure au *P. codiciensis* GAUDRY ... qui se distingue de cette espèce par ses prémolaires supérieures pourvues sur la muraille d'une petite côte médiane (mésostyle) qui fait défaut dans le type du bassin de Paris". Stehlin n'en parle pas lors de la définition de *Plagiolophus cartieri* (1904b) et le taxon *lugdunense* est tombé dans l'oubli; Franzen (1968 : 31) le considère effectivement comme un *nomen oblitum*, synonyme subjectif de

Plagiolophus cartieri. Mais plus récemment Hooker (1986) l'a réintégré dans la liste des espèces de *Plagiolophus*; l'animal de Lissieu présente d'après lui des particularités qui diffèrent de *P. cartieri* et évoqueraient *P. cartailhaci* (le type de *cartailhaci* est malheureusement très usé); la face externe des cuspidés serait plus redressée que chez *cartieri*, l'orientation du métalophe et les proportions des M1/ et M2/ plus proches de *cartailhaci* (Hooker, *in verb.*).

On ne voit pas très bien sur quelles pièces pourraient s'appuyer cette dernière assertion et celles que j'ai vues n'offrent pas, me semble-t-il, de ressemblance particulière avec *P. cartailhaci*. Mais on constate par contre, avec Hooker, que l'ectolophe des dents jugales supérieures de Lissieu est plus vertical qu'à Egerkingen. Cela se traduit à la fois par une très légère augmentation de la hauteur coronaire moyenne et une plus grande largeur des faces occlusales non abrasées (tabl. 32 et 35). Le chevauchement des données est cependant très important et les différences beaucoup trop faibles pour être significatives (et il semblerait même a contrario que les dents jugales inférieures soient en moyenne un peu moins hautes).

Mais un certain nombre d'autres particularités plaident également en faveur de la validité de l'espèce *lugdunensis*. Sur le plan biométrique d'abord (tabl. 19), la plupart des mesures unidimensionnelles des dents jugales supérieures sont plus petites à Lissieu qu'à Egerkingen; bien que les différences soient faibles, de l'ordre de 5%, elles sont significatives, notamment pour les P4/ et les M1/; quant aux inférieures, les M/2 sont plus étroites et les M/3 au contraire nettement plus larges que chez *cartieri*. Mais les différences sont encore plus sensibles avec les surfaces réelles des dents; celles des M/ sont plus petites d'environ 20%, très significativement pour M1/ et M2/. Les prémolaires ont également une surface plus petite, mais dans une proportion moindre (autour de -5 à -10%); ce qui implique un rapport plus élevé entre les secteurs pré-molaire et molaire, mais on ne dispose pas de séries dentaires pour le contrôler objectivement.

Par ailleurs, du point de vue morphologique, les dents d'Egerkingen semblent moins lophodontes, et les molaires supérieures de ce gisement présentent un crochet assez marqué sur la face interne du paracône en direction du métalophe, repli qui est apparemment beaucoup moins accentué à Lissieu. Il ne semble pas qu'on puisse faire état de différences de structure au niveau des prémolaires entre les deux espèces, à cause de la variabilité habituelle chez *Plagiolophus*.

Finalement, les dimensions un peu plus faibles, la grandeur relative des prémolaires et la plus large ouverture de la face occlusale des dents jugales supérieures, matérialisée par un écart important entre paracône et protocône, tendraient à donner à la forme de Lissieu un aspect un peu plus archaïque que *P. cartieri*, alors que la tendance moins brachyodonte et plus lophodonte, au contraire, pourrait être interprétée plutôt comme dérivée.

Quoiqu'il en soit, l'espèce *P. lugdunensis* semble donc valide, pour autant que la précarité du matériel permette d'en juger. Toutefois, si les différences observées entre le matériel d'Egerkingen et de Lissieu correspondent bien en réalité à l'existence de deux espèces distinctes, la détermination de dents isolées restera très problématique et quelque peu subjective, tant qu'on ne disposera pas de spécimens moins fragmentaires et

de populations plus représentatives.

***Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci* STEHLIN, 1904**

(Fig. 12, 35a. Pl. 12-6)

Synonymie :

Stehlin 1904a : *Plagiolophus Cartailhaci* n.sp.

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium cartailhaci* (STEHLIN, 1904a).

Publication originale : Stehlin H. G. 1904a: 461.

Type (holotype) : MTO MAM-2002-103, un avant-crâne avec D1(?)-P2-P4-(M1) droites et P2-M1-(M2) gauches (coll. Noulet).

Figuration : Stehlin, 1904a, pl. 12 fig. 1; ici pl. 12-6.

Localité-type : Peyregoux près de Lautrec (formation du Castrais) (Tarn).

Autres gisements : Robiac. D'après Stehlin (op. cit.) et Richard (1946), l'espèce serait présente également dans différentes localités du Castrais ⁽²⁰⁾. Je n'ai retrouvé en collection (MTO, NMB, FSL...) aucun spécimen susceptible de lui être rapporté de façon probante.

Niveau biochronologique : MP 16, sommet de l'Eocène moyen (Bartonien supérieur).

Diagnose émandée : taille intermédiaire entre *P. annectens* et *P. fraasi*. Quatre prémolaires relativement petites comparativement à M1/. P4/ avec un mésostyle incomplet; métalophe de cette dent rattaché en "crochet" au protocône et sans liaison avec le cingulum postérieur qui est très élevé comme chez *Leptolophus*; cingulum interne interrompu en face du protocône. La complexité structurale décroissante de P4/ à P2/ s'accompagne d'une accentuation du cingulum postérieur et lingual. Echancre nasale profonde, atteignant le niveau du milieu de P4/, avec une longue participation du maxillaire à son rebord inférieur; orbite très postérieure, son rebord antérieur aligné sur M3/. Longueur du DPC inconnue.

Observations

Dentition

Le spécimen-type appartenait à un adulte âgé. Malgré la forte abrasion qu'elles ont subi, on voit que les dents étaient étroites au collet et évasées vers la face occlusale; il ne semble pas qu'elles aient été très hautes. Les ectolophes sont relativement convexes en face des cuspides et possèdent un faible cingulum labial. Les styles, métastyle et surtout parastyle, sont bien marqués. M1/ présente un mésostyle proéminent; son protocône est largement arrondi et ne semble pas avoir été profondément séparé du paraconule (si l'on en juge d'après le protolophe de la P4/, moins usé que celui de la

²⁰ A noter que la mandibule figurée par Gervais (1867-69, pl. 29, fig. 9 sous le nom de *Propalaeotherium*) n'appartient pas à un *Plagiolophus* comme l'indique Stehlin (op. cit.), mais au genre *Leptolophus*.

molaire); l'hypocône, triangulaire, débordé distalement le contour de la dent; le métalophe est allongé et raccordé en son milieu au métacône; le cingulum lingual est inexistant.

La série des prémolaires est complète; elles sont assez allongées sur l'arcade, si bien que le PMI pourrait avoir été élevé (fig. 12) et probablement voisin de 63. Pourtant leur surface relative est faible comparativement à M1/ car elles sont beaucoup plus étroites que cette molaire. (tabl. 20 et 30, fig. 21). P4/ présente un court mésostyle incomplet partant du cingulum, long de 3 mm et déporté distalement; son métalophe est rattaché au protocône en forme de "crochet"; le cingulum postérieur qui en est totalement séparé est très proéminent comme chez *Leptolophus*; le cingulum lingual est interrompu au protocône. Les prémolaires antérieures présentent une structure progressivement simplifiée mais avec une accentuation du cingulum postérieur et lingual; P3/ n'a qu'une pointe externe, mais la face linguale de l'ectolophe porte une double convexité, la première, correspondant au paracône, légèrement dissymétrique et proéminente en direction du métaconule, la seconde représentant une réminiscence de métacône; paraconule et métaconule sont absents sur P2/. Quant à la première prémolaire conservée à droite, elle présente une usure extrême; s'agit-il d'une dent de lait persistante ?

Anatomie crânienne

Rappelons que l'holotype est un fragment de massif maxillo-facial brisé en avant des prémolaires et postérieurement au niveau de l'orbite.

Le spécimen est incomplètement dégagé du côté droit; il a été écrasé latéralement et étiré verticalement, ce qui donne une impression fautive de grande hauteur du museau; j'ai essayé de corriger sur la reconstitution de la fig. 12 ces déformations en me basant sur l'observation des sections frontales antérieure et postérieure. Une fois ces rectifications prises en compte, il ne semble pas que le museau ait été plus haut que chez les espèces précédentes.

Par rapport à celles-ci, le caractère le plus marquant est la grande profondeur de l'échancrure nasale qui atteint le niveau du milieu de la P4/. Par ailleurs les nasaux sont brisés vers l'avant et il est impossible d'estimer l'extension de leur extrémité libre. Latéralement, l'apophyse antérieure du nasal passe derrière le maxillaire et est exposée sur le profil comme une pointe fine et allongée qui constitue le bord ventral de l'ouverture nasale sur 8 mm environ. De son côté le prémaxillaire, dont est conservée l'extrémité pointue, n'atteint pas l'aplomb de la P2/. De ce fait le maxillaire participe sur une grande longueur, soit plus de 30 mm, à cet encadrement nasal. Sur la section brisée antérieure on reconnaît l'extrémité de la racine de la canine, mais il n'est pas possible de se faire une idée de la longueur du diastème post-canin.

A l'arrière du spécimen, on voit la base de l'apophyse post-orbitaire dont la longueur ne peut pas être évaluée. Les parois supérieure et antérieure de l'orbite sont conservées jusqu'en-dessous du canal lacrymal. A partir de ces éléments on peut reconstituer le tracé approximatif de cette cavité qui devait être de taille moyenne, à peu près comme chez *P. annectens*. Elle est située très en arrière; la présence des racines de M2/ permet d'affirmer que son bord antérieur se projetait orthogonalement nettement en

arrière de cette dent, sans doute au-dessus du milieu de la M3/ et donc plus en arrière que chez les autres *Plagiolophus*. Elle s'ouvre d'autre part assez bas sur le profil facial.

Compte tenu de sa large surface d'insertion, l'arcade zygomatique devait être robuste et sans doute incurvée ventralement vers l'arrière avant de se redresser vers la région articulaire. A l'intérieur de l'orbite, on ne reconnaît que les orifices des deux canaux lacrymaux.

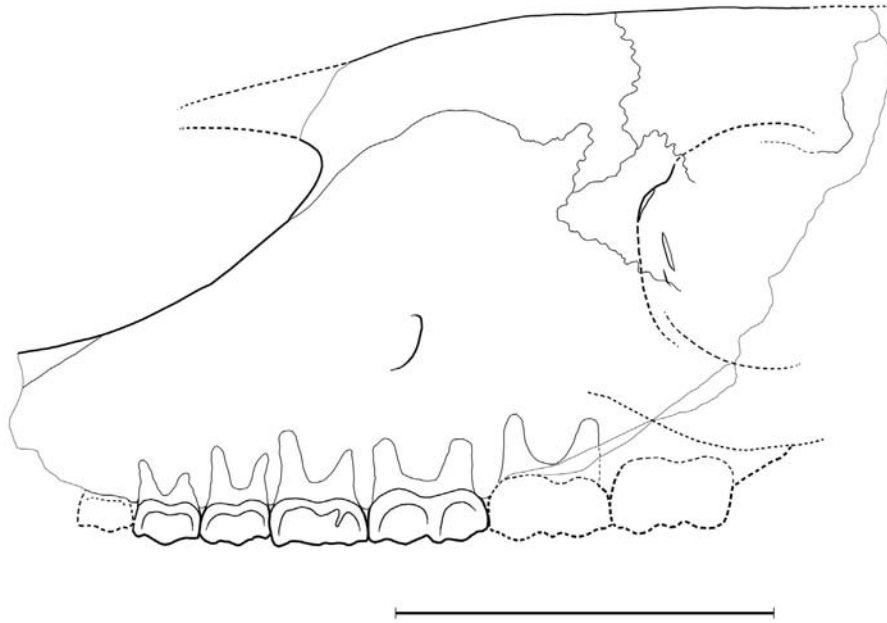


Fig. 12.— Crâne de *Plagiolophus cartailhaci* MTO MAM-2002-103 (holotype). Échelle 5 cm.

La voûte frontale et le sommet du museau semblent avoir été assez bombés. La suture naso-frontale est alignée approximativement avec le bord antérieur de l'orbite. Le lacrymal exo-orbitaire est bien développé, à peu près autant que chez *P. minor*, et triangulaire équilatéral à sommet antérieur. Au milieu de sa limite antéro-dorsale, il est en contact sur 10 mm environ avec le nasal. L'apophyse latérale postérieure de ce dernier os est individualisée par un étranglement du à une expansion en pointe du maxillaire. La suture naso-maxillaire est par ailleurs convexe dorsalement dans sa partie antérieure, comme chez les autres *Plagiolophus*.

Le foramen infra-orbitaire est situé assez dorsalement, à 15 mm au moins au-dessus du rebord alvéolaire; son bord postéro-externe, oblique, est aligné sur le mésostyle de P4/, donc à peu près au même niveau que chez *P. annectens*; le canal infra-orbitaire est relativement long par suite de la position reculée de l'orbite; il mesure au moins 35 mm.

Finalement malgré le caractère fragmentaire de cet unique spécimen, l'espèce *cartailhaci* se révèle ainsi parfaitement caractérisée au point de vue de la structure crânienne.

Autres documents

FMO RbS-606 de Robiac comporte P2/-P4/ ainsi que la moitié interne de M1/ assez fortement usée. On ne peut pas voir s'il y avait une P1/. L'hypocône de M1/ est triangulaire et, comme sur MAM-2002-103, tend à se prolonger distalement; le métaconule se soude en son milieu avec le métacône. Les prémolaires offrent également des analogies avec ce maxillaire-type, compte tenu d'une abrasion un peu moins avancée; P4/ présente une courte ébauche de mésostyle près du collet, les cingulums postérieurs sont relativement proéminents et une crête distale à la face interne du paracône des 3 prémolaires rappelle le relief interne de l'ectolophe de P3/ du spécimen-type.

Cependant quelques différences jettent un doute sur cette attribution dans l'ignorance où l'on est de la variabilité spécifique. La P2/ est plus rectangulaire que celle du type, (mais on sait que la forme de cette dent est assez inconstante), le métalophe de P4/ est moins unifié avec le protocône; enfin et surtout, la M1/ devait être proportionnellement plus petite, si l'on en juge par la longueur de son bord interne.

D'un autre côté, et bien que l'on ne puisse pas estimer le degré d'hypsodontie, le sillon entre protocône et paraconule n'est pas assez profond pour qu'on puisse attribuer cette pièce à *P. mamertensis* n.sp. (voir p. 109).

FSL 5213 provenant également de Robiac est un maxillaire avec P4/-M3/ que ses grandes dimensions éloignent aussi de *P. annectens*. L'extrême abrasion ($U_{M1} = 5$) interdit pratiquement toute observation; on note seulement que les proportions relatives entre P4/ et M1/ sont à peu près identiques à celles de MAM-2002-103, que le mésostyle de P4/ était très distal et le cingulum postérieur très proéminent. Mais l'attribution de cette pièce à *cartailhaci* par opposition à *mamertensis* repose aussi sur la position reculée de l'orbite qui est alignée avec la limite M2/-M3/.

Il semble donc que cette espèce soit présente à Robiac, à côté de *P. annectens* et de *P. mamertensis* n.sp.

Plagiolophus (Paloplotherium) major (BRUNET & JEHENNE, 1989)

(Fig. 13, 35d. Pl. 13)

Synonymie :

Brunet & Jehenne, 1989 : *Paloplotherium majus* n. sp.

Publication originale : Brunet M. & Jehenne Y. 1989: 30.

Type (holotype) : FPO SCE-137, une mandibule avec (P/2-P/4) gauches et /C-(P/2-P/3)-P/4-M/3 droites.

Figuration : Brunet & Jehenne 1989, fig. 4.

Série-type (paratype) : un maxillaire droit avec M2-M2 (SCE-117), fig. in Brunet & Jehenne, fig. 5A.

Localité-type : St-Capraise d'Eymet (Dordogne).

Matériel rapporté : différents spécimens des Phosphorites du Quercy, en particulier, un

avant-crâne avec les deux séries de dents jugales, MNHN Qu-16372 (Filhol 1877, fig. 344; Brunet & Jehenne 1989, fig. 5B; ici pl. 13-1); un avant-crâne avec C/-P2/-M3/ gauches et (P4/-)M3/ droites, MTB Ma-PhQ-350 (pl. 13-3); un maxillaire gauche avec D4/-M2/, MTB Ma-PhQ-355; un maxillaire droit avec P3/-M2/, MTB Ma-PhQ-363 (pl. 13-2); un maxillaire droit avec M1/-M3/, FMO ACQ-3412; une mandibule droite avec P/4-M/3, MTB Ma-PhQ-352; une mandibule droite avec P/3-M/2, MTB Ma-PhQ-353; une mandibule avec (/C)-P/2-P/4 gauches et P/3-M/3 droites, MTO PHQ-2164 (pl. 13-4).

Niveau biochronologique : MP 20, sommet de l'Eocène supérieur (Priabonien).

Diagnose éméndée : La plus grande espèce du sous-genre, significativement plus grande que *P. fraasi*; mandibule robuste et massive; DPC courts; foramen infra-orbitaire et orbite situés assez en arrière par rapport à la rangée dentaire. Dentition hypsodonte; PMI assez bas, avec des prémolaires plutôt petites mais bien molarisées; M3 relativement plus grosses que chez *P. fraasi*, mais faces occlusales des molaires supérieures moins resserrées; dépôts de ciment coronaire épais.

Observations

Brunet & Jehenne fondent leur nouvelle espèce sur ses dimensions notablement supérieures à celles de *P. fraasi* et sur la brièveté du DPC qui la rattache aux "*Paloplotherium*" à la différence des grandes espèces rapportées au sous-genre nominal. L'attribution de dentitions maxillaires ou d'éléments crâniens s'appuiera donc sur les mêmes éléments, grandes dimensions et brièveté du DPC, ainsi que sur l'absence de fosse préorbitaire, par opposition à *P. fraasi* (voir p. 118). Sur la base des deux premiers critères, Brunet et Jehenne rapportent à l'espèce *major*, à côté d'un petit fragment de maxillaire de St-Capraise, un palais des Phosphorites du Quercy figuré par Filhol sous le nom de "*Paloplotherium Javalii*". Il semble en fait que l'espèce soit assez bien représentée dans le matériel des anciennes collections récoltées dans cet ensemble de gisements, malheureusement le plus souvent sans localisation précise. La détermination spécifique des pièces y est souvent rendue aléatoire par leur caractère fragmentaire qui ne permet pas de reconnaître l'ensemble des critères indispensables. Néanmoins je crois pouvoir rapporter en toute sécurité à l'espèce les autres spécimens listés ci-dessus, qui fournissent des données assez complètes sur la dentition maxillaire et la partie antérieure du crâne.

Dentition

La longueur de la rangée dentaire de l'holotype, SCE-137, que Brunet et Jehenne évaluent à 101,5 mm dépasse nettement la valeur retenue par Fraas pour *P. fraasi* (90 mm); celle des autres mandibules rapportées varie entre 99 et 109 mm; on est donc toujours au-dessus des normes de *fraasi* (90 à 98). Mais il faut se référer aux mesures individuelles des dents pour juger du caractère significatif de ces écarts; on peut vérifier ainsi que la largeur des dents de l'holotype et la longueur de la M/3 sont effectivement supérieures aux mesures correspondantes de Frohnstetten, avec des marges de sécurité très élevées (0,98 à 0,999), conformément aux observations de Brunet et Jehenne (op.

cit., tabl. 3); les mêmes conclusions s'imposent à partir de l'ensemble des mandibules rapportées à l'espèce, même si une certaine variabilité affecte le caractère significatif de ces différences (tabl. 25). La longueur des séries dentaires maxillaires est conforme à celle des inférieures et varie entre 98 et 110 mm. Ces dimensions pourraient correspondre à une longueur de crâne LBCT de l'ordre de 350 mm et à un poids de 90 à 110 kg.

Il semble que les secteurs prémolaires aient été relativement réduits, le PMI voisin de 50 à la mandibule ou parfois même inférieur; d'après les données individuelles des dents (en petit nombre: 2 à 4 spécimens selon le rang) la surface des prémolaires ne dépasserait pas le tiers de la surface des molaires, contre plus de 40% chez *annectens*. La même conclusion s'impose au maxillaire avec un rapport de surface prémolaires / molaires de 0,32 (tabl. 26, 28 et 30).

Les prémolaires sont cependant assez bien molarisées. A la mandibule, P/4 possède un entoconide et le talonide est presque aussi allongé et aussi haut que le trigonide. Au maxillaire, sur la P4/ le mésostyle est complet et le métalophe bien formé avec hypocône complètement séparé du protocône, quoique légèrement en retrait, ce qui donne un contour arrondi à la face linguale de la dent. Cette relative molarisation se retrouve à un moindre degré sur les P3/; celle de Ma-PhQ-363 présente un mésostyle complet quoique très distalé et la P3/ de Qu-16372 possède un petit hypocône. Le cingulum interne des P/ est parfois très épais (Ma-PhQ-363), mais généralement interrompu sur le protocône.

D'après la mandibule d'un jeune adulte (Ma-PhQ-352), les dents sont relativement hypsodontes (I_H de M/3: 1,70). Il en va de même au maxillaire; malgré une forte courbure de l'ectolophe, l'indice I_H s'élève à 0,92 sur la M2/ vierge de Ma-PhQ-355. Par contre, à la différence des espèces oligocènes les plus dérivées, la hauteur des cuspidés linguales est plutôt faible.

Les molaires supérieures présentent un assez net décalage entre les plans externes du paracône et du métacône et les styles sont très proéminents. Les cuspidés internes, protocône et hypocône, sont allongées parallèlement à l'ectolophe, (c'est moins net au niveau des conules); les lophes internes sont très obliques et les faces occlusales très resserrées sur les dents vierges (Pa-Pr/l: de 26 à 30). Evidemment, ces caractères dérivés disparaissent avec les progrès de l'abrasion qui ont en même temps pour effet de donner plus de largeur au plan de mastication occlusal. Brunet et Jehenne décrivent les dents jugales supérieures de *P. major* comme particulièrement élargies, mais en réalité les données chiffrées ne montrent pas de différences significatives sur ce point avec *P. annectens*; les lophes internes sont seulement un peu moins obliques que chez *P. fraasi* et les cuspidés des faces occlusales moins resserrées (tabl. 35).

En écho à la petitesse relative des prémolaires, la M3/ est très grosse, rectangulaire avec un bord distal peu oblique; sa surface vaut en moyenne 1,4 fois celle de M1/. De même la M/3 est très allongée, autant semble-t-il que chez les *Plagiolophus s.s.* Les dépôts de ciment sont généralement très épais, jusqu'au niveau des P4 et comblent les vallées occlusales, même chez un individu encore jeune comme Ma-PhQ-355.

Il s'agit finalement d'une dentition relativement modernisée par rapport aux espèces plus anciennes du sous-genre et dont la morphologie est assez voisine de celle

de *P. fraasi*.

Anatomie crânienne

Mandibule

Sur le plan ostéologique on note que la branche horizontale de SCE-137, est particulièrement robuste et haute avec un bord ventral convexe (50 mm sous M/3); il faut souligner cependant qu'il s'agit d'un individu âgé et certainement d'un mâle, à cause de ses fortes canines; les mandibules Ma-PhQ-352 et Ma-PhQ-353, moins âgées, sont un peu moins hautes. La région symphysaire est très solide avec un minimum de largeur osseuse de 35 mm; elle n'atteint pas le niveau de P/2. Le foramen mentonnier s'ouvre au bord antérieur de P/2; sur Ma-PhQ-352, il est accompagné d'un foramen accessoire entre les racines de cette dent. Le diastème post-canin peut être estimé à 28% environ de la longueur de la rangée jugale, sur le type; il ne semble pas avoir été plus long sur les autres mandibules. Ce DPC court justifie l'attribution au sous-genre *Paloplotherium*.



Fig. 13.— Essai de reconstitution partielle de la tête osseuse de *Plagiolophus major*.

Réalisé à partir des avant-crânes MNHN Qu-16372 et MTB Ma-PhQ-350, et de la mandibule-type FPO SCE-137 (inversée). Échelle 5 cm.

La forme et l'allongement de l'os nasal, représenté (en pointillés) pour mieux mettre en situation les éléments disponibles, sont hypothétiques.

Région faciale

On retrouve la brièveté du diastème post-canin; sur Qu-16372 il mesure 20% de la longueur LRDJ; sur Ma-PhQ-350, il n'atteint pas 15 mm soit moins de 14% de cette référence, il s'y ajoute cependant un petit diastème de 8 mm en avant de la canine.

La profondeur de l'échancrure nasale n'est pas connue, mais elle devait atteindre ou peut-être même dépasser le niveau de P2/ (Qu-16372). Le prémaxillaire se termine en pointe, un peu déportée vers l'intérieur du nez, au niveau du milieu du DPC.

Comme chez les autres *Plagiolophus*, la position de l'orbite par rapport à la rangée dentaire varie avec l'âge. Chez le juvénile Ma-PhQ-355, son bord antérieur est aligné avec le mésostyle de M1/, chez les individus âgés, avec la limite M2/-M3/, voire même avec le métacône de M3/ (ACQ-3412). Le FIO s'ouvre à l'aplomb du paracône ou du métacône de M1/, donc également assez en arrière par rapport à la rangée dentaire. Le canal dentaire est long de 35 (Qu-16372) à 50 mm (ACQ-3412).

Le museau s'élargit en arrière du FIO, sans qu'il y ait trace d'une quelconque fosse préorbitaire, à la différence de *P. fraasi*. L'os maxillaire est épais (HTMX: 17); en conséquence, l'arcade zygomatique est insérée assez haut, de telle sorte qu'elle ne masque pas les dents de profil; elle est robuste et large (jusqu'à 20 mm), et se dégage du massif alvéolo-dentaire avec une brusque rupture de pente; elle se redresse à l'arrière de l'orbite où elle semble amorcer une brusque divergence latérale.

En vue ventrale, le palais est perforé entre les canines par une fenêtre palatine ovoïde allongée dont le bord postérieur elliptique rappelle plus le genre *Palaeotherium* que les autres *Plagiolophus* (Ma-PhQ-350). L'ouverture des choanes est aligné sur le bord antérieur de M3/.

Le nasal, le frontal et tout l'arrière-crâne demeurent inconnus, comme la région articulaire de la mandibule.

***Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi* HOOKER, 1986**

(Fig. 35b)

Synonymie :

Hooker 1986 : *Plagiolophus curtisi* n. sp.

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium curtisi* (HOOKER, 1986).

Publication originale : Hooker J. J. 1986: 353.

Type (holotype) (*P. curtisi curtisi*) : BMNH M26176, un crâne et sa mandibule associés, très fragmentés, en 15 morceaux.

Figuration : Hooker 1986 : pl. 24-1, 25-1, 26-4; text-fig. 47, 48, 49B, 50C-D.

Localité-type : Barton Cliff (Barton Clay formation), partie inf. de la falaise à la jonction des couches D et E (coordonnées in Hooker op. cit.) (Grande-Bretagne).

Niveau biochronologique : MP 16, Eocène moyen (Bartonien).

Diagnose : (Hooker 1986, traduction) : 1) *Plagiolophus* petit à moyen ($L_{M2/} = 13,0$ à $16,5$); 2) Pas de cément coronaire; 3) P1/ présente; 4) P3/ métacône présent; 5) P4/ métalophe court, n'atteignant pas le cingulum distal; 6) P3-4/ métalophe orienté presque longitudinalement; 7) M1-2/ crête distale de l'hypocône forte et orientée longitudinalement; 8) cingulum distal des dents supérieures élevé; 9) para- et métacône des M/ saillants buccalement; 10) obliquité moyenne du métalophe des M/; 11)

couronnes de M/ de hauteur moyenne ($H_{\text{bucc}} = \# I_{\text{max}}$); 12) rapport hauteur linguale / hauteur buccale des M/ faible; 13) fissure modérément profonde entre protocône et paraconule des M/; 14) crista "rhinocérotoïde" sur les M/; 15) M3/3 modérément développées distalement; 16) C larges et orientées parallèlement; 17) P3 avec hypoconide; 18) P4 sans entoconide; 19) rapport hauteur linguale / hauteur buccale des /M = 1; 20) faible gradient de largeur des molaires.

Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi curtisi HOOKER, 1986

Synonymie :

Hooker 1986 : *Plagiolophus curtisi curtisi* subsp. nov.

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium curtisi curtisi* (HOOKER, 1986).

Publication originale : Hooker J. J. 1986: 356.

Type (holotype) : BMNH M26176, un crâne et sa mandibule associés, très fragmentés, en 15 morceaux.

Figuration : Hooker 1986 : pl. 24-1, 25-1, 26-4; text-fig. 47, 48, 49B, 50C-D.

Série-type (paratype) : M3/ droite (M26238), fig. in Hooker 1986 : pl. 24-2.

Localité-type : Barton Cliff (Barton Clay formation), partie inf. de la falaise à la jonction des couches D et E (coordonnées in Hooker op. cit.) (Grande-Bretagne).

Niveau biochronologique : MP 16, Eocène moyen (Bartonien).

Diagnose : (Hooker 1986, traduction) : 1) grande longueur de M2/ : 16,5; 2) P3-4/ protocône allongé mésio-distalement; 3) pas de métaconule distinct sur le métalophe des M/; 4) métastyle subterminal présent.

Description

Anatomie crânienne

Hooker (op. cit.) a donné une description minutieuse des données anatomiques conservées sur le crâne très fragmenté de *Plagiolophus curtisi curtisi* M26176. En voici l'essentiel.

La concavité du palais est peu profonde entre les diastèmes et large, indiquant un museau large à l'avant. La partie postérieure du diastème post-canin maxillaire est conservée à gauche sur 14,4 mm; Hooker estime qu'il devait mesurer au moins 23 mm (ce qui correspondrait d'après la text-fig. 51B à une longueur de DPC maxillaire de l'ordre de 33% de LRDJ, soit un peu plus que chez *Plagiolophus annectens*). Le foramen infra-orbitaire s'ouvre en face de la limite P3/-P4/, donc un peu plus antérieurement que chez les autres *Plagiolophus* (d'autant qu'il s'agit d'un animal adulte dont les M3/ sont déjà nettement abrasées).

D'après le fragment osseux subsistant au-dessus les racines de P4/, Hooker mentionne aussi l'existence d'une soi-disant fosse préorbitaire (malaire), qu'il assimile à la fosse observée sur un autre fragment de maxillaire provenant, quant à lui, des marnes

de Bembridge et rapporté à *P. fraasi* (BMNH M14734). La représentation de cette dernière pièce (Hooker op. cit., texte-fig. 47B) montre que cette attribution pourrait être correcte et que la concavité au-dessus de M1/ pourrait correspondre effectivement à la partie postérieure de la fosse sous-malaire, chez un jeune individu de *P. fraasi* (voir p. 119).

Mais la cavité observée chez *P. curtisi* ne peut pas recevoir la même interprétation. La fosse sous-malaire de *P. fraasi* s'atténue progressivement vers l'avant et son rebord latéral ventral, d'abord aigu au-dessus des molaires s'estompe progressivement jusqu'à disparaître au niveau de P4/. Au contraire, le rebord net de la concavité de M26176 à l'extrémité de la racine distale de la P4/ et sa situation derrière l'orifice du canal dentaire indiquent **qu'il s'agit plus vraisemblablement de la partie antérieure du sinus maxillaire dont la paroi externe est toujours extrêmement mince**, comme je l'ai observé maintes fois chez *P. annectens*, alors que les crânes de cette espèce sont dépourvus de fosse préorbitaire (voir p. 83).

Sur un éclat de frontal, le toit sus-orbitaire semble avoir été aplati et l'apophyse post-orbitaire projetée presque horizontalement et non pas ventralement comme à l'ordinaire. Le bord antérieur de l'orbite est aligné à l'aplomb de la limite M1-/M2/, d'après Hooker, un peu plus en avant que chez *Plagiolophus annectens*. On retrouve dans l'orbite les ouvertures du canal dentaire et du canal post-palatin antérieur selon la disposition habituelle.

Le squamosal est perforé par un canal temporal allant du foramen post-glénoïde à un foramen temporal externe au-dessus de la gouttière temporale. Hooker décrit le processus post-glénoïdien comme moins proéminent et plus développé vers l'arrière que sur un fragment rapporté à *P. fraasi*. En fait l'illustration de Hooker (texte-figure 48 A) montre une apophyse post-glénoïde plus dégagée à l'apex que sur la plupart des crânes décrits dans le présent travail.

La symphyse mandibulaire est massive pour loger les racines des canines et peu profonde; contrairement à la plupart des autres espèces du genre, son contour latéral n'est que modérément concave derrière les canines et les crêtes des diastèmes presque rectilignes. Le rebord ventral de la symphyse est redressé antéro-dorsalement à l'aplomb des canines; elle se termine en avant de la série des prémolaires (à une distance indéterminée); Hooker y voit une différence par rapport à *P. annectens*, mais ce n'est pas exact, la symphyse mandibulaire de cette espèce étant également assez courte (cf. supra).

Le DPC mandibulaire mesurait au moins 23 mm, au dire de Hooker; d'après la figure 51 C il pourrait avoir été équivalent à 40% environ de la longueur de la rangée dentaire, donc légèrement plus allongé, comme le DPC maxillaire, que chez *Plagiolophus annectens*.

Le condyle mandibulaire est très oblique dorso-médianement comme chez les autres *Plagiolophus* (Hooker 1986 : text-fig. 50D). La courbure de la base de l'apophyse coronoïde indiquerait une échancrure sigmoïde plus ample et une apophyse moins recourbée au-dessus du condyle que chez eux et plus conforme à *Paraplagiolophus*. Le morcellement de la région laisse quand même planer quelque doute sur la pertinence de cette affirmation.

Plagiolophus (Paloplotherium) curtisi creechensis HOOKER, 1986

Synonymie :

Hooker 1986 : *Plagiolophus curtisi creechensis* subsp. nov.

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium curtisi creechensis* (HOOKER, 1986).

Publication originale : Hooker J. J. 1986: 364.

Type (holotype) : BMNH M36181, dentitions sup. et inf. associées : C/, P2/-M3/ gauches; P2/-M3/ droites; /I2?, /C, P/2-M/3 gauches; /C, P/4-M/3 droites.

Figuration : Hooker 1986 : pl. 26-1.

Série-type (paratypes) : dents isolées (liste in Hooker op. cit.).

Localité-type : Creechbarrow Limestone formation, Creechbarrow (Grande-Bretagne).

Niveau biochronologique : MP 16, Eocène moyen (Bartonien).

Diagnose : (Hooker 1986, traduction) : Un peu plus primitif que *P. c. curtisi*; 1) petite taille (L_{M2} : 13,0); 2) protocônes coniques sur P3-4/; 3) petit métaconule sur le métalophe des M/; 4) pas de métastyle accessoire subterminal.

Données anatomiques : Hooker attribue de façon conjecturale un pétreux gauche à *P. curtisi creechensis* (M37491). Cette pièce se singularise sur sa face ventrale par la présence d'un pont osseux dissimulant l'aqueduc de Fallope et d'une fosse située antéromésialement par rapport au hiatus de Fallope et à la fenêtre ovale, dans la zone où se situerait le sillon artériel du promontoire. Sur la face dorsale, on note l'existence d'un recessus floculaire (fossa subarcuata) très nettement délimité.

J'émetts quelques doutes sur l'attribution de ce pétreux au genre *Plagiolophus*. En effet, cette pièce est très petite, beaucoup plus petite que les pétreux de *Plagiolophus* que j'ai eus en mains (environ 13 x 9,5 mm, semble-t-il d'après les indications de Hooker, au lieu de 20 x 17 chez *P. minor* [SCX-30]). Sur les pétreux de *Plagiolophus* d'autre part, je n'ai jamais observé de recessus floculaire aussi bien délimité. Enfin le VII, après avoir traversé l'os, n'y est que partiellement canalisé dans la 2ème portion de l'aqueduc de Fallope par une fine expansion latérale de l'os et ne passe jamais dans un conduit complètement ossifié. Cette fermeture complète d'une partie du tracé antéropostérieur de l'aqueduc de Fallope ne se retrouve en outre ni chez *Pachynolophus* (Savage *et al.* 1965, Remy 1972), ni chez *Palaeotherium* (Remy 1992), ni chez *Leptolophus* (Remy 1998), de telle sorte qu'on peut même mettre en doute l'attribution du spécimen de Creechbarrow à un Palaeothériidé.

Commentaires sur *Plagiolophus curtisi*

Hooker argumente que *Plagiolophus curtisi* partage des caractères dentaires communs avec les espèces ludiennes (points 6, 7 8 de sa diagnose spécifique) et d'autres (3, 4, 5, 12, 17, 18, 19 et 20) avec une forme innommée de Egerkingen γ (sans préciser toutefois à quel matériel il se réfère). Ces rapprochements opposés, ainsi que l'état intermédiaire des caractères 10, 11 et 15 s'accorderaient avec le niveau biochronologique des faunes à *P. curtisi*, rapprochées du MP 16, tandis que les

caractères 9 et 16 montreraient qu'on est en présence d'une lignée indépendante.

Bien que n'ayant pas vu ce matériel anglais, il me semble personnellement que les caractères les plus remarquables pour l'individualisation de cette espèce sont : la persistance d'une P1/ (point 3 de la diagnose spécifique), la présence bien marquée d'un métacône sur P3/ et d'un hypoconide sur P/3 (4 et 17), l'élévation du cingulum distal des dents jugales supérieures (8), le développement distal modéré des M3/3 (15), et au niveau des molaires supérieures l'obliquité moyenne du métalophe (10) et du protolophe, la saillie buccale des para- et métacône (9) de ces dents, et la grosseur de leur paraconule, indices de bunodontie, ainsi que la largeur relativement grande des faces occlusales des dents jugales peu abrasées et l'allongement relatif du secteur prémolaire (PMI 62) ⁽²¹⁾; à noter que ces derniers points ne sont pas relevés par Hooker.

Brunet et Jehenne (1989) attribuent l'espèce *curtisi* à leur genre *Paloplotherium* sans en donner la raison explicite. Les caractères soulignés ci-dessus peuvent être considérés pour une large part comme des plésiomorphies (cf. infra) et justifient donc cette attribution.

Toutefois la symphyse mandibulaire de l'holotype de *Plagiolophus curtisi curtisi* dénote un DPC relativement allongé qui dépasse les normes admises par Brunet et Jehenne (1989) pour *Paloplotherium*. Sa longueur peut être évaluée en effet, comme on l'a vu ci-dessus, aux alentours de 40% de la longueur estimée de la série des dents jugales. Ceci montre, comme les variations déjà observées chez *Plagiolophus annectens*, que la différenciation des deux sous-genres de *Plagiolophus* n'est pas aussi tranchée sur ce point que Brunet et Jehenne ne le supposaient (voir plus loin).

***Plagiolophus (Paloplotherium) casasecaensis* CUESTA, 1994**

Synonymie :

Cuesta 1991 (thèse) : *Plagiolophus casasecaensis* n. sp.

Cuesta 1994 : *Plagiolophus casasecaensis* n. sp.

Publication originale : Cuesta Ruiz-Colmenares M. A. 1994: 256.

Type (holotype) : STUS 8381, une série dentaire inf. g. avec P/2-M/1, M/3.

Figuration : Cuesta 1994, fig. 3 et pl. 3 fig. 1.

Série-type : (STUS) (Paratype) : fragment d'hémimandibule gauche avec P/1-M/3 (8380). Autres spécimens : M/3 gauche (1916); M/1 ou 2 gauche (8400); fragment de /M (8393).

Localité-type : Casaseca de Campeàn (Zamora, Espagne).

Matériel rapporté : (STUS) Jambrina : mandibule droite avec P/4-M/3 (9250) (Cuesta op. cit., pl. 3 fig. 2); M/1 (ou M/2) gauche (8557); M/2 droite (9227).

Niveau biochronologique : MP 13 ou 14, Eocène moyen (Lutétien).

²¹ *P. curtisi curtisi* (M26176) : PMI 62,1. *P. curtisi creechensis* (M36181) : PMI 62,8 (d'après les photos de Hooker).

Diagnose : (Cuesta 1994, traduction) : Dentition supérieure inconnue. *Plagiolophus* de taille moyenne, comparable à *P. cartieri* ($L_{P1-M3} = 87$). Dentition très primitive avec P/1 persistante et avec hypsodontie et lophodontie un peu moindres que chez les espèces européennes de l'Eocène moyen quoique plus fortes que chez *Propalaeotherium* et *Paraplagiolophus*. Segment prémolaire, comparativement aux autres espèces du genre, peu réduit par rapport au secteur molaire (IPM = 78,3 ⁽²²⁾). Prémolaires avec un paralophide bas, méta- et hypoconide se renforçant de P/2 à P/4. Contour de P/4 molariforme, mais avec un entoconide pratiquement inexistant. Union protolophide - métalophide moins plagiolophoïde que chez les autres espèces du genre. Cingulums externes discontinus, non élevés par rapport au collet de chaque dent. M/3 avec une cuspidé additionnelle en arrière du métaconide; crête de l'hypoconulide peu arquée lingualement, moins développée que chez les autres espèces; baisse progressive de hauteur, sur cette dent, du lobe antérieur à l'hypoconulide.

Commentaires : D'après les photos publiées par Cuesta, et à partir de la diagnose que donne cet auteur, les principaux critères spécifiques à retenir me semblent être les suivants : secteur prémolaire relativement long pour un *Plagiolophus* par rapport au secteur molaire, le PMI pouvant être estimé à 59. P/1 persistante; prémolaires avec une crête protoconide - métaconide peu lophodonte, fortement indentée; talonide allongé et crescentiforme sur P/4 et P/3, mais plus bas que le trigonide et sans entoconide; crête antérieure de l'hypoconide de ces dents insérée assez bas sur le métaconide; P/2 pourvue d'un talonide relativement allongé mais réduit à un hypoconide bas relié au métaconide par une crête. M/3 présentant un hypoconulide peu allongé distalement et un métastyloïde très espacé du métaconide. Cingulums externes faibles et discontinus.

L'allongement relatif des prémolaires et spécialement celui des talonides de P/2 et P/3 pourraient évoquer le genre *Mekodontherium* REMY, 2000. Cependant le PMI de 8381 (59) est nettement plus faible que celui de *M. crocheti* (69) et les deux pièces figurées par Cuesta sont trop fragmentaires pour qu'on puisse inférer d'éventuelles relations phylétiques avec ce genre à partir de ces similitudes. Si l'on admet donc l'attribution de l'espèce *casasecaensis* au genre *Plagiolophus*, la faible lophodontie, la persistance de la P/1 et le PMI plutôt fort, caractères qu'on peut considérer comme plésiomorphes, l'assignent, à défaut de critères ostéologiques, au sous-genre *Paloplotherium*.

Plagiolophus (Paloplotherium) mazateronensis CUESTA, 1994

Synonymie :

Jimenez *et al.* 1989 : ?*Plagiolophus*.

Cuesta 1992 : *Plagiolophus* n. sp. 2.

Cuesta 1994 : *Plagiolophus mazateronensis* nov. sp.

Publication originale : Cuesta Ruiz-Colmenares M. A. 1994: 260.

Type (holotype) : STUS 9232, un crâne avec P1-/M3/ des 2 côtés.

²² Indice différent du PMI : Cuesta prend en compte la longueur P1-P4 pour le secteur prémolaire.

Figuration : Cuesta 1994, fig. 4 et pl. 1-1.

Série-type (Paratypes) : (STUS) hémimandibule droite avec P/1-M/3 (9228), fig. Cuesta op. cit. fig. 5 et pl. 2-1; hémimandibules 9237, 9226, 9218 et 9236. Autres spécimens : P2/ gauche (8629), P2/ droite (9270), P1/ droite (9276, 9273), P/4 gauche (11011), P/4 droite (9271), M/2 droite (9224, 11008, 11012), M/3 droite (11009).

Localité-type : Mazaterón (Cuenca del Duero, subcuenca de Almazan), Soria, Espagne.

Matériel rapporté (STUS): Caenes : maxillaire droit et gauche (même individu) avec P1/-M3/ (2633) fig. Cuesta op. cit., fig. 6 et pl. 1-2; Maxillaire gauche avec M2/-M3/ (1785); M/1 g. (8468).

Répartition biochronologique : MP 16-17, Eocène moyen - supérieur (Bartonien supérieur à Priabonien inférieur).

Diagnose émandée : 1) Espèce de grande taille ($L_{P2/-M3/}$ 100 mm); 2) allongement modéré du DPC (autour de 30% de LRDJ au maxillaire); 3) branche horizontale de la mandibule haute et épaisse; 4) branche montante large avec une région angulaire peu développée vers l'arrière et une échancrure sigmoïde large; 5) dents relativement hypsodontes, 6) émail assez épais. Molaires supérieures : 7) pourvues d'un ectolophe assez aplati avec des styles et notamment le mésostyle peu proéminents, 8) assez lophodontes avec une faible séparation entre protocône et paraconule, 9) pourvues d'un hypocône triangulaire; 10) M3/ relativement allongée; 11) présence d'un peu de ciment sur les molaires. 12) Persistance des P1/1, 13) prémolaires peu molarisées, 14) ectolophe de P4/ plat et sans mésostyle avec une faible séparation des para- et métacône, 15) connexion du protocône des P3/ et P4/ au métacône, donnant un schéma en V délimitant une fosse centrale fermée; 16) P/4 pourvue d'un petit entoconide; 17) cingulum internes épais sur les P/ et continus sur les /P.

Commentaires : Les mesures données par Cuesta ne correspondent pas aux paramètres retenus ici, car elles ont été prises selon des normes différentes. Les longueurs des séries dentaires qu'il indique sont les longueurs P1-M3 (112 mm au maxillaire, 111 à la mandibule) et non pas le paramètre LRDJ (L_{P2-M3}). Quant à la "longueur approximative du crâne", à laquelle il attribue une valeur de 210 mm, elle concerne en fait la longueur de l'holotype qui est un crâne incomplet à l'avant et à l'arrière. La longueur des rangées dentaires, intermédiaire entre celles de *P. huerzeleri* et *P. ministri*, laisserait supposer une longueur basale LBCT de l'ordre de 300 mm. Cependant Cuesta fait valoir une certaine macrodontie compte tenu des données osseuses disponibles; on remarque effectivement que la région de l'articulation squamoso-mandibulaire et l'apophyse post-glénoïde sont relativement proches des séries dentaires, ce qui impliquerait une longueur basicrânienne éventuellement limitée à 260 ou 270 mm; mais le mauvais état du spécimen laisse planer quelque incertitude à ce sujet.

La longueur modérée du DPC de l'holotype, évaluée à 30% de LRDJ, se situe dans les normes du sous-genre *Paloplotherium*. On peut noter encore que le condyle n'est pas très proéminent (mais de longueur indéterminable), que la cavité glénoïde est assez creuse et que l'apophyse post-glénoïde présente un apex globuleux et bien dégagé. Par ailleurs, le bord antérieur de l'orbite est aligné sur le métacône de M2/ d'après le maxillaire STUS 2633 (Caenes). Cuesta décrit l'arcade zygomatique peu divergente du profil crânien; cela ne ressort pas particulièrement de ce dernier spécimen. Pour les

caractères mandibulaires, n'ayant pas vu le matériel, je renvoie aux descriptions de Cuesta dans la diagnose éméndée.

Celle-ci donne par ailleurs les caractères dentaires qui me paraissent les plus diacritiques. Il faut signaler cependant que les séries dentaires de l'holotype sont fortement abrasées; seules les M3/ donnent une claire perception de la structure des molaires supérieures, car il y a un fort gradient d'abrasion de M1/ à M3/. Ceci n'implique pas nécessairement une différence d'hypsodontie entre ces dents, mais en tous cas, M3/ se révèle comme assez hypsodonte avec un indice H/I de l'ordre de 0,80. Cuesta signale par ailleurs un gradient de surface important de M1/ à M3/; les mesures présentées ici ne confirment pas cette impression (tabl. 30).

La M3/ est allongée distalement, donc assez progressive compte tenu de l'âge du gisement; son ectolophe est plutôt plat et le mésostyle peu proéminent. L'ectolophe des M2/ et M1/ est encore plus aplati, les styles et le cingulum labial particulièrement faibles; l'hypocône des molaires est particulièrement triangulaire avec un surplomb du métalophe sur la vallée médiane. M3/ étant peu abrasée, on voit sur cette dent que les lophes internes sont modérément transverses et les cuspidés internes pas très allongées, mais l'écart Pa-Pr est plutôt réduit. Les dépôts de ciment coronaire sont peu épais sur les molaires et ne pénètrent pas dans les faces occlusales.

Le PMI relativement faible (53,9), ainsi que la superficie modérée du secteur prémolaire, malgré la grande largeur de ces dents et la présence des P1/, ne sont pas particulièrement archaïques; les valeurs de ces paramètres se situent un peu en-dessous de la moyenne des *Paloplotherium*.

Par contre, P4/ présente un ectolophe remarquablement primitif; il ne présente qu'une pointe et le métacône rapproché du paracône n'est individualisé que par sa convexité linguale. La dent est dépourvue d'hypocône. Le métaconule est oblique mésio-distalement, mais une crête relie le protocône au métacône ce qui délimite une fosse centrale complètement fermée et produit un schéma en V, qu'on retrouve sur P3/, et qui est assez inhabituel chez les autres espèces de *Plagiolophus*. Le cingulum interne des prémolaires supérieures est épais et le cingulum postérieur très élargi.

Au niveau de la dentition jugale mandibulaire, je retiens surtout de la description de Cuesta que les lophides des molaires sont arrondis en vue occlusale, en forme de U; l'hypoconulide de M/3 est haut et peu arqué lingualement; P/4 est pourvue d'un petit entoconide et toutes les dents inférieures ont un cingulum interne continu.

Finalement comme le note Cuesta, l'espèce se singularise par des détails morphologiques particuliers et par une association originale de caractères archaïques et modernisés.

***Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis* n. sp.**

(Pl. 12-7 à 12-10)

Synonymie :

Depéret & Carrière 1901, p. 617 : *Paloplotherium lugdunense*.

Stehlin 1904a, p. 462 : *Plagiolophus Cartailhaci* ?

Depéret 1917, p. 59 : *Plagiolophus Cartailhaci*.

Type (holotype) : FSL 5214, un fragment de maxillaire gauche avec M1/-M2/.

Figuration : pl. 12-7.

Matériel de la série-type : M2/-M3/ gauches, FMO RbS-612; un fragment de maxillaire gauche avec D4/-M1/, FMO RbS-611; M1/ droites FSL 5220, FSL 5226; M2/ droite, FSL 5221; M3/ droite, FMO RbS-608; une mandibule droite avec P/4-M/3 et les alvéoles de P/2 et P/3, FSL 5224; une mandibule gauche avec (P/4)-M/2, FSL 5117; une mandibule gauche avec M/1-M/3, FSL 5106; une mandibule droite avec M/2-M/3, FSL 5108; M/1 gauche, FSL 5127; M/2 droite, FSL 5228.

Localité-type : Robiac, commune de St-Mamert (Gard).

Stratum typicum : horizons marneux et marno-calcaires à la base des calcaires de Fons.

Niveau biochronologique : MP 16, sommet de l'Eocène moyen (Marinésien).

Diagnose : Espèce un peu plus grande que *P. annectens* et relativement hypsodonte. Molaires trapézoïdales, étroites au collet, élargies vers la face occlusale. Styles des molaires supérieures proéminents. Paraconule bien séparé du protocône et le débordant antéro-lingualement. Métalophe allongé et étroit, aligné parallèlement à l'ectolophe. Faces occlusales des dents non abrasées très étroites dans le plan frontal. Absence de ciment coronaire. Bord antérieur de l'orbite au niveau de M1/.

D'après le matériel rapporté à l'espèce: Série des prémolaires de longueur réduite avec un PMI faible. P4/ pourvue d'un mésostyle et P/4 d'un entoconide.

Observations

Après les avoir assimilées à "*Paloplotherium lugdunense*" (Depéret & Carrière 1901), Depéret rapportait en 1917 les dents de *Plagiolophus* trouvées à Robiac à l'espèce *cartailhaci* tout en notant leur grande variabilité. Il paraît certain, en fait, que deux espèces de *Plagiolophus* au moins (Remy 1967 : 16), et même probablement 3 (voir *P. cartailhaci*), coexistent à Robiac.

La plupart des spécimens correspondent à *P. annectens* dont ils possèdent toutes les caractéristiques (voir p. 78). Mais quelques dents de plus grande taille présentent une structure particulière qui justifie la définition d'une nouvelle espèce. Celle-ci n'est établie que sur quelques spécimens; plusieurs autres dents pourraient lui être attribuées, mais elles sont visiblement écrasées et de ce fait non mesurables.

Le spécimen-type est un petit fragment de maxillaire gauche avec M1/ et M2/ peu usées ($U_{M2/}$: 0,5). Le collet des deux dents n'est pas dégagé du côté labial et on peut difficilement mesurer l'hypsodontie qui paraît cependant forte; si on se réfère à la M2/ FSL 5221, qui est également très peu usée, on obtient un indice I_H de 0,86. Les cuspides linguales sont un peu moins hautes que l'ectolophe et leur paroi interne très inclinée et concave.

Ces dents se caractérisent par une forme trapézoïdale en vue labiale, très élargie distalement vers la face occlusale. Para- et mésostyle sont proéminents. Dans le plan frontal la face occlusale est très étroite comme chez les *Plagiolophus* oligocènes (distance paracône-protocône \leq à 3 mm sur les dents non abrasées). Le protocône est conique, arrondi, à peine aplati à sa pointe. Le paraconule en est séparé par un profond sillon et son axe vertical est parallèle au paracône si bien que sa pointe débordé antéro-lingualement le cône interne; ce type de déviation se voit parfois chez d'autres espèces (*P. annectens*, *P. minor*...) mais jamais de façon aussi marquée et chez aucun autre *Plagiolophus* le paraconule ne se situe aussi nettement en avant du protocône sur les molaires non abrasées. L'hypocône présente une paroi antérieure concave; il ne surplombe pas distalement l'arrière de la dent, mais reste en retrait du parastyle, contrairement à *cartailhaci*. Il est aligné avec le métaconule pour former un métalophe très aigu, parallèle au plan sagittal. Il n'y a pas de ciment coronaire.

On aperçoit sur FSL 5214 le départ de l'arcade zygomatique qui est étroite (8 mm sous l'orbite). Elle permet de situer le bord antérieur de l'orbite approximativement au-dessus du métacône ou du mésostyle de M1/.

RbS-611 est un petit morceau de maxillaire avec 2 dents sur l'arcade. En avant de M1/, la D4/, très usée, est complètement molariforme. On aperçoit la P4/ incluse à l'état de germe au-dessus de cette dent; c'est la seule prémolaire supérieure connue. Le dégagement de sa face labiale a permis de constater qu'elle était pourvue d'un mésostyle complet à peine distalé; sa longueur L sur l'arcade aurait été de 13 mm environ.

J'attribue quelques restes mandibulaires à la nouvelle espèce sur la base de leur apparente incompatibilité avec *annectens* ou *cartailhaci*. D'après FSL 5224, peu abrasée ($U_{M/3} : 0$), les dents jugales sont trapézoïdales, allongées au niveau occlusal, assez hypsodontes (I_H estimé: 1,45); les cingulums labiaux sont quasi inexistant, remplacés par un simple bourrelet. Le métalophide des molaires est bien distinct du protolophide, inséré assez haut sur la partie postérieure du métaconide qui est finement dédoublé (métastylide). Les hypoconulides sont développés; celui de M/3 est presque rectiligne. Le talonide de P/4 est allongé en V très ouvert; il possède un petit entoconide séparé de la posthypocristide. Des prémolaires plus antérieures, il ne subsiste que les alvéoles. Il n'y a pas trace de P/1; P/2 était monoradiculée et la P/3 certainement petite. Il s'en suit que la série prémolaire devait être courte, je l'estime à 26 mm, et le PMI faible (46,7), ce qui s'oppose à l'attribution de cette pièce à *cartailhaci*,

Comparaisons

Si la différenciation par rapport à l'espèce *cartieri* de la base du Bartonien est d'emblée évidente à cause de la relative hypsodontie de la forme de Robiac, la comparaison avec *P. cartailhaci* est plus malaisée. En effet cette dernière espèce est définie sur une série de dents jugales ne dépassant pas la M/1 et très usées; de ce fait on ne peut pas vraiment évaluer leur hypsodontie. En outre la morphologie occlusale tend à devenir uniforme d'une espèce à l'autre chez les plagiolophes lorsque l'abrasion est importante et on ignore en particulier quel aurait été le degré de largeur des faces occlusales des dents intactes; on ignore aussi le caractère significatif de particularités morphologiques distinguant *cartailhaci*, comme la liaison métalophe-métaconule et le débordement distal de l'hypocône. En fait de prémolaires, on ne connaît à l'inverse chez *mamertensis* que la P4/; la présence chez RbS-611 d'un mésostyle complet sur cette

dent, contrairement à *cartailhaci*, pourrait être éventuellement une variation individuelle. Par ailleurs, la faible longueur de la série prémolaire chez *P. mamertensis*, serait un bon caractère distinctif, mais encore faudrait-il que la mandibule 5224 appartienne bien à ce même taxon. Il n'y a donc pas de critère dentaire vraiment décisif entre les deux formes dans l'état actuel de la documentation. Mais un caractère osseux individualise sans ambiguïté la nouvelle espèce: la position très antérieure de l'ouverture orbitaire sur le spécimen-type de Robiac. Même en tenant compte du recul ontogénique probable de l'orbite chez ces animaux comme chez tous les *Plagiolophus*, 5214 étant un individu jeune alors que le type de *cartailhaci* est âgé, la différence entre les deux pièces est trop importante pour ne pas apparaître comme significative (voir p. 197 et fig. 42). Cette différence implique peut-être en outre une moindre profondeur de l'échancrure nasale chez *P. mamertensis*.

La nouvelle forme de Robiac se distingue de *P. annectens* non seulement par ses dimensions un peu plus grandes (tabl. 21) mais aussi par son hypsodontie; l'indice I_H est supérieur à celui des molaires rapportées à ce taxon, qui s'échelonne entre 0,56 et 0,77 chez les diverses populations. D'autre part la morphologie des dents jugales supérieures est assez différente à cause des styles plus proéminents et des cuspidés linguales très allongées et resserrées contre l'ectolophe.

Les molaires supérieures de *P. curtisi* possèdent également des styles proéminents et un élargissement occlusal de l'ectolophe, mais leurs cuspidés sont nettement plus bunodontes, les faces occlusales vierges d'abrasion beaucoup moins étroites et la pointe du paraconule ne débord pas antérieurement le protocône.

Par rapport aux maxillaires attribués à *P. major*, la nouvelle espèce se distingue par ses plus faibles dimensions, un hypsodontie un peu moins forte, l'absence de revêtement de ciment coronaire et la situation plus antérieure de l'orbite. En outre chez *P. major*, le protolophe offre le schéma habituel à la plupart des *Plagiolophus*.

Quant aux molaires de l'espèce espagnole *mazateronensis*, leur hypocône a une section particulièrement triangulaire à la base, le mésostyle y est plus faible, le paraconule à peine séparé du protocône ce qui laisse supposer une orientation moins divergente sur les faces occlusales intactes, et le métalophe est moins aligné parallèlement au plan sagittal. Enfin cette espèce, approximativement contemporaine de *mamertensis*, possède déjà du ciment coronaire.

On ne peut manquer d'évoquer quelque ressemblance avec les molaires de Mazaterón attribuées au genre *Leptolophus* (Cuesta 1994) et avec les pièces de Zambrana qu'étudie actuellement Badiola et qu'elle rapporte au même genre. Les molaires de ce matériel ont des styles très développés, contrairement aux *Leptolophus* français, et un profil trapézoïdal, comme *Plagiolophus mamertensis*, mais elles sont plus hypsodontes avec des cuspidés internes plus verticales.

Le matériel de la nouvelle espèce de Robiac, en dépit de sa pauvreté, montre finalement une indéniable originalité. La question se pose de savoir s'il ne faudrait pas l'attribuer au sous-genre nominal en raison de l'étroitesse des faces occlusales non abrasées. Mais l'inclinaison des cuspidés linguales, le caractère arrondi du protocône et l'absence de ciment coronaire sont des particularités qui correspondent mieux au sous-genre *Paloplotherium*, qui reste jusqu'à maintenant le seul présent à ce niveau

biochronologique.

***Plagiolophus (Paloplotherium) oweni* DEPERET, 1917**

(Fig. 14, 15B, 35e. Pl. 14)

Synonymie :

Bravard in coll. : *Plagiolophus Oweni* (d'après Kowalevski 1873, p. 40 cité par Stehlin 1904b, p. 316).

Blainville 1839-1864, genre *Anoplotherium*, p. 102 : *Paloplotherium annectens* (p.p. ?); NON pl. IX (*P. minor*).

Gervais 1848-52, p. 63 et 1859, p. 112, pl. 14-3 et 29-4 : *Paloplotherium annectens* OWEN.

Stehlin 1904b, p. 316 : *Plagiolophus* cf. *annectens*.

Depéret 1917, p. 56 : *Plagiolophus annectens* mut. *Oweni*.

Publication originale : Depéret C. 1917: 56.

Autre publication : Remy J. A. 1999b.

Type (lectotype): MTO MAM-2002-104, un avant-crâne écrasé avec les alvéoles des I/ et les C/ droites et gauches ainsi que P2/-M3/ droites.

Figuration : pl. 14-1.

Série-type : parmi les spécimens de la Débruge dispersés dans diverses collections, on peut signaler:

MMA 1982-836: avant-crâne avec les séries dentaires.

MMA E-542: avant-crâne avec les séries dentaires.

EMA 901: maxillaire avec P4/-M3/.

FSL 6751: maxillaire gauche avec P2/-M2/.

FSL 6765: maxillaire avec M1/-M3/ gauches et M2/-M3/ droites non dégagées.

FSL 6779: maxillaire droit avec P4/-M2/.

MNHN LDB-395: maxillaire avec (P4)-M2/ gauches.

MTO MAM-2002-107: museau avec les alvéoles des I/ et la C/ droite.

MTO MAM-2002-106: fragment crânien avec M3/ gauche.

FSL 6745: mandibule droite avec P4-M1.

FMO 3149: mandibule gauche avec P2-M3.

FMO 3282: mandibule gauche avec P2-M3.

MMA sans n°: mandibule avec P2-M3? droites et P2-M3? gauches.

MNHN LDB-396: mandibule avec /C-(P2)-M3 gauches et /C-P4 droites.

MNHN LDB-397: mandibule gauche avec P3-M1.

MNHN LDB-400: mandibule gauche avec (M1)-M2-(M3).

MNHN LDB-515: mandibule gauche avec M2-M3.

MNHN LDB-617: mandibule droite avec P3?-P4?-M1-M2.

MTO MAM-2002-105: mandibule avec P/4-M/2 gauche et P/4-M/3? droites.

MAV: plusieurs fragments maxillaires et mandibulaires.

Localité-type : La Débruge, commune de St-Saturnin-d'Apt (Vaucluse).

Stratum typicum : horizon de marne ligniteuse à la base des calcaires à Cyrènes.

Niveau biochronologique : MP 18, Eocène supérieur (Priabonien).

Matériel rapporté : : Faveirol (Grès de Célas) : FMO FAV-1, un crâne.

Diagnose : taille légèrement plus grande que celle de *P. annectens*; morphologie dentaire de type intermédiaire entre *P. annectens* et *P. minor*; crâne présentant une morphologie particulière, des nasaux très longs, un DPC court comme *P. annectens*, mais une échancrure nasale moins profonde et une orbite un peu plus antérieure.

Remarque: Depéret n'a pas mentionné de type, d'où la nécessité de choisir un lectotype. Le maxillaire figuré par Gervais (1848-52 et 1859, pl. 29-4) n'a pas été retrouvé. Le lectotype choisi pourrait correspondre à l'un des spécimens mentionnés par Stehlin (1904b).

Description

Dentition

La dentition présente des dimensions légèrement plus grandes que chez *P. annectens* d'Euzet, et significativement plus grandes que chez *P. minor* de la Débruge, pratiquement sans chevauchement des limites de variation (tabl. 22 et 23). Morphologiquement, elle offre des caractères intermédiaires entre les deux sous-genres : dents larges, épaisseur modérée du ciment coronaire comme chez les autres *Paloplotherium*; mais sur les dents peu usées (M3/), cuspidés allongés parasagittalement et resserrés dans le plan frontal (distance paracône-protocône : 3,25 mm) comme chez *Plagiolophus s.s.* (tabl. 35). Le PMI apparaît variable en fonction de l'âge; situé généralement entre 53 et 59 au maxillaire comme à la mandibule, il diminue chez les très vieux individus (environ 48 sur LDB-396 et même 43 sur 3282).

Anatomie crânienne

Plagiolophus oweni est beaucoup moins abondant que *P. minor* dans le matériel récolté à la Débruge. En outre, les fragments crâniens appartenant à cette forme sont presque toujours écrasés, totalement aplatis et par suite peu propices à une bonne représentation de la morphologie crânienne.

Le crâne de Faveirol FAV-1 (pl. 14-3), dont l'âge biochronologique peut être considéré comme voisin de celui de la Débruge (Remy 1985, 2000), est attribué à *Plagiolophus oweni* en raison de sa morphologie crânienne particulière et de l'étroitesse de la face occlusale de la M3/ (seule dent suffisamment peu usée), plus compatibles avec les spécimens de la Débruge qu'avec *P. annectens*. Bien qu'incomplet à l'arrière (de l'orbite gauche au méat auditif externe droit) et quelque peu fracturé et distordu, il fournit d'assez nombreuses données anatomiques.

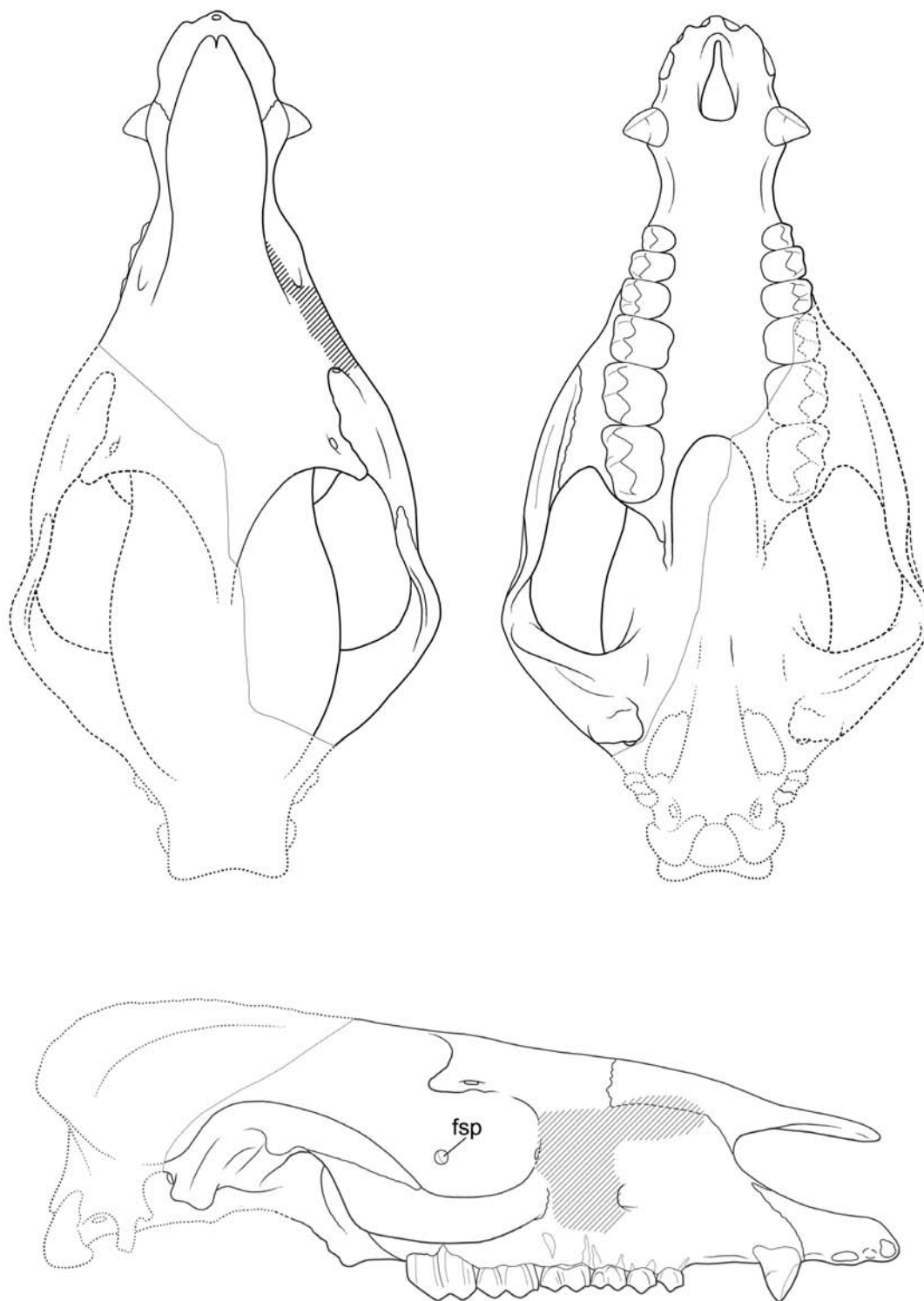


Fig. 14.— Reconstitution du crâne de *Plagiolophus oweni* de Faveirol (Grès de Célas) FMO FAV-1. Échelle 5 cm.

La description crânienne qui suit sera donc basée sur ce spécimen, avec l'appoint des observations glanées sur divers autres provenant de la Débruge. Une reconstitution est proposée (fig. 14); pour la mener à bien j'ai veillé à corriger les déformations complexes subies par le spécimen (elles seront analysées au cours de la description) et j'ai complété les parties manquantes sur le modèle des espèces voisines, pour restituer une image d'ensemble. Cette reconstitution est donc partiellement hypothétique et comporte nécessairement une part de subjectivité. Elle met cependant en évidence diverses particularités incontestables qui illustrent le caractère original de la morphologie de cette espèce. La description se référera essentiellement aux espèces les plus directement apparentées, *P. annectens* et *P. minor*.

FAV-1 est un adulte dont la M3/ présente un faible degré d'usure (U : 1,5); la grosseur de la canine (11,2 x 7,8 mm) indique un mâle. La longueur des séries dentaires est de 82 mm environ. La longueur du crâne ne peut être évaluée qu'indirectement; la plus grande dimension, du prosthion à l'arrière de l'apophyse post-glénoïde, est de 190 mm. Mais le squamosal a été disjoint du jugal et quelque peu basculé vers l'avant. En corrigeant ce déplacement et en postulant pour l'arrière-crâne une proportion identique à celui du crâne de *P. annectens* d'Euzet (FSL 4999) figuré par Depéret, on arrive à une estimation de la longueur basale totale LBCT de 238 mm.

La hauteur est également difficile à restituer avec sécurité car le sommet de la pièce est aplati et fortement déporté du côté gauche; on peut la supposer proportionnellement voisine de celle de *P. annectens* ou de *P. minor*. Quant à la largeur maximale, elle se situe au niveau de l'articulation mandibulaire, plus en arrière que chez ces espèces. Avec une largeur bizygomatique LABZ de 120 mm, la tête est proportionnellement un peu moins large à l'arrière que celle de *P. minor* du Quercy (MTB Ma-PhQ-349) et plus proche de *P. annectens*.

L'avant du museau est relativement fin et allongé avec des incisives bien décalées en vue latérale et un diastème pré-canin de 9 mm. L'arcade incisive est également bien arrondie, semi-circulaire sur MAM-2002-107, mais avec un diastème pré-canin un peu plus court (6 mm). La fenêtre palatine antérieure est très vaste, aboutissant à une large ouverture dans les fosses nasales, comme d'ordinaire chez *Plagiolophus*; elle se termine en avant par un étroit sillon qui fragilise la symphyse inter-prémaxillaire et au fond duquel s'amorce un court canal incisif débouchant extérieurement un peu au-dessus de l'alvéole des incisives centrales. Les canines sont assez saillantes latéralement, d'autant plus qu'il s'agit d'un mâle, mais le rétrécissement post-canin est moins accentué que chez *P. minor*.

Le DPC mesure 22 mm environ, soit 26,8% seulement de la LRDJ; il est donc relativement court ⁽²³⁾, plus court que chez *P. minor* ou même que la moyenne de *P. annectens*; on trouve des proportions voisines sur les fragments de la Débruge (26,6% sur 1982-836, mais 31,0% sur le lectotype). A ce niveau, le palais est peu profond; il est bordé par une crête osseuse aiguë et soulevé en son milieu par un raphé médian. Au niveau des dents jugales, le palais est détérioré, mais il semble avoir été plus profond. Les choanes s'ouvrent en face de la limite M2/-M3/.

En vue latérale, la particularité la plus frappante par rapport à *P. annectens*

²³ Contrairement à une indication précédente erronée (Remy 2000).

concerne la faible profondeur de l'échancrure nasale, caractère déjà remarqué par Stehlin sur des fragments crâniens de la Débruge (1904b : 354). Elle n'atteint pas la mi-longueur du DPC sur FAV-1; il en est de même chez 1982-836. Par contre, elle atteint P2/ chez le vieil animal E-542. La structure de l'ouverture chez FAV-1 est également différente de celle de *P. annectens* et plus conforme à *P. minor*, car l'apophyse dorsale du prémaxillaire remonte jusqu'à 9 mm du fond de l'échancrure où elle se termine en pointe légèrement déportée à l'extérieur. Latéralement les os nasaux redescendent légèrement sur le rebord ventral de l'ouverture; le maxillaire ne participe donc que sur quelques millimètres à ce rebord.

L'extrémité libre des os nasaux se prolonge jusque au-dessus des I2/ sur FAV-1, ils sont un peu moins longs chez MAM-2002-104 où ils n'atteignent que le bord distal de I3/.

La paroi latérale de la face semble avoir été peu concave et sans indices de fosses préorbitaires. La suture naso-maxillaire devait être arrondie dorsalement mais la zone anté-orbitaire est très détériorée et illisible. Le foramen infra-orbitaire s'ouvre assez dorsalement à 16 mm du rebord alvéolaire osseux et au niveau du paracône de P4/.

Le sommet du crâne FAV-1 semble avoir été déplacé en avant au-dessus de l'orbite. Le bord antérieur de celle-ci, situé actuellement à l'aplomb du paracône de M1/, devait se trouver en réalité à peu près au-dessus de la limite M1/-M2/. Il en va de même pour le lectotype et pour le jeune 1982-836; sur un individu âgé (MAM-2002-106) le bord antérieur de l'orbite est à l'aplomb du mésostyle de M2/.

Par comparaison avec *P. annectens*, la région maxillo-nasale est dans l'ensemble un peu plus avancée par rapport à la rangée dentaire et le canal sous-orbitaire est plutôt plus court, comme le montre le schéma déformé de la fig. 15; il devait mesurer moins de 30 mm (et même seulement 23 mm chez 6751) au lieu de 35 à 40 mm chez *annectens*.

La dimension verticale de l'orbite est difficile à établir sur FAV-1 en raison de l'aplatissement du toit crânien; cependant, à en juger d'après sa longueur, elle devait avoir des dimensions proches de *annectens*, plutôt plus faibles que chez *minor*. Le sourcil orbitaire, perforé par un foramen entièrement circonscrit, se prolonge en une apophyse post-orbitaire de section triangulaire, assez robuste et longue, projetée non pas latéralement mais vers l'arrière comme chez *P. curtisi*. La crête frontale est fortement marquée (idem sur MAM-2002-104) et très courbe, d'abord orientée vers l'avant puis vers la crête sagittale (qui n'est pas conservée). Le rétrécissement antérieur de la boîte crânienne n'est pas très accentué et il est mal défini à cause de l'écrasement post mortem; sur le lectotype il semble reporté à une quinzaine de mm en arrière de la base des apophyses post-orbitaires.

L'intérieur de l'orbite est très dégradé. On reconnaît cependant divers orifices; le foramen lacrymal, juste en-deçà du rebord orbitaire, est large. L'ouverture postérieure du canal sous-orbitaire semble en position très interne à 15 mm environ en arrière du rebord orbitaire. Un peu plus en arrière s'ouvre le canal post-palatin surmonté par un canal sphéno-palatin circulaire de 4 à 5 mm de diamètre. Les orifices postérieurs de la fosse orbito-temporale ne sont pas conservés.

De largeur modérée à l'avant (13 mm), l'arcade zygomatique, d'abord orientée ventralement, se redresse brusquement à l'arrière de l'orbite (comme sur le lectotype)

tout en s'élargissant (jusqu'à 20 mm). En vue ventrale, l'apophyse zygomatique du maxillaire est ample; l'arcade diverge rapidement du massif maxillo-facial avec de fortes traces d'insertion pour le masséter et se dilate jusqu'au niveau de l'articulation squamoso-mandibulaire où le crâne acquiert sa plus grande largeur; la suture squamoso-jugale s'abaisse vers l'avant jusqu'au niveau de l'angle externe de la tubérosité maxillaire.

La fenêtre temporale est ample, un peu allongée et elle correspond du côté dorsal à une gouttière temporale également très large. Latéralement le condyle du squamosal est orienté vers l'avant, mais peu oblique en direction dorsale; il est situé autour de 35 mm au-dessus du plan occlusal des dents et de longueur modérée, environ 40 mm; hémicylindrique et bien en relief, de profil, il se rétrécit dans sa partie moyenne et s'atténue médianement tout en s'évasant. L'apophyse post-glénoïde est large et massive avec un apex peu dégagé et aplati. La voûte du méat auditif externe est en partie conservée; on y voit en direction de la base de l'apophyse post-glénoïde l'ouverture d'un recessus dont l'ampleur ne peut toutefois pas être appréciée.

Rien ne subsiste au-delà sur le crâne FAV-1, ni sur aucun des fragments crâniens dont j'ai eu connaissance.

La mandibule est robuste, à en juger notamment d'après MAM-2002-105 (pl. 14-2), la branche horizontale relativement épaisse avec une hauteur peu croissante vers l'arrière (30 mm sous P/4, 36 sous M/3). Il faut toutefois souligner qu'il s'agit d'un adulte jeune ($U_{M/3}$: 0,5). Comme au niveau maxillaire, le DPC mandibulaire est relativement court, mais avec une assez grande variabilité: de 26% de la longueur LRDJ (FMO 3149) à 38% (FMO 3282). Le foramen mentonnier débouche au niveau du bord antérieur de P/2.

En conclusion de cette description, il est particulièrement intéressant de noter que la partie antérieure du crâne de *P. oweni* présente un DPC court de type *P. annectens*, comme cela apparaît sur le lectotype, ce qui conduit à l'attribuer au sous-genre *Paloplotherium*, mais une ouverture nasale de type *P. minor* (sous-genre *Plagiolophus*), tandis que la dentition offre des caractères intermédiaires.

Sous-genre *FRAASIOLOPHUS* nov.

Espèce-type : *Plagiolophus (Fraasiolophus) fraasi* MEYER, 1852

Synonymie :

Brunet et Jehenne 1989 : *Paloplotherium pro parte*.

Répartition biochronologique : MP 16 à MP 20, Eocène moyen à supérieur.

Diagnose : *Plagiolophus* pourvus d'une fosse préorbitaire sous-malaire profonde.

***Plagiolophus (Fraasiolophus) fraasi* v. MEYER, 1852**

(Fig. 24c, 34e. Pl. 15)

Synonymie :

v. Meyer 1852 : *Plagiolophus Fraasi*.

Fraas 1852, p. 232-236 : "*Palaeotherium hippoides* LARTET" (pl. 7, fig. 1 à 24).

Brunet & Jehenne 1989 : *Paloplotherium fraasi* (v. MEYER, 1852).

Publication originale : Meyer H. v. 1852: 831.

Type (néotype)⁽²⁴⁾ : SMNS 43821 (3243), un fragment de maxillaire gauche avec M1/-M3/.

Figuration : Fraas 1852, pl. 7 fig. 8; ici pl. 15-2.

Série-type : SMNS 43810, max. gauche avec P3/-M1/ (Fraas, 1852, pl. 7 fig. 7); SMNS 43820 (3212), max. gauche avec M2/-M3/ (ibid., pl. 7 fig. 9; Brunet & Jehenne 1989, fig. 3B; ici pl. 15-3); SMNS 43809 (1150), mandibule droite avec (P/3)-P/4-M/3 (ibid., pl. 7 fig. 19; Brunet & Jehenne 1989, fig. 3A; ici pl. 15-8).

En outre un grand nombre de spécimens fragmentaires (fragments de maxillaires et de mandibules, dents isolées, éléments de squelette post-crânien) parmi lesquels : SMNS 3234, max. droit avec M2/-M3/ (pl. 15-1); SMNS 3235, max. droit avec M1/-M2/ (pl. 15-5); SMNS 3244, max. droit avec P4/[↑]-M1/-M2/[↑]; ITÜ Ma-1279/271, max. droit avec P2/-M1/ (pl. 15-4); ITÜ sans n°, max. droit avec (P4/)-M3/; SMNS 290, max. gauche avec P1/? (pl. 15-6); SMNS 3287, max. gauche avec P2/-P3/ (pl. 15-7); SMNS 1162, symphyse mandibulaire avec toute la série incisivo-canine (composite) et les alvéoles de P/2 gauche (pl. 15-9)...

Localité-type : remplissages karstiques de Frohnstetten (au N-O de Sigmaringen, Jura Souabe).

Autre gisement: marnes de Bembridge (Ile de Wight)?

Niveau biochronologique : MP 20, sommet de l'Eocène supérieur (Priabonien).

Diagnose émendée : Espèce de grande taille. Fosse sous-malaire profonde excavant le rebord sous-orbitaire; canal dentaire court avec un FIO très postérieur s'ouvrant dans la fosse préorbitaire au niveau de M1/ ou de M2/; DPC de longueur moyenne; symphyse mandibulaire n'atteignant pas la P/2. Morphologie dentaire très dérivée, hypsodonte, avec secteurs prémolaires relativement courts, mais des P4 submolariformes; molaires supérieures à cuspidés allongées et très resserrées transversalement; ciment coronaire abondant.

Commentaires

Après avoir été appliqué à presque tous les grands *Plagiolophus* (voir *P. major*), le nom d'espèce *fraasi* doit être réservé actuellement à la forme de Frohnstetten. Il est vrai que Heissig (1978) note la présence de *P. fraasi* dans plusieurs autres gisements du Jura Souabe, mais je ne sais pas sur quels critères il s'appuie, n'ayant pas vu ce matériel.

²⁴ La mandibule choisie comme lectotype par Brunet et Jehenne est actuellement introuvable; il est donc devenu nécessaire de définir un néotype.

Les autres localités mentionnées par Stehlin ont fourni des espèces différentes (*P. ovinus* à Ronzon, *P. ministri* à Villebramar). Pour ce qui est des Phosphorites du Quercy, où l'espèce est largement citée, je n'ai observé sur aucun maxillaire la présence diagnostique d'une fosse sous-malaire.

Une mention spéciale doit cependant être accordée à un fragment de maxillaire d'un jeune individu avec M1/-M2/ (BMNH M14734), provenant des marnes de Bembridge et figuré par Hooker (1986, texte-fig. 47B). On y observe une profonde cavité à la base de l'arcade zygomatique dont l'emplacement correspond à celui de la fosse sous-malaire de *P. fraasi*. Le dessin suggère cependant la présence d'un rebord postéro-latéral net pour cette fosse au lieu du rebord émoussé connu chez cette espèce, ce qui laisse planer quelque doute sur son interprétation; cette concavité ne représenterait-elle pas la partie postérieure du sinus maxillaire, comme dans le cas de *P. curtisi* (voir p. 103) ?

Le matériel de Frohnstetten est très fragmentaire. Aucun des spécimens de *P. fraasi* ne présente à la fois des données ostéologiques et des dents suffisamment peu usées pour une bonne caractérisation. J'ai retenu comme néotype un fragment de maxillaire figuré par Fraas, à la dentition bien caractérisée car peu usée, suivant en cela un choix que Heizmann et Werner avaient envisagé, mais qui n'a jamais été publié (Heizmann in verb.). Les données crâniennes diagnostiques du sous-genre sont à rechercher sur d'autres spécimens.

Observations

Dentition

La longueur de la rangée dentaire mandibulaire est estimée à 90 mm par Fraas; à défaut de séries dentaires complètes, et d'après les longueurs moyennes des dents individuelles (tabl. 24), on arrive même à des valeurs un peu plus fortes, jusqu'à 98 mm à la mandibule et de 92 à 94 sur les rangées maxillaires composites reconstituées. Cela correspond à des animaux de grande taille; à partir de ces données, on peut estimer la longueur du crâne à 300 mm et le poids entre 50 et 70 kg.

Le secteur prémolaire est relativement court, comparativement aux molaires; d'après les mesures individuelles des dents, le PMI devait être faible, de l'ordre de 49,8 à la mandibule et de 52,9 au maxillaire; sur la mandibule SMNS 43809, il serait cependant un peu plus élevé (≤ 54). En surface également, les prémolaires sont plutôt petites (tabl. 28) mais cette petite taille concerne surtout les P2 et P3 : la surface adimensionnelle de P2/ (relativement à la M1/) vaut par exemple 76% de celle de *P. annectens*, tandis que celle de P4/ atteint 83% de son homologue (tabl. 30).

Les P4 sont en effet peu réduites et bien molarisées; ce qui se traduit au maxillaire par la présence constante d'un mésostyle et la présence fréquente d'un hypocône avec un métalophe souvent complet; à la mandibule, l'entoconide est toujours présent sur P4 et le talonide presque aussi long et aussi haut que le trigonide. Quoique plus petites, les prémolaires antérieures montrent des indices de modernisation correspondants. Sur des spécimens juvéniles, on constate l'existence d'alvéoles pour une P1 ou D1, biradiculée sur le maxillaire SMNS 289, monoradiculée sur la mandibule SMNS 252.

Les molaires sont assez hypsodontes; sur les supérieures non usées, l'indice I_H est en moyenne de 0,80 et peut atteindre 0,94; sur les inférieures, l'indice de Janis, 1,66 en moyenne, oscille entre 1,58 et 1,73 (tabl. 33).

Concernant la morphologie, en rapportant l'espèce *fraasi* aux *Paloplotherium*, Brunet et Jehenne lui attribuent implicitement des dents jugales supérieures larges; les M2/ et les M3/ sont effectivement plus larges que dans le sous-genre nominal, mais pour ces dernières c'est surtout l'ectolophe qui est moins allongé; et quant aux M1/ elles sont au contraire moins élargies que celles de *annectens* ou des *Plagiolophus* s.s et presque aussi longues que larges.

Les faces occlusales ont par ailleurs une morphologie très dérivée; avant d'être abrasées, elles sont particulièrement étroites avec des écarts Pa-Pr parmi les plus faibles de tous les *Plagiolophus* (tabl. 35). Les cuspides sont alignées parallèlement au plan sagittal; le paraconule est de ce fait profondément séparé du protocône sur les dents vierges. Ces particularités apparaissent bien sur la M3/ et la M2/ figurées par Fraas (op. cit., pl. 7 fig. 8). Cette disjonction des cuspides antérieures, qui serait plutôt caractéristique des formes oligocènes n'existe pas chez les espèces archaïques; on le retrouve parfois chez *P. annectens* à un moindre degré, et chez *P. mamertensis*, mais selon un schéma différent. Par ailleurs, les dépôts de ciment coronaire sont généralement épais et peuvent combler les vallées internes des molaires. La dentition de *P. fraasi* présente finalement une morphologie proche de celle du sous-genre nominal, si ce n'est un allongement moins accentué des M3 supérieures et inférieures.

Ostéologie

Sur le plan anatomique, Brunet et Jehenne notent seulement la robustesse et l'épaisseur de la branche horizontale de la mandibule et la relative brièveté de son DPC. Effectivement, si l'on restitue les P/2-P/3 d'après la position de leurs racines sur la pièce figurée par Fraas (pl. 7 fig. 20, lectotype in Brunet et Jehenne), on peut estimer la longueur du diastème à 22 ou 23 mm; le DPC semble un peu plus long sur les fragments symphysaires SMNS 1162 et -252 (respectivement 35 et 31 mm); mais d'après la longueur estimée des séries dentaires (90 à 98 mm), il s'agit dans tous les cas de DPC relativement courts (24 à 36% de LRDJ), dans les normes des *Paloplotherium*. On observe encore sur les mandibules que le foramen mentonnier s'ouvre 7 à 8 mm en avant de P/2, à peu près au niveau du bord postérieur de la symphyse.

Du crâne, on ne connaît que la région maxillo-jugale. L'orbite est profonde et située assez haut (HTMX 20 mm); son bord antérieur s'aligne sur la limite M1/-M2/ chez l'adulte jeune (SMNS 3235), mais il se déplace au cours de l'ontogenèse depuis le métacône de M1/ chez le juvénile SMNS 3244 jusqu'au métacône de M2/ chez les individus âgés (ITÜ sans n°, 1 et 6). L'arcade zygomatique est large, de 16 à 21 mm à sa racine antérieure.

Mais la particularité la plus remarquable du crâne réside dans la **présence apparemment constante en avant de l'orbite d'une profonde fosse sous-malaire**, observable sur au moins sept spécimens. Il s'agit d'une poche creusée à la racine du zygoma sous le rebord orbitaire qu'elle excave légèrement, large et haute à l'arrière d'une quinzaine de mm; son rebord postéro-externe est bien arrondi, son rebord

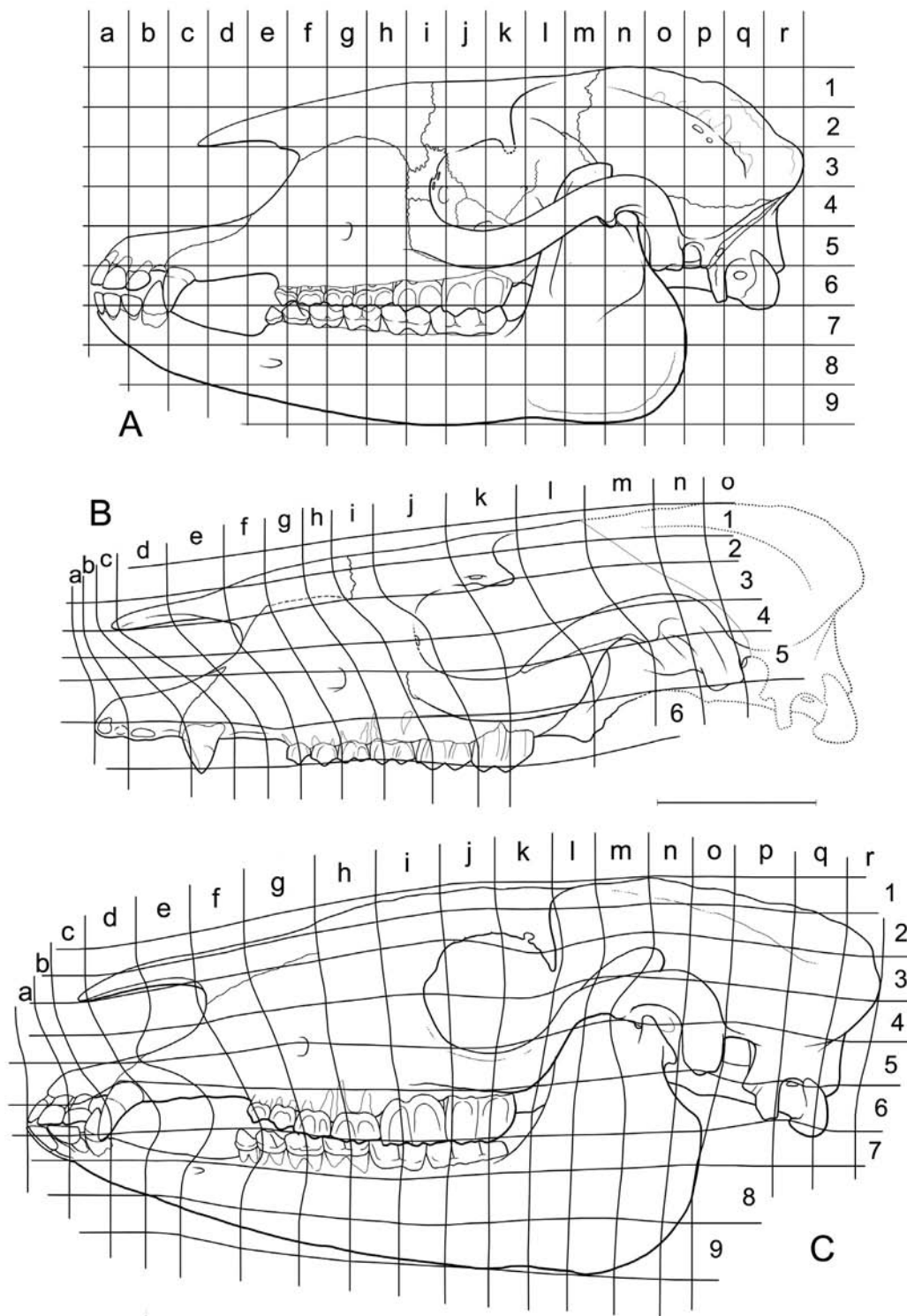


Fig. 15.— Schémas déformés illustrant les divergences dans la morphologie crânienne entre *P. annectens* (A), *P. oweni* (B) et *P. ministri* (C). Échelle 5 cm.

latéral horizontal et aigu, s'atténuant progressivement jusqu'à disparaître en face de P4/; la limite dorsale est, semble-t-il, mal définie par une crête émoussée.

Le foramen infra-orbitaire s'ouvre au sommet de la paroi interne de cette fosse, du niveau du paracône de M1/ jusqu'à celui du paracône de M2/ selon l'âge de l'animal. Le canal infra-orbitaire est par suite très court, environ 15 mm (ITÜ sans n° 6). Cette configuration remarquable, dont on essaiera plus loin d'interpréter la signification (p. 199), n'a été observée chez aucun autre Palaeotheriidae.

Il faut rappeler enfin que Stehlin (1938, fig. 13-14) a donné une reconstitution des autopodes de *P. fraasi* à partir des ossements dissociés trouvés à Frohnstetten. Ces figures montrent des autopodes moins élancés que ceux de *P. minor*, mais avec des métapodes latéraux plus réduits et une poulie de l'astragale plus oblique et plus creuse que chez *Palaeotherium medium* considéré comme subcursorial par Osborn (1929). Cependant, comme chez tous les Palaeotheriins, le MtIII est plus court que le McIII.

CARACTERES GENERAUX ET EVOLUTION DU GENRE *PLAGIOLOPHUS*

DENTITION

Comme on a pu le constater, le genre *Plagiolophus* est relativement très bien documenté sur le plan de la dentition. On dispose à la fois de populations importantes pour certaines espèces et d'un assez grand nombre de formes distribuées sur une longue période de temps; ces conditions sont favorables pour dégager les tendances générales de l'évolution du genre.

On note en premier lieu une assez grande homogénéité de la dentition. Il existe notamment un continuum morphologique, des formes les plus anciennes aux plus récentes, ce qui permet de dégager, même avec des lignées qui ne sont pas nécessairement apparentées de façon directe, une évolution dans le temps.

Formule dentaire et séquence de la dentition

Le problème des P1

Avant d'entreprendre une description des dents, il me semble nécessaire de faire une mise au point sur la formule dentaire. Pour la plupart des espèces de *Plagiolophus*, on mentionne généralement la formule dentaire comme étant 3133 / 3133. Seules les plus anciennes espèces sont réputées posséder 4 prémolaires supérieures et inférieures. Cependant, des observations faites chez une des espèces les mieux documentées, *Plagiolophus annectens*, permettent de relativiser cette différenciation et de mieux interpréter sa portée.

Il est bien établi que la dentition lactéale de *P. annectens* comporte 4 dents en avant de la 1ère molaire définitive. On dispose par exemple, en effet, de maxillaires ou

de mandibules juvéniles de Robiac, Fons et Euzet qui possèdent cette série au complet, ou présentent les racines ou les alvéoles correspondantes.

Mais, si la plupart des spécimens adultes n'ont que 3 prémolaires définitives, on observe occasionnellement une petite dent en avant de P2/2. S'agit-il d'une D1 persistante comme le pensait Depéret (1917 : 47, 50), d'une P1 qui se serait développée en même temps que D2-D4 (Stehlin 1904b : 299), ou bien y aurait-il eu deux générations successives pour cette partie la plus antérieure de la dentition jugale?

C'est cette dernière hypothèse que j'ai soutenue jadis en figurant un fragment de maxillaire de Fons-1 avec D1/-D3/ et un autre avec P1/-P3/ (Remy 1967 : 11 et pl. 1, fig. 7 et 6). Comme critères de différenciation, on observait que D1/ était pourvue de styles beaucoup plus développés que P1/, avec une forte concavité centrale au collet, rappelant la structure de la D2/.

En dépit de la rareté relative des spécimens juvéniles porteurs de toute la dentition lactéale, et des spécimens adultes ayant conservé une P1/, j'ai observé plusieurs fois cette différenciation sur des fragments de mâchoires supérieures et inférieures ou sur des dents isolées.

En toute rigueur, cependant, ce petit nombre d'observations ne suffirait pas pour affirmer péremptoirement que ces différences ne résultent pas seulement d'une grande variabilité de la 1ère molaire de lait, mais sont la preuve de l'existence de deux dentitions successives à ce niveau.

Une donnée décisive est fournie aujourd'hui par un double maxillaire de *Plagiolophus annectens* de Fons 3, sur lequel j'ai eu la chance d'observer au cours du dégagement par attaque-acide la présence simultanée d'une D1/ qui venait d'être expulsée post mortem et de la P1/ correspondante dans son alvéole (pl. 10-4).

Il me paraît donc définitivement établi, à la suite de ces diverses observations, qu'il peut exister chez *Plagiolophus annectens*, deux premières dents jugales successives.

Discussion. Cette question de la première prémolaire a toujours été assez obscure, à défaut d'observations suffisantes. Chez de nombreux Mammifères, la D1 n'a pas de successeur, mais elle peut persister dans la dentition permanente (Butler 1978). Ziegler (1971) porte la disparition de la P1 au compte de la réduction constante de la formule dentaire chez les Eutheria depuis le Crétacé moyen. Dans la plupart des cas, les Périssodactyles ont donc 4 molaires de lait, mais seulement 3 prémolaires de remplacement. Il y a cependant des exceptions : les genres *Hyracodon*, *Lophiotherium*, *Tapirus* ainsi que *Rhinoceros indicus* (Stehlin 1905 : 582); encore ce dernier cas est-il mis en doute par Ziegler (op. cit.).

En ce qui concerne la plupart des espèces de *Plagiolophus*, l'opinion générale (d'ailleurs rarement discutée de façon explicite) est qu'il n'existe qu'une première dent jugale, au maxillaire et à la mandibule, considérée soit comme une D1/1, soit comme une P1/1. Les observations faites maintenant chez *P. annectens* montrent qu'il peut y avoir deux dents successives à cet emplacement. **Je suggère à titre d'hypothèse que ceci pourrait être la formule dentaire normale de cette espèce, les P1/1 étant ensuite éliminées rapidement (ce qui expliquerait qu'on ne les observe que très rarement et seulement sur de jeunes adultes). L'expulsion des P1/1 pourrait être**

liée à un remodelage ontogénique du massif facial, provoquant un amincissement des crêtes alvéolaires, comme le laisse entrevoir le recul de l'échancrure nasale, du foramen infra-orbitaire et de l'orbite chez les individus âgés (Remy 2000 : 493; voir p. 198).

Une telle évolution ontogénique serait à mettre en parallèle plus généralement avec une tendance phylogénétique propre au genre *Plagiolophus*. En effet, les plagiolophes anciens, tels que *P. cartieri*, *P. cartailhaci* ou *P. mazateronensis*, présentent une série prémolaire complète, même chez les individus adultes (sans qu'on ait pour autant la preuve de deux dentitions pour la première dent, sauf chez *P. curtisi* : Hooker 1986 : 357). Dans mon hypothèse, cette double dentition serait la situation originelle du genre *Plagiolophus*. L'expulsion précoce de la P1 à l'Eocène supérieur deviendrait de plus en plus habituelle et complète chez les formes ultérieures; **elle se poursuit même parfois par la disparition de la P2 chez certains individus âgés**. Cette tendance particulière est à mettre en relations avec le développement croissant des dernières molaires chez ce genre repoussant vers l'arrière, comme chez *Leptolophus* (Remy 1998), le "centre de gravité" de la mastication, ce qui réduit par là même l'utilité fonctionnelle des prémolaires les plus antérieures chez l'adulte (voir p. 203).

Les *Palaeotherium*, au contraire, dont la stratégie évolutive sur le plan masticatoire est fondée sur la molarisation des prémolaires conservent toute leur vie une première dent antérieure; j'ai montré (Remy 1985 : 184) **qu'il pouvait s'agir de P1 prenant de façon précoce la succession de D1 fugitives**; ce qui constitue un processus assez inhabituel, semble-t-il, dans la mesure où l'on admet chez les Mammifères une tendance générale à un retard du développement des D1 (Ziegler op. cit.).

On ne dispose pas d'informations aussi probantes pour les autres genres de la famille des Palaeotheriidae. Depéret (1917 : 66) conclut à la présence de deux dents successives chez *Anchilophus*, Stehlin (1904b : 470) admet qu'il en est probablement de même chez *Lophiotherium*.

Par contre, Franzen (1980) estime que chez *Propalaeotherium* la première dent n'est manifestement pas remplacée, (soit qu'il s'agisse d'une D1 persistante ou d'une P1 précoce). Pourtant, l'abondant matériel du Geiseltal et de Messel m'a permis de faire deux constatations : 1) sur les (rares) spécimens juvéniles présentant toute la série des dents de lait, D1 ⁽²⁵⁾ est déjà abrasée, comme (ou à peine moins que) D2. 2) sur les nombreuses mâchoires adultes possédant la série complète des 7 dents jugales, la première dent est intacte chez les individus jeunes, et chez les plus âgés, elle n'est pratiquement jamais plus abrasée que la P2 ⁽²⁶⁾. Au maxillaire comme à la mandibule, ces premières dents offrent une structure comparable aux suivantes, quoique plus simple et plus (ou beaucoup plus) étroite. Leur assez grande variabilité et la rareté des D1 empêche d'en dégager des caractères morphologiques diagnostiques, mais la différence d'abrasion entre les deux séries de dents me semble être un argument décisif pour conclure que chez ce genre aussi on a affaire à deux dentitions successives de la première dent jugale.

²⁵ Par exemple D1/ sur GMH XIV-560 (*P. hassiacum*), D1 sur GMH XXII-712 (*P. isselanum*).

²⁶ Sauf sur GMH XIV-2175 : malposition ou persistance inhabituelle de la D1/?

De même chez *Paraplagiolophus*, le maxillaire NMB Bchs-111 présente une P1/ qui n'est pas plus usée que la P2/. Enfin, sur le spécimen-type de *Cantabrotherium truyolsi*, la première dent est franchement plus haute que les trois dents de lait restantes : c'est visiblement une P1/ (Casanovas & Santafé 1987).

L'ensemble de ces observations me conduit à supposer que la possession de 4 prémolaires de remplacement pourrait être un caractère commun à tous les Palaeotheriidae. Plutôt que la simple réapparition d'un caractère atavique comme le laissait supposer les rares cas observés jusque là chez les Périssodactyles (Ziegler o.c.), ce pourrait être la persistance dans la continuité d'un caractère ancestral hérité de leurs ancêtres communs.

Séquence de la dentition

Les séries dentaires juvéniles sont relativement rares et le plus souvent fragmentaires. Il est donc a priori difficile de reconstituer la séquence précise des étapes de la dentition. J'ai pu néanmoins faire quelques observations, principalement à partir du matériel de Fons, d'Euzet et de la Débruge, complétées par des radiographies de mandibules. Il en ressort que :

1) On n'observe qu'un faible gradient d'usure sur les séries de molaires de lait D2-D4. Ceci laisse supposer que l'apparition de ces dents sur l'arcade devait se faire presque simultanément.

2) Il semble que la calcification des prémolaires ait été également un phénomène rapide. En effet il y a peu de différence d'usure de la série lactéale entre les mandibules présentant des follicules de prémolaires formés mais non calcifiés, et les mandibules où les couronnes de ces dents sont complètement minéralisées (pl. 16-2 à 9; Owen 1848, pl. 3 fig. 4).

3) En conséquence le remplacement des deux séries dentaires était vraisemblablement un processus assez rapide quoique avec de légers décalages; les P2 généralement un peu plus précoces que les P3 et P4, et les P3 précédant légèrement P4 ou vice versa selon les individus. La date d'apparition des M3 sur l'arcade devait être proche de celle des P3-P4, mais généralement un peu plus tardive (SCX-100).

4) La séquence d'apparition des dents permanentes sur l'arcade était donc probablement M1-M2-P2-P(3-4)-M3 au maxillaire comme à la mandibule. Je ne saurais cependant pas affirmer que cette succession soit valable pour toutes les espèces et je n'ai pas pu déterminer si elle avait évolué dans le temps.

5) Cette séquence apparaît ainsi un peu différente de celle du cheval chez qui la sortie des P3 maxillaires et mandibulaires précède nettement de quelques mois celle des P4 (Duerst 1926 : 180) et chez qui les M3 sont parfois plus précoces que ces dernières.

Morphologie dentaire

Caractères généraux des dents

Suivant une tendance habituelle chez les Mammifères ("loi" de Cope), on assiste dans l'ensemble, à un accroissement progressif dans le temps de la taille des dents chez *Plagiolophus*. Seul *P. minor* fait exception, puisque cette espèce qui pourrait

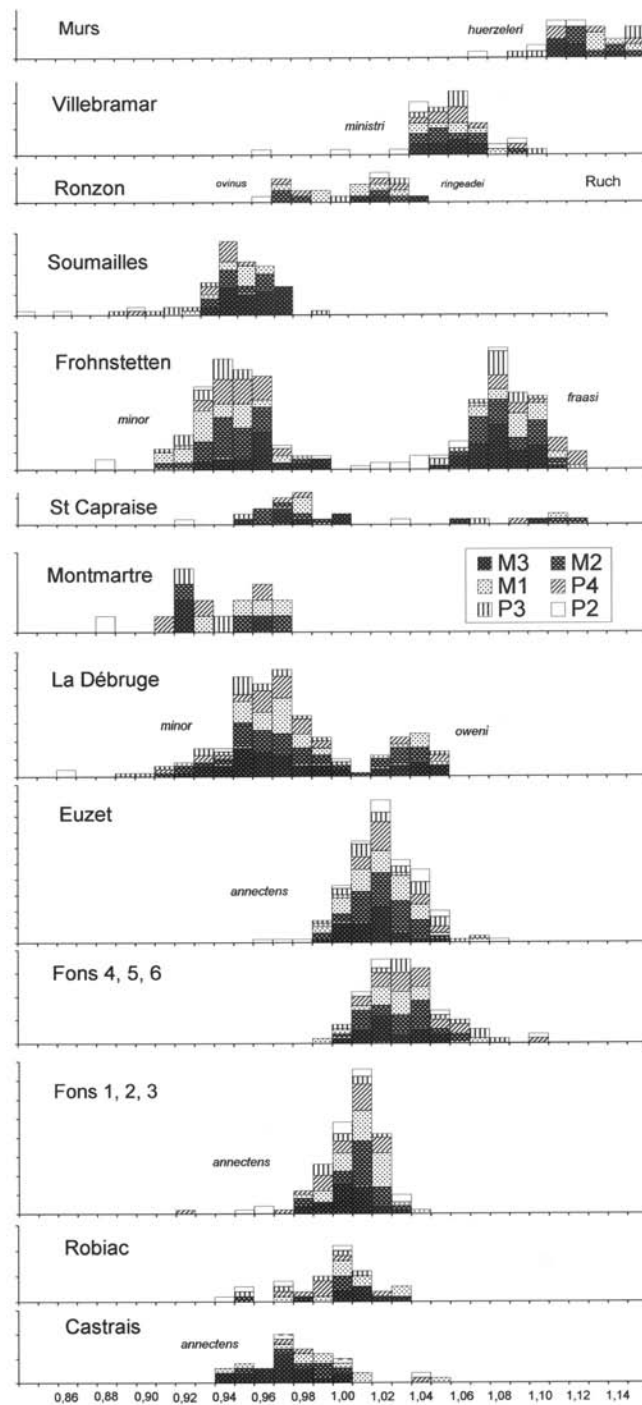


Fig. 16.— Evolution du produit $D \times d$ des dents jugales supérieures chez diverses espèces de *Plagiolophus*.

Une représentation logarithmique des données a été utilisée pour rendre les proportions comparables (Simpson et al. 1960, Gingerich 1981) et les différentes catégories dentaires ont été alignées en fonction de leur écart relatif à la moyenne de chacune.

Les échelles d'ordonnées ne sont pas égales (les graduations correspondent à 5 spécimens).

s'enraciner du côté de *P. annectens*, semble présenter au moins pendant un certain temps une tendance à la réduction de taille. (fig. 16 à 18 et p. 182).

Le genre *Plagiolophus* se caractérise par une hétérodontie relativement importante pour un périssoïdactyle, par une certaine hypsodontie qui, comme chez les autres Palaeothériinés, est plutôt une semi-hypsodontie dissymétrique, et par l'acquisition de revêtements de ciment coronaire (voir plus loin au chapitre Histologie dentaire).

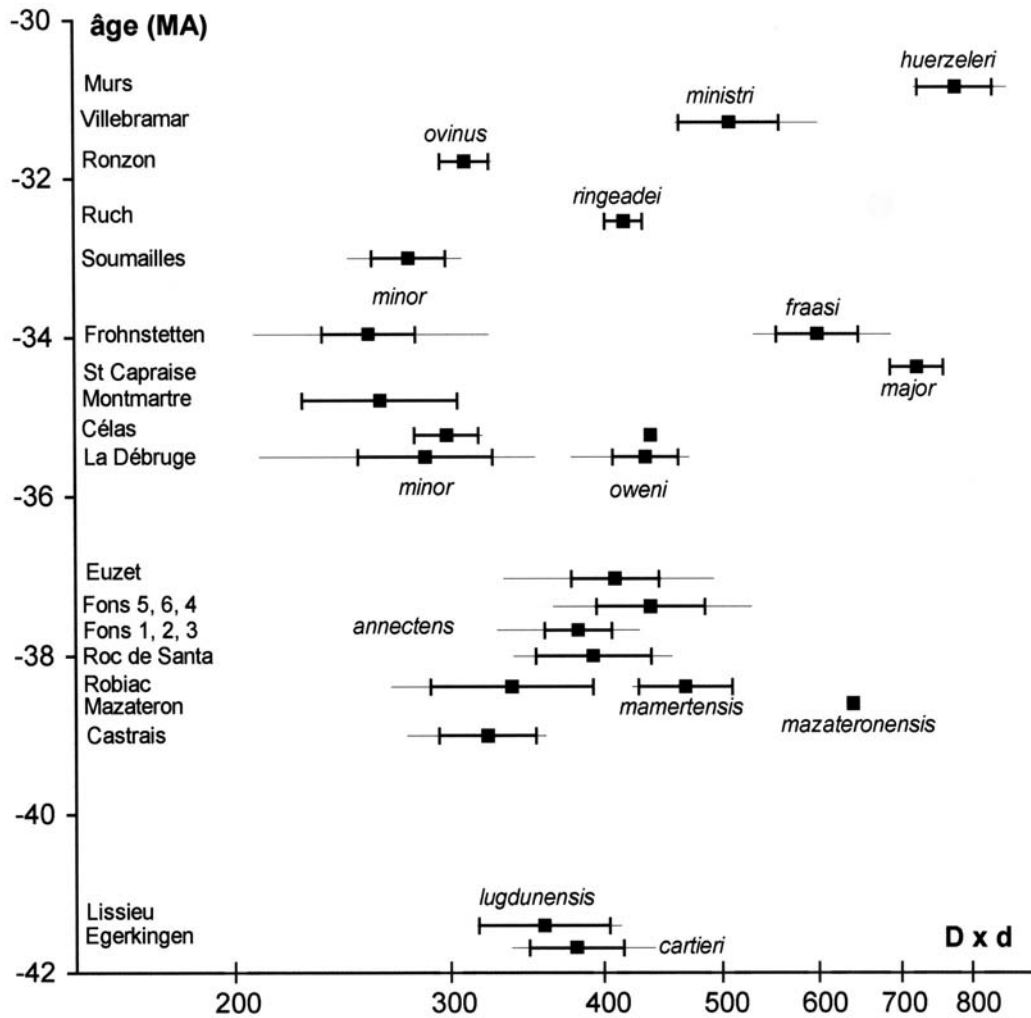


Fig. 17.— Evolution du produit D x d de M2/, représentatif de la surface de cette dent, chez *Plagiolophus*.
Trait fin: limites de variation; **trait épais:** moyenne \pm 1 écart-type; **carrés:** moyenne ou spécimen isolé.

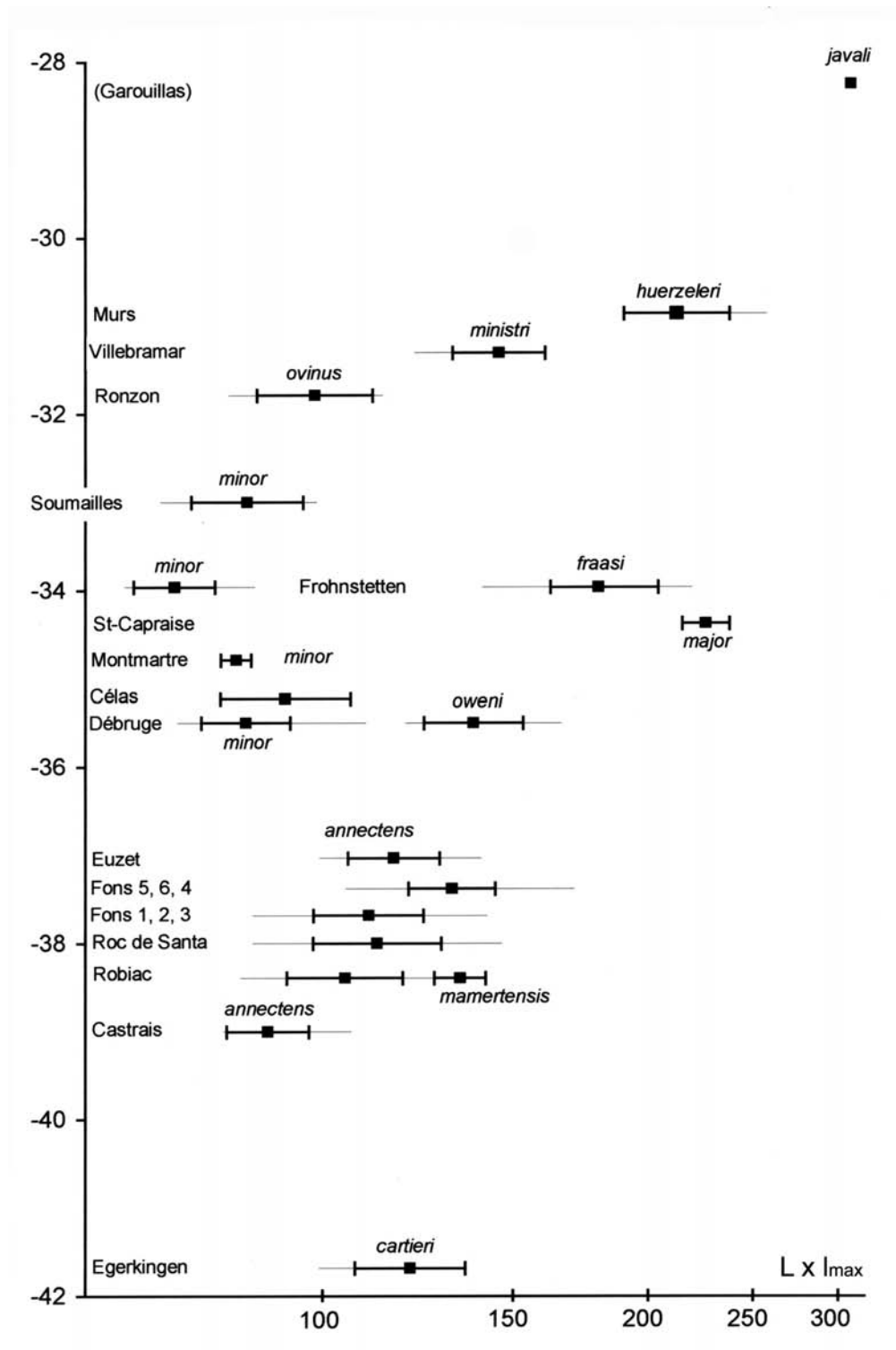


Fig. 18.— Evolution de la surface L x lmax de M/1 chez *Plagiolophus*.

Trait fin: limites de variation; **trait épais:** moyenne \pm 1 écart-type; **carrés:** moyenne ou spécimen isolé.

Hétérodontie

L'hétérodontie chez le genre *Plagiolophus* se traduit par une réduction et une simplification marquées de la série des dents jugales dans le secteur prémolaire corrélativement à un développement des dernières molaires. Et cette régression des prémolaires s'accroît dans le temps (Stehlin 1904b : 330).

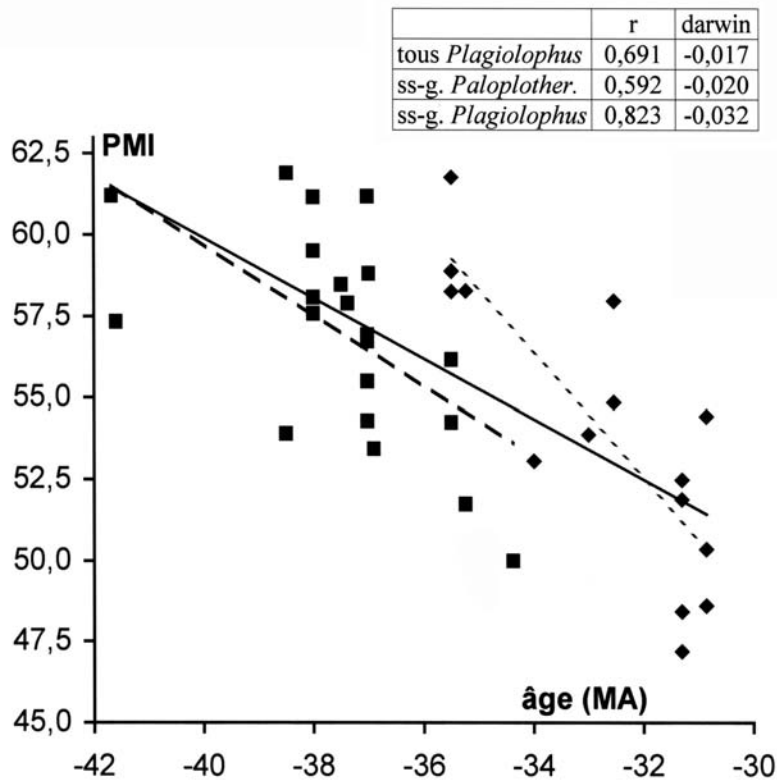


Fig. 19.— Evolution du PMI de la dentition maxillaire chez *Plagiolophus*.

Données individuelles (voir le tabl. 26).

Légende commune aux fig. 19 à 23, 25-26, 29-30, 33, 39 à 45, 51-52.

■ : sous-genre *Paloplotherium*; ▲ : sous-genre *Fraasiolophus*; ◆ : sous-genre *Plagiolophus* s.s.

● ——— toutes espèces confondues; ----- sous-genre *Paloplotherium*; sous-genre *Plagiolophus* s.s.

Le secteur prémolaire est en premier lieu toujours relativement court. Le PMI (rapport de longueur P2-P4/M1-M3 x 100) est faible comparativement à *Palaeotherium*; il oscille de 47 à 62 au maxillaire et de 44 à 59 à la mandibule (tabl. 26 et 27) (au lieu de 62 à 82 chez *Palaeotherium*).

En outre et bien qu'il présente une très forte variabilité d'un individu à l'autre, on peut mettre en évidence un certain abaissement progressif de cet indice, qui a même tendance à s'accroître dans le temps au maxillaire (fig. 19 et 20). Le PMI n'atteint que rarement des valeurs aussi basses que celles observées chez *Leptolophus* dès le niveau

MP 16.

Si l'on prend en compte non seulement la longueur, mais la surface des dents jugales ⁽²⁷⁾, on retrouve cette hétérodontie caractérisée par un faible pourcentage de la surface masticatoire dévolu aux prémolaires : en moyenne 33 à 43% de la surface des molaires tant au maxillaire qu'à la mandibule, si l'on excepte *cartieri* et *lugdunensis* (respect. 45 et 51% au maxillaire) (tabl. 30 et 31).

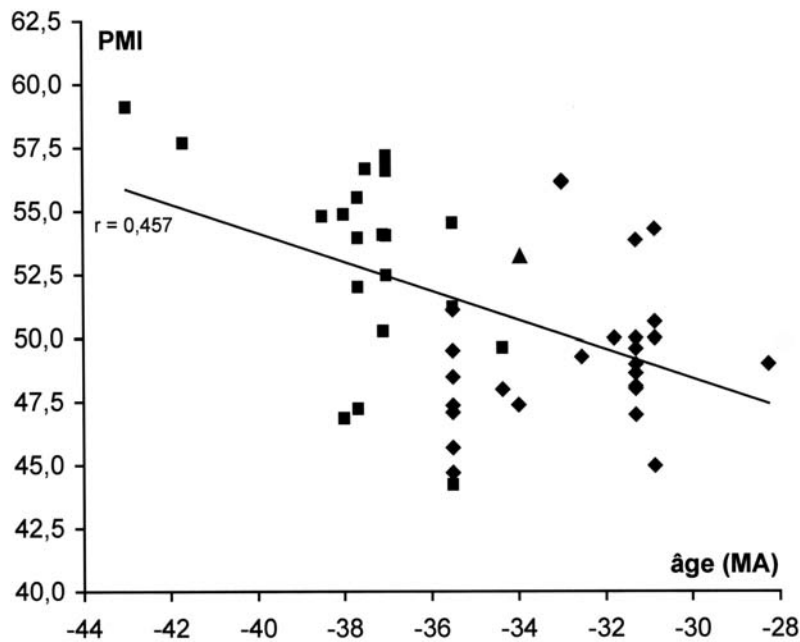


Fig. 20.— Evolution du PMI de la dentition mandibulaire chez *Plagiolophus*.

Données individuelles sauf chez *P. minor* de Soumailles et de St-Capraise (moyennes in Brunet & Jehenne) (voir légende fig. 19, tabl. 27).

La pente correspond à un taux d'évolution de -0.011 darwin.

On constate à partir des surfaces coronaires, comme avec les PMI, une régression du secteur prémolaire dans le temps, corrélée avec la disparition de plus en plus précoce des P1. Cette tendance évolutive est encore plus évidente qu'avec les simples mesures de longueur. La réduction des prémolaires concerne essentiellement les P2 et à un moindre degré les P3. Les P4 semblent garder une importance inchangée tout au long de l'histoire du genre. Au contraire, en ce qui concerne les molaires, ce sont les M3 plus que les M2 qui s'accroissent. Ainsi, c'est le rapport P2 / M3 qui manifeste la décroissance la plus marquée dans le temps (fig. 21 à 23).

La traduction morphologique de cette hétérodontie sera envisagée plus loin avec la description des prémolaires.

²⁷ Surface réelle pour les dents supérieures, produit L x l pour les inférieures.

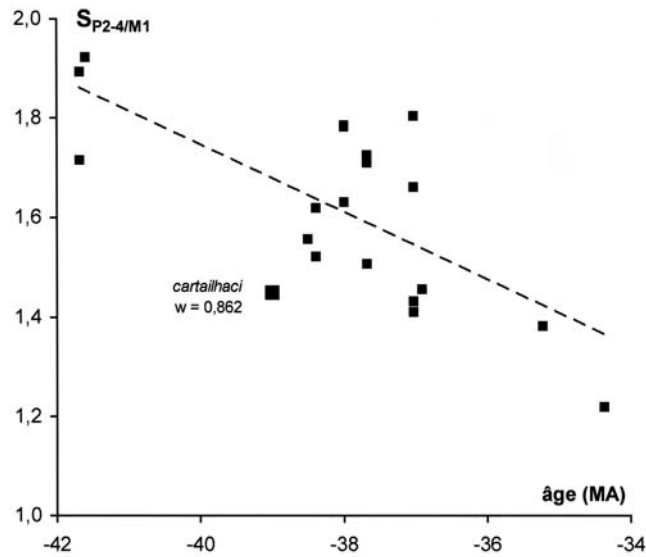


Fig. 21.— Evolution de la surface des prémolaires supérieures (P2/ à P4/) relativement à M1/ dans le sous-genre *Paloplotherium* pour mettre en évidence la petite surface de ces dents chez *cartailhaci*.

Données individuelles (sur des séries dentaires) sauf pour *P. lugdunensis* (moyennes sur dents isolées). (Voir légende fig. 19, tabl. 30).

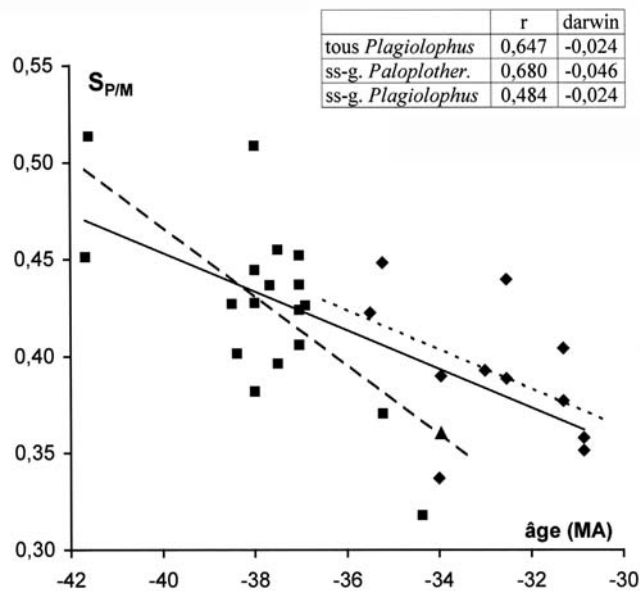


Fig. 22.— Evolution de la surface de la série des prémolaires supérieures (P2/ à P4/) relativement aux molaires chez *Plagiolophus*.

Données individuelles (sur des séries dentaires) ou à défaut moyennes d'une population (sur dents isolées chez *P. cartieri*, *lugdunensis*, *fraasi*, ainsi que pour *annectens* de Fons 1 et *minor* de la Débruge et de Frohnstetten). (Voir légende fig. 19, tabl. 28).

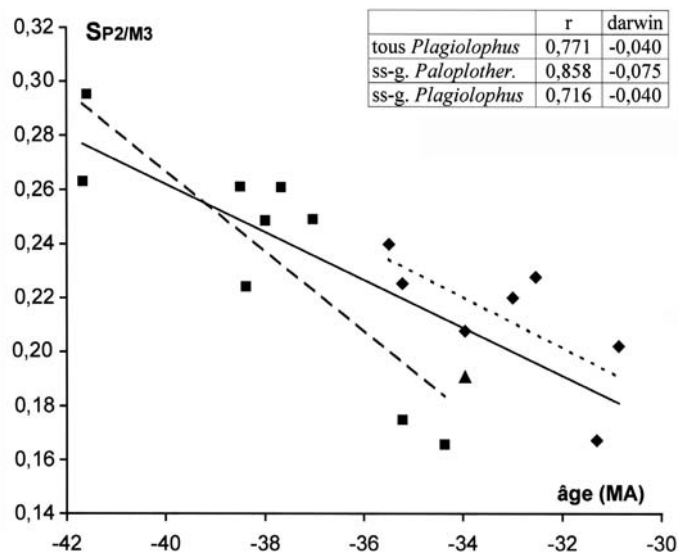


Fig. 23.— Evolution de la surface de P2/ relativement à M3/ chez *Plagiolophus*.

Les points représentent les valeurs moyennes pour chaque population.

Voir légende fig. 19 et tabl. 30.

Hypsodontie

A l'Eocène moyen, les dents jugales de *Plagiolophus* ne sont pas encore très hautes, pas beaucoup plus hautes à vrai dire que celles des *Propalaeotherium*, à tel point qu'il est parfois difficile de déterminer des molaires isolées dans les gisements du niveau MP 14.

Au cours du temps, le genre *Plagiolophus* est réputé avoir acquis une forte hypsodontie. Cette assertion doit cependant être discutée. **Au niveau maxillaire**, on observe effectivement à l'Eocène supérieur ou à l'Oligocène inférieur que l'ectolophe des dents jugales supérieures est très allongé du collet au bord libre. Mais cet allongement s'accompagne progressivement d'une courbure accentuée vers l'intérieur; l'ectolophe tend à surplomber les cuspides internes, ce qui rend la dent moins hypsodonte qu'il n'apparaît. D'où la nécessité, pour estimer objectivement le degré d'hypsodontie, de concevoir un indice qui tienne compte de cette particularité.

Pour cela, j'ai d'abord réalisé des coupes virtuelles de dents dans le plan frontal, en partant d'empreintes en élastomère (fig. 24). Si l'on définit la hauteur réelle de la couronne comme étant la distance entre le sommet des cuspides labiales et le plan du collet, on constate que la hauteur de la couronne rapportée à la largeur de la dent (pour obtenir un indice adimensionnel) varie de 0,45-0,54 chez *P. cartieri* à 0,77-0,88 chez *P. huerzeleri* et même jusqu'à 1,00 chez *P. javali*, sur les molaires supérieures peu usées ($U \leq 1,5$).

Pour obtenir rapidement davantage de données sans passer par cette technique laborieuse, j'ai ensuite mesuré sur de plus nombreuses dents la longueur du paracône

depuis le collet jusqu'au bord libre, et l'angle α entre cette mesure et le plan du collet, ce qui m'a donné, là aussi, une hauteur rectifiée de la couronne ⁽²⁸⁾. Quoique cette méthodologie soit discutable, parce que la mesure de l'angle α est délicate et largement subjective, et que, pour des angles inférieurs à 60°, les sinus varient rapidement, les résultats obtenus concordent bien avec les précédents (tabl. 32).

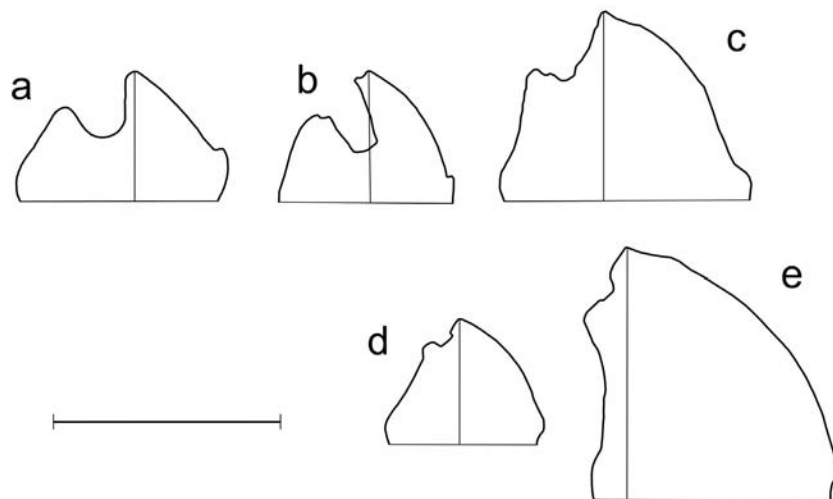


Fig. 24.— Coupes labio-linguales de molaires supérieures de *Plagiolophus* pour illustrer l'évolution de la hauteur des couronnes et la migration linguale du sommet des cuspidés labiales.

a : *P. lugdunensis*, M2/ (FSL 2472); **b** : *P. annectens*, M2/ (FMO F1-294); **c** : *P. fraasi*, M3/ un peu abrasée (SMNS 3234); **d** : *P. minor*, M2/ (FMO UM-3142); **e** : *P. huerzeleri*, M3/ (IPS Montalban n 2).

Les plans de coupe sont des sections virtuelles réalisées à partir d'empreintes en élastomère. Échelle : 2 cm.

La largeur des dents apparaît plus faible que sur les tableaux de mesure, car les coupes se situent dans l'axe des cuspidés, en retrait du parastyle.

Au niveau MP 14 les indices de hauteur se situent ainsi entre 0,44 et 0,65 ⁽²⁹⁾ pour atteindre 0,81 à 1,00 à l'Oligocène inférieur. Ces larges fourchettes de variation étant liées en partie au degré d'usure plus ou moins grand des dents prises en compte ($U \leq 1,5$). Le coefficient de corrélation de l'indice en fonction de l'âge biochronologique est cependant assez élevé : 0,81 (fig. 25).

On admet généralement qu'il y a une augmentation de hauteur des couronnes en fonction du rang des dents; c'est très difficile à vérifier, car sur un spécimen donné, la M1/ est toujours plus usée que la M3/; on ne peut donc établir ce point que de manière statistique en comparant les dents d'une même espèce. Chez *P. annectens* les mesures de l'indice I_H que j'ai pu réaliser sur des dents peu usées ($U \leq 2$) ne confirment nullement l'opinion courante : les moyennes obtenues pour M1/, M2/ et M3/ sont respectivement de 0,688, 0,658 et 0,662; avec cet échantillon, ce sont donc les M1/ qui se montrent même les plus hautes !

²⁸ $H = H_{Pa} \times \sin \alpha$.

²⁹ Alors qu'ils varient de 0,40 à 0,45 chez les *Propalaeotherium*.

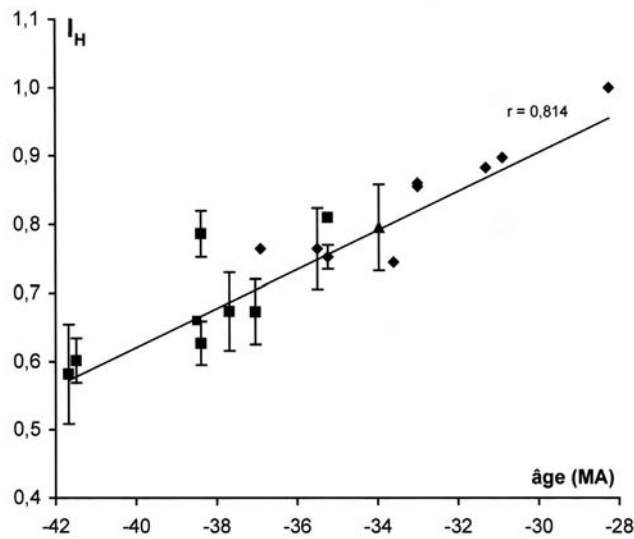


Fig. 25.— Evolution de l'hypsodontie des molaires supérieures chez *Plagiolophus*.

Données isolées ou moyennes $\pm 1s$ (voir légende fig. 19 et tabl. 32).

La pente correspond à un taux d'évolution de 0,039 darwin.

Les cuspides linguales des dents jugales supérieures sont plus basses que les labiales, mais elles suivent une progression identique. Au cours du temps l'indice de hauteur linguale passe de 0,31-0,37 chez *P. cartieri* et *lugdunensis* à 0,73 chez *P. huerzeleri*. La hauteur des cuspides linguales tend même à augmenter plus vite que celle de l'ectolophe, quoiqu'avec une grande variabilité et un coefficient de corrélation faible (fig. 26). L'hypsodontie tend donc à devenir de moins en moins dissymétrique. C'est une tendance qu'on ne retrouve pas chez *Palaeotherium*, qui conserve toujours des cuspides linguales relativement basses, et qui n'est pas sans rappeler au contraire l'hypsodontie naissante des Equidés chez les premiers *Merychippus* du Miocène moyen (McFadden 1992 : fig. 10-2).

Ces indices de hauteur des couronnes ne sont pas directement comparables avec ceux dont on a fait état chez *Palaeotherium* et chez *Leptolophus* (Remy 1992, 1998), car la hauteur avait été rapportée à la longueur de l'ectolophe et non à la largeur de la dent. Mais chez *Plagiolophus* l'ectolophe est très allongé sur les M3/, ce qui condamne l'utilisation de ces dents dans ces conditions. Si l'on ne retient donc que les M1/ et M2/ et des dents peu usées ($U \leq 1,5$), on ne dispose plus que d'un échantillonnage réduit qui ne permet pas de suivre de manière significative la progression de l'hypsodontie dans le temps. On peut cependant constater que cet autre indice d'hypsodontie (hauteur des cuspides labiales / longueur de l'ectolophe), pris sur les M1/ et M2/, varie entre 0,58 et 0,80 chez *Plagiolophus*. Ces valeurs sont plutôt plus faibles que celles que j'avais obtenues chez les genres précédents.

Cependant, sur le plan physiologique, l'accroissement de hauteur des dents est plus important que ce que ces indices semblent indiquer, car il se produit au cours du temps une rotation de la couronne par rapport au grand axe de la dent comme chez *Palaeotherium* (Franzen 1983); de perpendiculaire au grand axe chez les formes archaïques, le plan du collet devient oblique et le plus grand allongement vertical de l'ectolophe accroît la potentialité d'activité fonctionnelle de

la dent dans la zone consacrée à la 1ère phase de la mastication, la plus agressive, plus que ne le laisse supposer son inclinaison interne apparente.

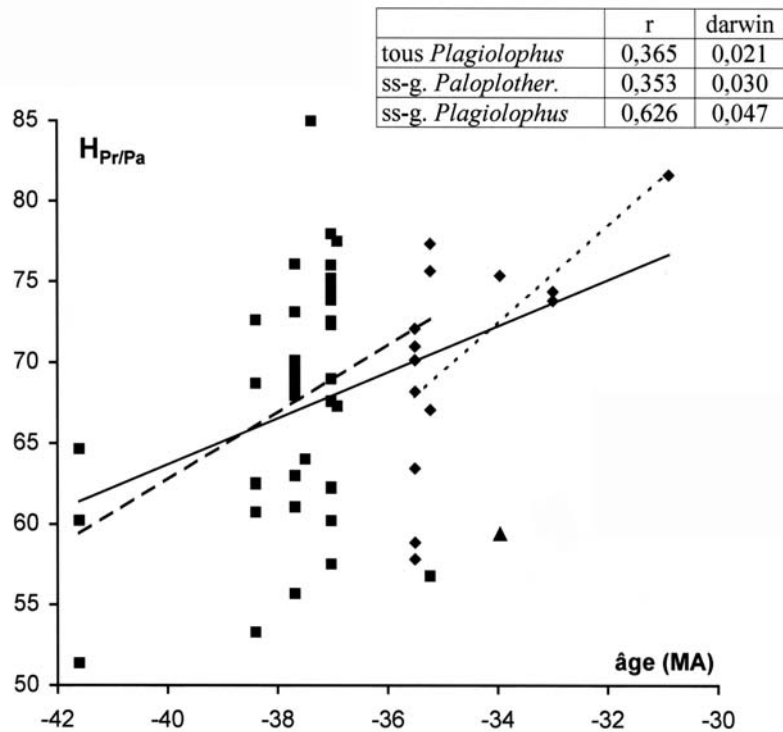


Fig. 26.— Evolution du rapport entre la hauteur du protocône et celle du paracône chez *Plagiolophus*.
Données individuelles. Degré d'usure $\leq 1,5$. Voir légende fig. 19.

Au niveau mandibulaire on retrouve la même tendance évolutive vers un accroissement de l'hypsodontie au cours du temps. L'indice de Janis (1988) passe de 1,1 sur les dents vierges de *P. cartieri*⁽³⁰⁾ à 1,7 et même 1,9 chez *P. huerzeleri* (tabl. 33). Là encore, les *Plagiolophus* n'atteignent pas le degré d'hypsodontie de *Leptolophus stehlini* (2,0 à 2,5) (Remy 1998, tabl. 7).

Comme l'hypsodontie des dents jugales supérieures, celle des inférieures a donc presque doublé au cours du temps en une quinzaine de MA chez le genre *Plagiolophus*. Elle s'est développée de façon moins dissymétrique que chez *Palaeotherium*, mais à un degré un peu plus faible et moins rapidement que chez *Leptolophus*. Cette hypsodontie certes modérée, qu'on pourrait qualifier de mésodontie (Fortelius & Solounias 2000), rappelle la hauteur de couronne des premiers *Merychippus* au début du Miocène.

Cet accroissement d'hypsodontie s'est accompagné d'autres modifications fonctionnelles corrélatives à l'évolution des conditions environnementales auxquelles le genre *Plagiolophus* a su répondre jusqu'à une époque plus tardive que les autres Palaeothériidés (voir plus loin).

³⁰ 0,95 sur le type de *Propalaeotherium isselanum*.

Caractères morphologiques des différentes catégories dentaires

Les variations morphologiques individuelles des dents, à l'intérieur d'une population, sont souvent plus importantes chez les *Plagiolophus* que les différences interspécifiques. Le large éventail de ces variations est illustré à titre d'exemple par le tabl. 34 et la fig. 27 pour quelques caractères concernant P4/ et M3/ observés chez *P. annectens* et *P. minor*. Cette variabilité morphologique justifie une description de la dentition du genre considéré globalement, en dépit des dérives importantes qui se sont produites au cours du temps.

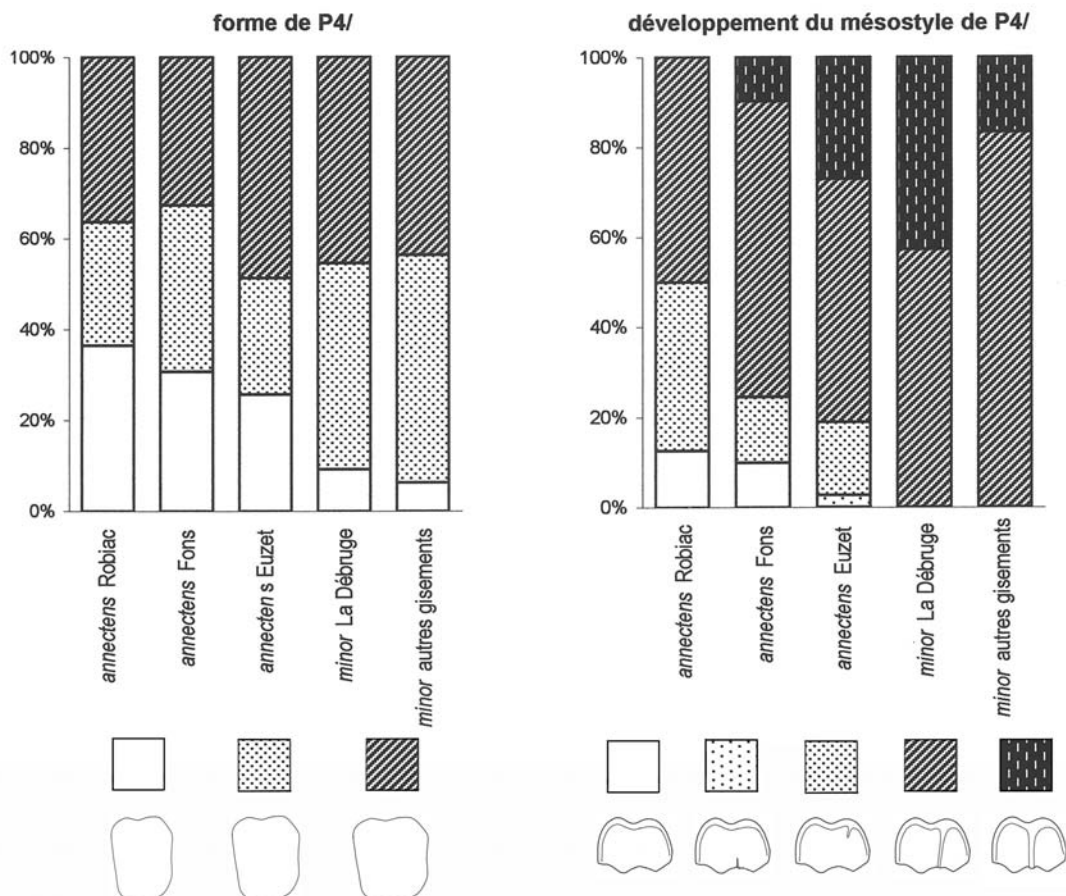


Fig. 27.— Exemples d'évolution des variations morphologiques intraspécifiques chez *Plagiolophus*: la forme et le développement du mésostyle de P4/ dans la lignée *P. annectens* - *P. minor*.

Molaires supérieures (fig. 28)

Tout en présentant une structure typique des Palaeothériinés, l'ectolophe des molaires supérieures de *Plagiolophus* se distingue par des caractères particuliers. Les styles, prolongements du cingulum labial, sont bien développés dans l'ensemble et de plus en plus saillants de M1/ à M3/, surtout le parastyle qui se présente comme une colonnette épaisse débordant labialement la dent précédente; le mésostyle forme une crête proéminente et aiguë, continue préférentiellement avec la partie distale du cingulum et très anguleuse au niveau occlusal; le métastyle, d'ailleurs moins haut, est

habituellement moins en relief, sauf sur la M3/.

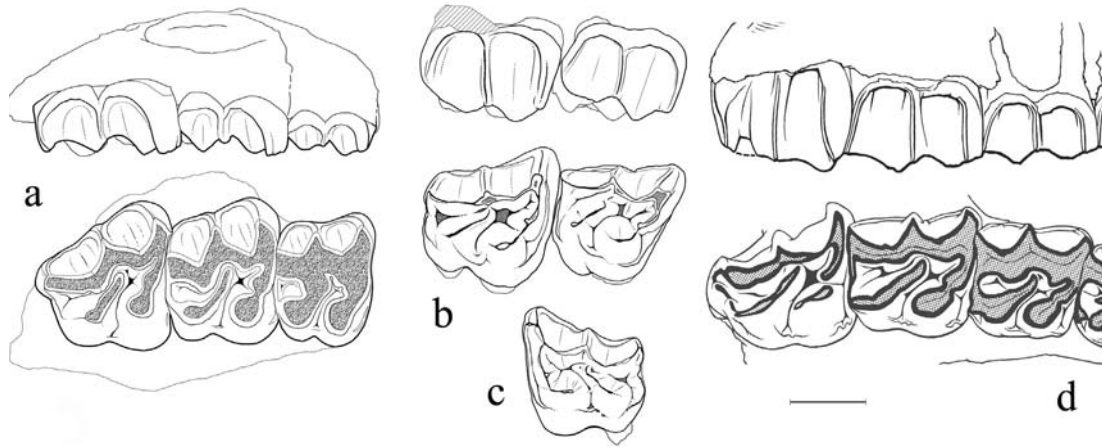


Fig. 28.— Molaires supérieures de *Plagiolophus* (Échelle: 1cm).

a : *P. cartieri* (Egerkingen), NMB Ed-454, M1/-M3/ droites, vues labiale et occlusale; **b** : *P. lugdunensis*, FSL 2472 (composite), M3/ (holotype) et M2/ droites, vues labiale et occlusale; **c** : *P. lugdunensis* (Lissieu), FSL 2491, M3/ gauche, vue occlusale; **d** : *P. annectens* (Fons 1), FMO F1-323 (pars), maxillaire droit (repris de Remy 1967, fig. 1), vues labiale et occlusale.

Les deux lobes de l'ectolophe sont obliques lingualement vers l'arrière et de plus en plus obliques de M1/ à M3/, mais le champ du métacône est un peu décalé labialement par rapport à celui du paracône; ils sont de plus en plus courbés dans le plan vertical au cours de l'évolution, mais restent relativement plats dans le sens antéro-postérieur, l'axe des cuspidés marqué seulement par un léger renflement.

Si l'on compare ce type d'ectolophe aux autres Palaeothériidés, on note que les lobes de l'ectolophe sont plus nettement concaves chez *Palaeotherium*, le parastyle plutôt moins massif, le mésostyle parfois atténué, au moins en direction cervicale. *Pseudopalaeotherium* possède des mésostyles peu développés, simples ondulations de l'ectolophe, et des parastyles pincés et débordant nettement vers l'avant. Chez *Paraplagiolophus*, les champs de l'ectolophe sont plans comme chez *Plagiolophus*, mais les styles relativement moins dégagés, ce qui pourrait correspondre à un caractère plus globuleux des cuspidés. *Leptolophus* possède des ectolophes encore plus plats avec des styles ordinairement moins proéminents, moins réguliers et plus divergents en direction occlusale. Chez *Propalaeotherium*, l'échancrure entre paracône et métacône est plus profonde et le mésostyle moins haut, différence de structure que Fortelius et Solounias (2000) portent au compte du régime alimentaire (voir plus loin).

Les conules intermédiaires des molaires de *Plagiolophus* sont beaucoup mieux individualisés que chez *Palaeotherium* et les lophes internes de plus en plus obliques au cours du temps. Le paraconule, relié au parastyle, est bien séparé du protocône par un sillon généralement profond, moins marqué chez les formes les plus anciennes; il est toujours allongé et tend à se décaler en s'incurvant vers l'arrière du protocône, ce quirompt l'unité du protolophe; cette disjonction du protolophe est marquée notamment

chez *P. annectens*, *fraasi* et les espèces oligocènes. Chez *P. mamertensis* n. sp., le paraconule offre la particularité de déborder le protocône lingualemment. Le métaconule est toujours très allongé; il forme avec l'hypocône un métalophe parallèle à la crête antérieure du métacône (prémétacrista), et qui reste bien individualisé jusqu'à un stade d'usure avancé.

Les cuspidés linguales, arrondies chez les formes anciennes, deviennent phylétiquement de plus en plus aplaties dans un plan parasagittal; elles s'alignent ainsi avec l'ectolophe et les conules, non seulement chez les espèces oligocènes rapportées au sous-genre nominal, mais même chez des formes plus anciennes et occasionnellement dès le niveau MP 16. Cette transformation s'accompagne d'un net resserrement dans le plan transversal du sommet des faces occlusales. Pour illustrer cette évolution, la distance dans le plan frontal entre paraconule et métacône a été mesurée sur des dents peu usées ($U \leq 2$) et rapportée à la largeur de la dent. En dépit des variations individuelles qui font coexister dans une même population des morphotypes archaïques et modernisés, on constate qu'il existe un gradient chronologique très net (tabl. 35, fig. 29).

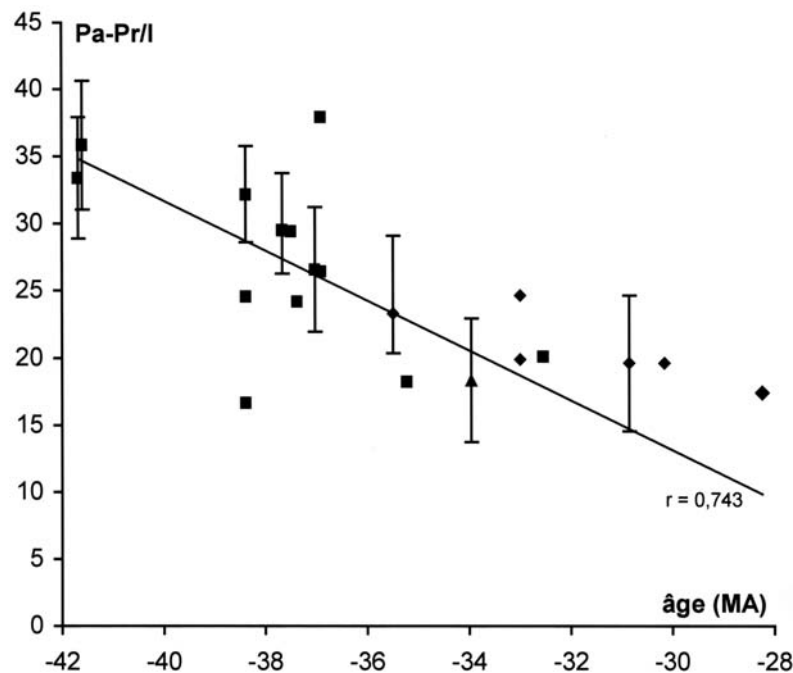


Fig. 29.— Evolution de la largeur des faces occlusales des molaires supérieures, symbolisée par le rapport Pa-Pr/l (voir texte), chez le genre *Plagiolophus*.

Données isolées ou moyennes \pm 1s. (Voir légende fig. 19, tabl. 35).

La pente correspond à un taux d'évolution de -0,080 darwin.

Corrélativement au développement de l'hypsodontie, et à la différence de *Leptolophus*, la paroi interne des dents devient en outre concave, et la courbure linguale croissante des cuspidés labiales provoque un déplacement vers l'intérieur de l'axe de l'ectolophe, qui en vient à surplomber les cuspidés linguales sur les dents peu usées (fig.

24).

Les cingulums linguaux ne sont que faiblement développés en règle générale, quoique avec une certaine variabilité individuelle. Ils sont presque toujours interrompus sur le relief de l'hypocône, très souvent sur celui du protocône et parfois réduits à un simple rebord aigu à l'ouverture de la vallée interne. Il ne semble pas y avoir de tendance évolutive nette pour ce caractère, d'ailleurs difficile à observer chez les formes ayant acquis des enduits notables de ciment coronaire.

Cette morphologie des molaires supérieures s'inscrit dans une forme générale voisine de celles de *Palaeotherium*; en vue occlusale elles sont trapézoïdales, mais plutôt moins rétrécies à l'arrière; en vue latérale elles sont habituellement moins élargies en direction occlusale que chez *Leptolophus*.

Parallèlement à la dérive morphologique, l'évolution des molaires supérieures chez *Plagiolophus* se traduit aussi par un certain changement de forme. Brunet et Jehenne parlent d'une largeur des molaires supérieures plus faible chez les "*Plagiolophus*" oligocènes que chez les "*Paloplotherium*" éocènes. En fait le gradient chronologique n'est pas net pour M1/ et M2/ car les mesures sont très dispersées.

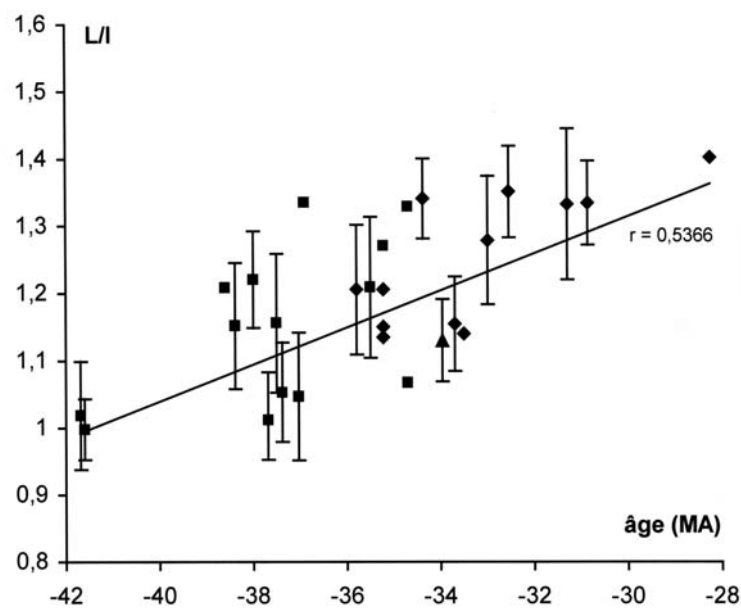


Fig. 30.— Evolution de l'allongement relatif (L/I) des M3/ chez *Plagiolophus*.

Données isolées ou moyennes $\pm 1s$. (Voir légende fig. 19).

La pente correspond à un taux d'évolution de 0,009 darwin.

Dans les cas où deux taxons coexistent dans un même gisement, leurs données ont été légèrement décalées pour éviter les superpositions.

Par contre il est plus sensible (avec un coefficient de corrélation de 0,54) en ce qui concerne les M3/, bien qu'il y ait une grande variabilité individuelle dans les diverses populations successives (fig. 30). La M3/ acquiert en même temps une surface occlusale plus grande que les autres molaires, comme chez *Leptolophus*. Cet accroissement de

taille, corrélé à une largeur relative moindre, est donc lié essentiellement à l'allongement de la dent. Une transformation morphologique l'accompagne. Les premiers *Plagiolophus* ont une M3/ de forme trapézoïdale en vue ventrale, peu allongée sur l'arcade, avec une face postérieure plus étroite que la face antérieure, parfois même si étroite que la dent prend une apparence presque triangulaire. La modernisation se traduit par un allongement de la face labiale, surtout au niveau du collet en direction distale. Les proportions de la dent changent; en même temps qu'elle devient plus allongée, elle est moins étroite dans sa partie postérieure. Le métastyle forme un pilier très large à la base et l'hypocône s'allonge. De trapézoïdale, la dent prend une forme rectangulaire allongée. Cette modernisation ne se fait toutefois que progressivement et de manière statistique; dans une même population on trouve des M3/ de morphologie archaïque associées à des M3/ progressives, notamment à l'Eocène supérieur chez *Plagiolophus annectens* (Remy 1967 : 13), mais occasionnellement aussi jusque chez les derniers représentants du genre.

Finalement, on passe ainsi progressivement, au cours de l'histoire du genre, à deux types extrêmes de molaires supérieures. Chez les formes archaïques, des molaires larges, à couronne peu élevée, à face occlusale ouverte avec des lophes transversaux peu obliques et des cuspidés internes arrondies, et des M3/ courtes et trapézoïdales; chez les formes modernisées, des molaires plus étroites, semi-hypsodontes, à ectolophe et cuspidés linguales recourbés lingualement, à face occlusale resserrée dans le plan frontal et à lophes internes allongés et alignés parallèlement au plan sagittal, avec des M3/ très allongées et rectangulaires.

Prémolaires supérieures (fig. 31)

Les coefficients de variabilité des mesures des prémolaires supérieures sont comparables à ceux des molaires au sein d'une population donnée; par contre leurs caractères morphologiques présentent de grandes amplitudes de variation (fig. 31). Leur petitesse relative et leur fort gradient de taille ont déjà été notés; on va voir ici la traduction morphologique de cette hétérodonie.

P4/ présente deux cônes labiaux toujours bien séparés, sauf chez *P. mazateronensis*. Par contre, le développement du mésostyle est extrêmement variable. Chez *P. annectens* de Fons et d'Euzet, on remarque qu'il peut être soit totalement absent, soit réduit à une courte épine du côté cervical, soit complet mais déporté distalement ou encore tout à fait molariforme. Cette variabilité du mésostyle se retrouve semble-t-il chez toutes les espèces, avec cependant un gradient chronologique vers un développement plus constant, dont la mise en évidence est cependant parfois limitée par la petite taille des échantillons disponibles.

Le protolophe de P4/ est molariforme, mais le développement d'un hypocône est des plus inconstants et la morphologie de la face occlusale variable. Chez *P. mazateronensis*, le protocône est uni au métacône, donnant à la face occlusale une structure en V, ce qui plutôt inhabituel. Plus généralement, chez la plupart des espèces comme par exemple chez *P. annectens*, le métaconule est allongé parallèlement au métacône auquel il ne se rattache pas. Du côté interne il se raccorde souvent "en crochet" à la partie distale du protocône, comme c'est habituellement le cas à Fons et à

Euzet. Le point de jonction est parfois renflé, affectant l'aspect d'un hypocône naissant, soit épaissement du cingulum postérieur, soit dédoublement plus ou moins complet du protocône. Enfin le métalophe peut être complet, bien détaché du protocône, et la dent prend alors un aspect entièrement molariforme. Cette variabilité morphologique est habituelle, mais on observe, comme pour le mésostyle, une dérive statistique dans le temps vers un net progrès de la molarisation.

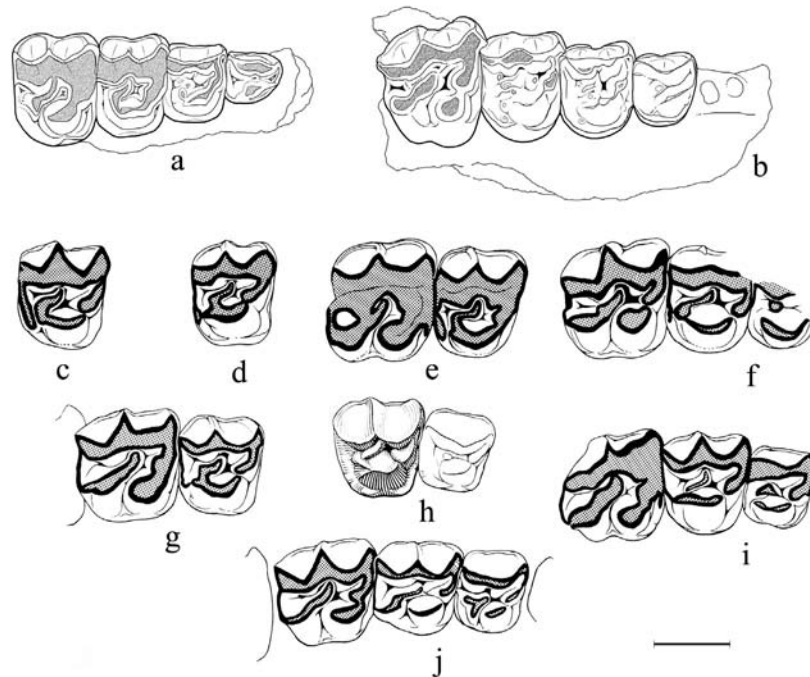


Fig. 31.— Prémolaires supérieures de *Plagiolophus*. (Échelle : 1 cm).

a-b : *P. cartieri* (Egerkingen), **a** : Eh-241, P1/-P4/ droites; **b** : Eh-240, P2/-M1/ gauches (inversées).

c-j : *P. annectens* (repris de Remy 1967, fig. 2 à 9). **c** : F1-4, P4/ gauche (inversée); **d** : F1-122, P4/ gauche (inversée); **e** : F1-296, P4/-M1/ gauches (inversées); **f** : F1-144, P3/-M1/ gauches (inversées); **g** : F1-117, P4/-M1/ droites; **h** : F1-107, P3/-P4/ droites; **i** : F1-277, P3/-M1/ droites; **j** : F1-294, P3/-M1/ gauches (inversées).

Le cingulum interne présente sur les P4/ la même variabilité que les autres structures; il peut être épais et continu ou largement interrompu au protocône, voire même totalement absent. Il semble y avoir un gradient évolutif, avec de grandes variations individuelles, vers un affaiblissement de ce cingulum, que le ciment dissimule en outre chez les formes tardives. Un cingulum postérieur est habituellement présent, plus ou moins large et proéminent selon les espèces.

La P3/ se présente comme une forme simplifiée et moins molarisée que la P4/, tant en ce qui concerne le développement du mésostyle, du métalophe et de l'hypocône. Le cingulum lingual est généralement plus continu et un peu plus épais que sur la P4/. Peut-être à cause du moindre allongement du protocône et du métalophe, le cingulum postérieur est aussi, dans l'ensemble, plus proéminent. La particularité principale de P3/ concerne l'ectolophe qui a tendance à se simplifier dans le temps (Hooker 1986 : 371). Celui-ci présente en effet deux pointes rapprochées sur les P3/ neuves des formes

primitives, mais déjà chez *P. annectens* et surtout avec les progrès de l'usure, on ne voit plus qu'une pointe; la présence d'un métacône bas n'est plus esquissée que par un élargissement de la facette d'usure du versant distal du paracône et par une ondulation de la paroi interne de l'ectolophe.

Cet indice de dédoublement de la cuspide labiale se retrouve parfois, de manière atténuée, sur la P2/. La forme de cette dent est particulièrement variable, de triangulaire avec un angle antéro-interne effacé à totalement rectangulaire. La partie interne consiste en une crête antéro-interne dans laquelle on ne distingue pas, le plus souvent, le paraconule du protocône, et en un petit métaconule au milieu d'un bassin postérieur creux; Butler a bien illustré les variations de cette dent chez *P. minor* (1952b : fig. 32-35).

Lorsqu'elle est présente, la P1/ est une très petite dent allongée et étroite, constituée d'une cuspide centrale et d'une crête antéro-interne basse (Butler 1952b, fig. 35; Remy 1967, pl. 1, fig. 6).

En conclusion, à l'inverse d'une assez bonne stabilité intrapopulationnelle des paramètres quantitatifs, les prémolaires supérieures présentent, apparemment chez toutes les espèces, une grande variabilité morphologique.

A partir des observations réalisées chez *P. annectens*, mais qui semblent transposables au genre pris dans son ensemble, on constate que la régression du secteur prémolaire, (réduction du nombre de ces dents, de leur surface relative et perte du métacône de P3/ et P2/), s'accompagne paradoxalement de progrès dans la molarisation, que ce soit au niveau de l'acquisition d'un mésostyle ou d'un hypocône. Cette curieuse stratégie évolutive correspond à une véritable disjonction des champs morphogénétiques (Remy 1967). Même chez les populations les plus récentes on peut constater cependant la rétention occasionnelle de traits archaïques.

Molaires inférieures (fig. 32)

Les molaires inférieures (fig. 32) sont constituées de deux lobes principaux en forme de croissants bien arrondis, en U, très creusés du côté lingual jusqu'à proximité de la région cervicale et légèrement obliques occlusalement vers l'avant; le talonide est plus allongé verticalement que le trigonide par suite de l'obliquité du collet, sauf chez les formes anciennes, *cartieri* et *lugdunensis* (Stehlin 1904b: 342, fig. 18). Morphologiquement, protoconide et métaconide, réunis par la crête habituellement peu échancrée du protolophide, ont à peu près même hauteur sur les dents non abrasées. Le bras antérieur du protoconide (préprotocristide) descend en s'incurvant vers une colonnette linguale généralement fine qui représente un reliquat du paraconide. Le métaconide constitue un pilier triangulaire en vue linguale, moins allongé que chez *Anchilophus*, mais finement dédoublé à la pointe, indice de la présence d'un métastylide. Le lobe du talonide est également crescentiforme, un peu plus bas que le protolophide sur les dents non abrasées, aussi hypsodonte cependant que le trigonide à cause de l'obliquité d'ensemble de la couronne par rapport à la limite cervicale. Le métalophide est inséré assez bas à la jonction métaconide - métastylide. Avec les progrès de l'usure, les proto- et métalophide restent séparés par un isthme d'émail

contrairement à *Palaeotherium*; le métaconide et l'entoconide deviennent nettement proéminents par rapport au conides externes (voir plus loin: Analyse fonctionnelle).

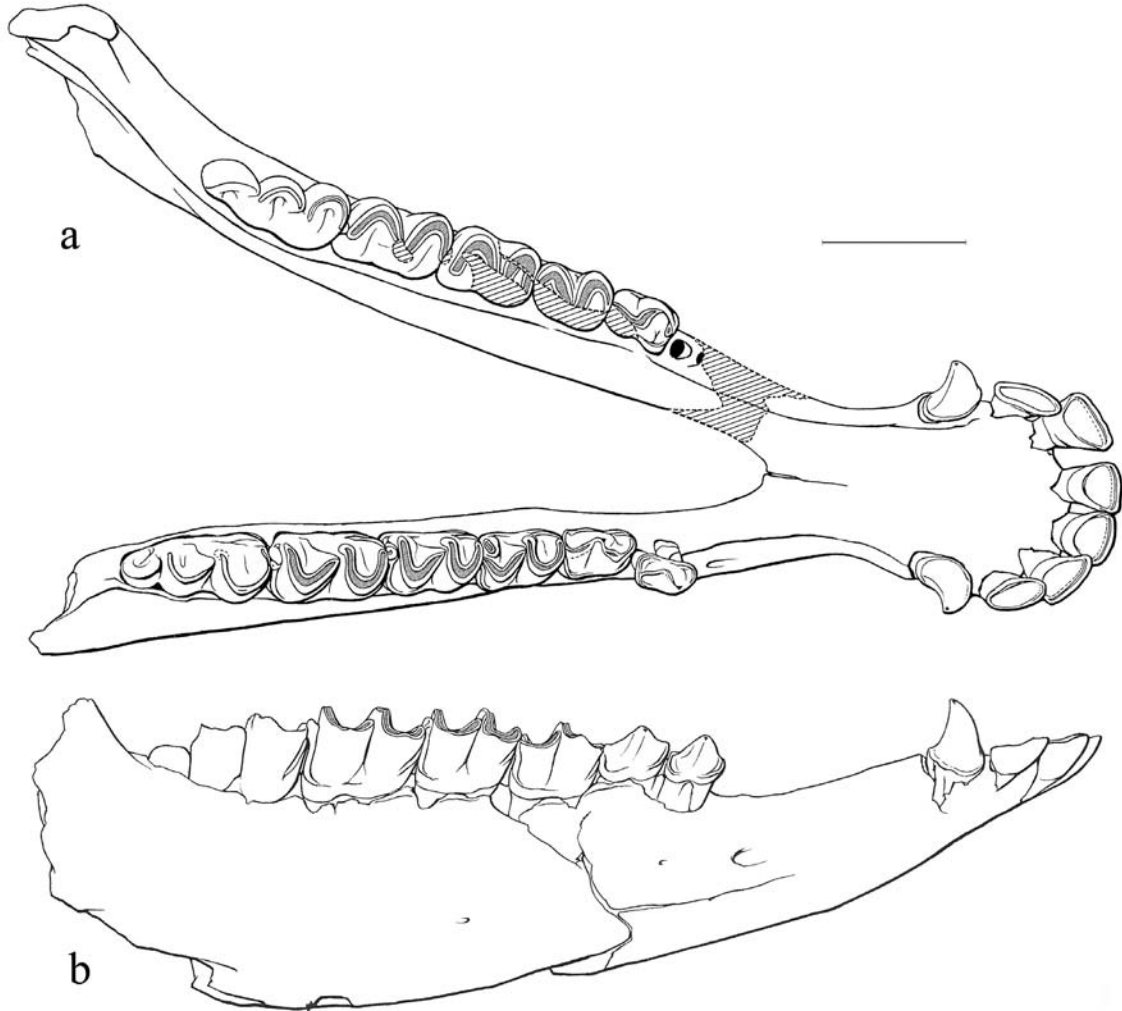


Fig. 32.— Exemple de dentition mandibulaire chez *Plagiolophus*. (Échelle : 2 cm).

Mandibule de *P. annectens* F1-334 (repris de Remy 1967, fig. 10), **a** : vue occlusale; **b** : vue labiale droite

Le cingulum lingual est habituellement très réduit, indiqué seulement à l'ouverture des vallées internes, parfois même totalement inexistant. D'après Cuesta, il serait plus continu chez *P. mazateronensis*. Le cingulum labial est mieux marqué, relativement haut mais très fin et irrégulier, souvent interrompu sur les convexités des cuspides. Il se relève à l'arrière pour former un hypoconulide déporté lingualemment, très élargi en direction occlusale mais moins haut que l'entoconide. Sur M/3 l'hypoconulide constitue un 3ème lobe plus bas et moins convexe que les précédents, et qui se referme lingualemment par une crête basse rejoignant la base de l'entoconide.

A partir de ce schéma général, le progrès évolutif est marqué, à côté des tendances communes à la dentition des *Plagiolophus* (augmentation de l'hypsodontie,

épaississement du cément coronaire) par un accroissement de la lophodontie : les conides sont moins bien individualisés sur les dents intactes et les lophides moins indentés chez les formes les plus récentes; comme au maxillaire, la dernière molaire tend à s'allonger (fig. 33). Par contre, je suis sceptique quant à l'éventuelle augmentation dans le temps de la convexité de l'hypoconulide de M/3 qu'on mentionne parfois.

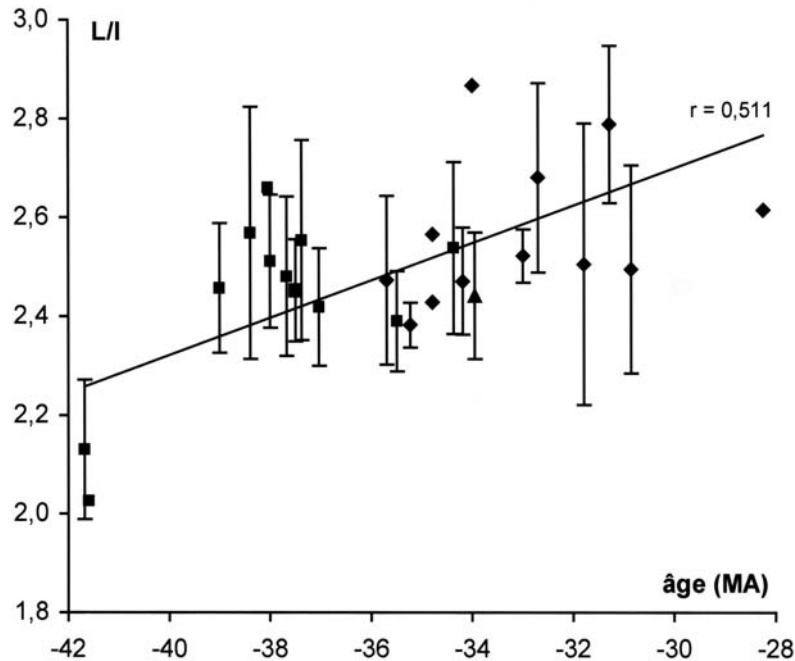


Fig. 33.— Evolution de l'allongement relatif (L/l_{max}) des M/3 chez *Plagiolophus*.

Données isolées ou moyennes \pm 1s. (Voir légende fig. 19).

La pente correspond à un taux d'évolution de 0,015 darwin.

Dans les cas où deux taxons coexistent dans un même gisement, leurs données ont été légèrement décalées pour éviter les superpositions.

Prémolaires inférieures (fig. 32)

La structure de P/4 approche celle des molaires avec deux lobes crescentiformes. Cependant, le talonide est plus court que le trigonide, plus "pincé" contre la dent voisine, et un peu plus bas, sauf chez les formes les plus modernisées, et la présence d'un entoconide est inconstante. Le cingulum labial est généralement plus net que sur les molaires et le cingulum lingual parfois continu.

P/3 possède également un trigonide en croissant, mais le protolophide est court et le métaconide parfois abaissé (au moins sur les dents intactes). Du protoconide se détache une crête postéro-externe plus ou moins marquée, parfois aiguë ou formant même un pilier accessoire; les variations individuelles sont importantes et apparemment sans portée systématique. Le talonide est large et court, très simplifié, limité à une crête légèrement convexe labialement et qui rejoint le cingulum postérieur; l'hypoconide est souvent indistinct et l'entoconide très généralement absent.

P/2 présente une structure similaire, mais encore simplifiée. P/1 est une petite dent

unicuspide et monoradiculée.

Parallèlement à la dentition maxillaire, l'évolution du secteur prémolaire inférieur consiste essentiellement dans l'accroissement de la fréquence d'apparition d'un entoconide sur la P/4 (plus rarement sur la P/3), et par une régression des prémolaires antérieures : disparition précoce de P/1 et réduction de taille de P/2 et P/3, mais avec peu de modifications structurales.

Secteur incisivo-canin (fig. 32)

Les *canines* ont une section ovale, mais avec une face labiale nettement plus convexe que la face linguale. Leur largeur relative est variable, à l'intérieur d'une même population, notamment à cause d'un important dimorphisme sexuel (et il me paraît impossible d'attribuer à ce caractère une quelconque valeur systématique). La base de la couronne est en général soulignée par un cingulum circulaire extrêmement fin; deux fines carènes antérieure et postérieure sont visibles sur les dents neuves, mais l'usure dent contre dent (attrition) fait rapidement disparaître l'antérieure du haut et la postérieure du bas. Les canines supérieures possèdent une forte racine, dont la section dépasse souvent celle de la couronne, un peu à la manière d'une canine de carnivore; elle sont divergentes, orientées un peu en avant et à l'extérieur. Les canines inférieures sont plus redressées et leur couronne quasiment verticale, mais leur implantation reste en général divergente; Hooker (1986) signale cependant un plus grand parallélisme entre les racines des canines chez *P. curtisi*.

Les *incisives* ne sont pas connues chez toutes les espèces; néanmoins le matériel disponible pour *P. annectens*, *fraasi*, *minor*, *ministri*, *huerzeleri* et *javali* donne une bonne notion de cette région de la dentition chez les *Plagiolophus*. Ces dents, aussi bien les supérieures que les inférieures, présentent la forme en palette habituelle chez les Equoidea. Elles ont toutes un bord libre de même longueur, mais se différencient morphologiquement. Les incisives centrales, I1/ et I/1 ont une face labiale allongée verticalement, de même hauteur que celle des *Palaeotherium*, plus courte que chez *Leptolophus*; cette face est quasiment symétrique, légèrement convexe, peu rétrécie au collet et pratiquement dépourvue de cingulum. La face linguale, toujours plus courte, est concave, cernée par un cingulum qui remonte sur les faces proximales jusqu'au niveau du bord libre. La racine a une section ovoïde à grand axe antéro-postérieur. Convexe sur les dents intactes, le bord incisif, fin sinon coupant, prend sous l'effet de l'abrasion l'aspect d'une surface plane horizontale. Les I/1, assez proclives, se projettent dans le prolongement du bord inférieur de la mandibule; une certaine angulation entre racine et couronne permet aux I1/ d'avoir une implantation moins horizontale que ne l'imposerait la faible hauteur du prémaxillaire.

Tout en ayant une racine dont la section ovoïdale est parallèle à celle des centrales et des canines, les incisives latérales ont une couronne moins symétrique. Les I2/ et I/2 ont un bord libre un peu oblique par rapport au grand axe de la dent, des faces proximales un peu plus concaves que les I1 et un angle distal arrondi. Les I3 sont les plus différenciées, quoique aussi allongées au niveau du bord libre que les autres incisives. I/3 possède une couronne étroite au collet et basse et tend à se subdiviser en deux lobes à proximité du bord libre; celui-ci est oblique; l'abrasion se fait d'abord sur l'angle mésial. I3/ présente elle aussi une hauteur moindre que ses voisines; son bord

libre est très oblique et l'angle distal fortement arrondi et en retrait; je n'ai pas observé de tendance à une subdivision du bord incisif comme pour son homologue mandibulaire, mais l'abrasion débute également par l'angle antérieur.

Ce schéma structural de la série incisive paraît assez stable. Des variations spécifiques existent peut-être, gradient de hauteur des diverses incisives, largeur dans le sens labio-lingual (*P. minor*) etc... mais les observations ne sont pas assez nombreuses pour en tirer des critères systématiques et je n'ai pas décelé non plus une quelconque tendance évolutive.

Dentition lactéale (fig. 34)

Comme pour la plupart des mammifères, la dentition lactéale de *Plagiolophus* est beaucoup moins bien documentée que la dentition permanente. Elle n'a été traitée et/ou figurée de manière un peu systématique que chez quelques espèces, essentiellement *P. annectens*, *cartieri*, *fraasi*, *huerzeleri* et *minor* (Gervais 1859, Stehlin 1904b, Depéret 1917, Remy 1967, 1988, Checa 1994, Casanovas *et al.* 1998...); la description la plus minutieuse reste celle de Butler (1952a) pour *P. annectens*, *minor* et "*fraasi*".

Malgré l'insuffisance du registre fossile, les observations permettent de constater, ici comme pour la dentition permanente, qu'il existe des caractéristiques communes, une grande homogénéité structurale dans la dentition lactéale de toutes les espèces où elle est connue, et, semble-t-il, seulement une faible dérive dans le temps (Butler 1952a : 781), ce qui permet, ici aussi, d'en donner une description synthétique.

Les molaires de lait se distinguent en premier lieu par leur hauteur de couronne un peu plus faible que celle des permanentes, une plus grande inclinaison des versants externes des cuspidés, une moindre épaisseur de l'émail et un développement plus important des cingulum notamment internes, qui ont toutefois tendance à s'estomper au cours du temps.

Au maxillaire, la D4/ est tout à fait molariforme; les principales différences par rapport à la M1/ résident dans la taille légèrement plus faible et dans le relief plutôt plus accentué de l'ectolophe. D3/ présente également un schéma molariforme, mais elle est plus petite et trapézoïdale avec une paroi linguale plus courte que la paroi labiale, par suite d'un certain retrait de l'angle antéro-interne, notamment chez *P. cartieri*. La D2/ présente une forme très caractérisée. La paroi labiale de l'ectolophe, qui comporte une seule cuspide, est fortement concave à cause de la proéminence du para- et du métastyle. Le protolophe est complet, mais la zone postérieure de la dent est quelque peu variable dans une même population : depuis un hypocône bas et sans métaconule jusqu'à un métalophe complet. Cependant une évolution de la forme de la D2/ semble intervenir dans le temps : de triangulaire avec un angle antéro-interne fortement en retrait chez *P. cartieri* ou *P. sp.* de Château-Thierry (Stehlin 1904b : fig. 19), elle tend à devenir rectangulaire, allongée transversalement, chez les formes récentes (*P. huerzeleri*). Quand les deux dents peuvent être comparées, la D1/ apparaît un peu plus allongée et son schéma un peu plus complexe que la P1/; elle possède 2 racines labiales et affecte l'aspect d'une P2/ du type triangulaire; mais elle se distingue d'une prémolaire par la présence de styles beaucoup plus développés et par la forte concavité de l'ectolophe.

Comme son homologue du maxillaire, la D/4 mandibulaire est pleinement molariforme. En-dehors des caractères propres à la dentition de lait, ce qui la distingue d'une M/1 tient surtout dans le dédoublement plus accentué du métaconide et des lophides. La D/3 a globalement la même structure, mais son trigonide est plus étroit et on note la présence constante d'un petit paraconide individualisé sur le versant lingual de la crête antérieure du protoconide (Butler 1952a : fig. 7 Pl). Le trigonide de D/2 est bâti selon le même schéma, mais il est habituellement plus étroit et le croissant plus ouvert. Le talonide est court et le plus souvent non crescentiforme; il n'y a qu'une crête

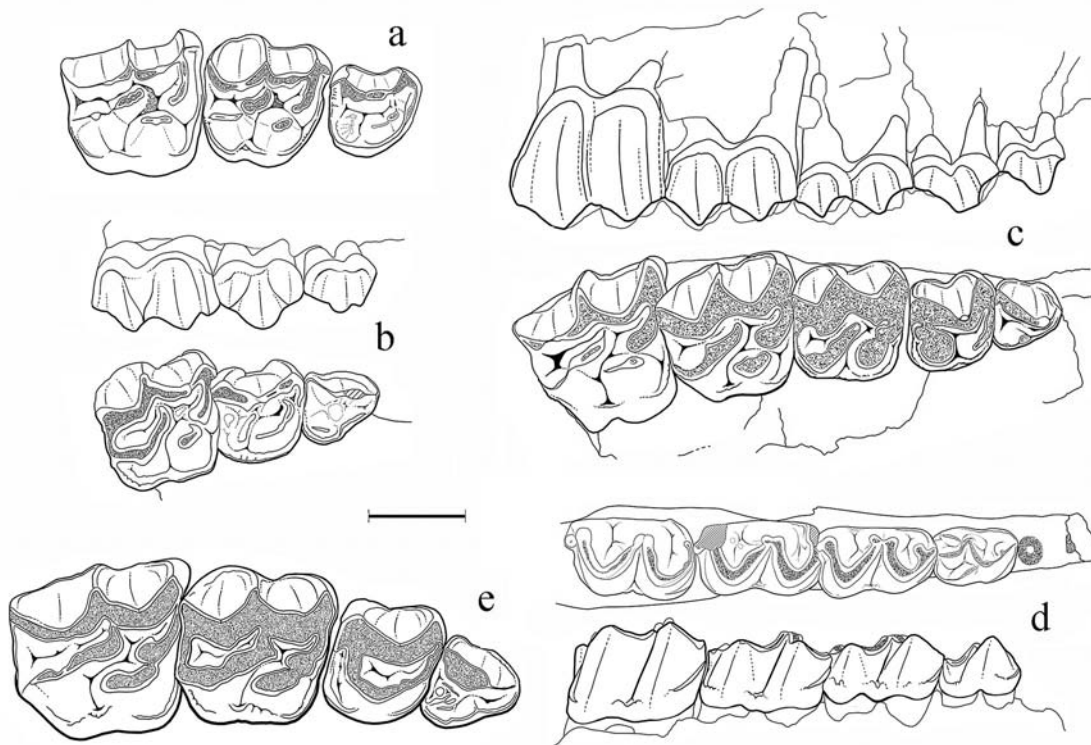


Fig. 34.— Quelques spécimens illustrant la dentition lactéale chez *Plagiolophus* (Échelle : 1 cm).

a-d : *P. annectens*. **a** : RbN-5-18 (coll. Gayte) (Robiac), D2/-D4/ gauches (inversées); **b** : FMO F1-143 (Fons 1), D1/-D3/ droites; **c** : FMO ACQ-sans n (pars) (Quercy), D1/-D4/-M1/ gauches (inversées); **d** : FMO UM-5295 (Euzet), (racines D/1)-D/2-D/4-M/1 droites.

e : *P. "fraasi"*. NMB QP-318 (d'après Stehlin 1904b, fig. 15) (Quercy), D1/-D4/ droites.

oblique unissant le métastylide à l'hypoconide, qui est bas, et situé à proximité du cingulum postérieur. Comme pour D2/, il semble qu'on puisse observer une certaine évolution de cette dent : chez les formes tardives le trigonide serait plus large et le talonide plus allongé et un peu crescentiforme. D'autre part, une perle d'émail annonce parfois un entoconide. Enfin, une crête est plus ou moins développée sur la paroi externe du protoconide; elle peut prendre l'aspect d'un véritable conulide dont la pointe se détache du protoconide. Le matériel n'est cependant pas très abondant et la validité de ces tendances évolutives reste à confirmer. C'est encore plus vrai pour la D/1 qu'on ne trouve que rarement en place. D'après les rares observations que j'ai pu faire, c'est une

petite dent biradiculée, pourvue d'une cuspside principale prolongée par 2 crêtes légèrement arquées en croissant, mais sans paraconide ni métaconide. La crête postéro-externe du protoconide est présente mais moins proéminente que sur D/2. Le talonide enfin, est réduit à une crête longitudinale basse.

La ressemblance notée entre D1/ et P2/ est transposable à toute la série lactéale. Si l'on reprend la terminologie créée par Butler (1952b) pour qualifier les degrés de ressemblance entre prémolaires et molaires de lait, on peut dire que le genre *Plagiolophus* présente des prémolaires hétéroclines (heteroclinous) c'est à dire que chaque P ressemble plus à la D de rang antérieur qu'à la D de même rang; les prémolaires sont également hyposphyriques, ce qui signifie que leur schéma structural est plus simple que celui des dents de lait correspondantes.

Histologie dentaire

Email

La microstructure de l'émail de *Plagiolophus* a d'abord été observée au microscope optique en lumière polarisée à partir de lames minces de dents de *P. annectens*, *minor* et "*fraasi*" (Remy 1976, pl. 8). Plus récemment Pfretzschner (1993, 1994) a inséré dans ses recherches en microscopie électronique à balayage (MEB) sur l'émail des mammifères, la description succincte de celui d'un *Plagiolophus* indet. Pour le présent travail enfin, des sections de molaires de *P. annectens* ont été réalisées dans les plans vertical et horizontal et observées au MEB. Je renvoie aux travaux de Preiswerk (1895a, b), de Boyde (1969) et de Pfretzschner (1993, 1994) pour la nomenclature des microstructures de l'émail.

Au contact de la limite amélo-dentinaire (EDJ in Pfretzschner op. cit.), une étroite zone d'émail non structuré est observée en lumière polarisée sur les coupes d'émail de *Plagiolophus* (Remy 1976 : zone I); on constate effectivement au MEB que sur 40 à 60 μm d'épaisseur les bandes de Schreger (HSB) ne sont pas clairement individualisées. Cette zone est constituée de prismes de section losangique ou ovoïdale, parallèles entre eux, orientés très obliquement en direction occlusale, selon un angle de 60° environ par rapport à la perpendiculaire à l'EDJ. Ils sont alignés aléatoirement en rangées plus ou moins obliques dans le plan horizontal, séparées par de minces feuillettes de matière interprismatique (IPM). Les cristallites de l'IPM, orientés cervicalement vers l'extérieur font un angle voisin de 90° avec les cristallites des prismes (pl. 17-6).

Des canalicules, apparemment en continuité avec les canalicules dentinaires, sont observés fréquemment dans cette zone, le plus souvent jusqu'à une trentaine de μm de l'EDJ, parfois jusqu'à 100 μm et exceptionnellement au-delà du tiers interne de l'émail (Remy 1976, pl. 11-2) ⁽³¹⁾.

A la zone interne correspond dans la partie externe de l'émail une autre couche

³¹ De semblables canalicules, dont la signification fonctionnelle reste obscure, existent probablement chez tous les Palaeothériidés. J'en ai retrouvé en effet chez des Pachynolophinés *Pachynolophus*, *Propalaeotherium*, *Anchilophus* et surtout chez *Lophiotherium* (*L. cervulum* d'Euzet); il pourrait y en avoir aussi chez *Palaeotherium* et *Leptolophus* mais les observations que j'ai pu faire chez ces derniers genres ne sont pas totalement probantes. Dans la mesure où ces canalicules, particulièrement développés chez les Marsupiaux et les Hyracoïdes, sont connus chez divers autres ordres de mammifères et notamment chez des formes anciennes, on peut supposer qu'il s'agit de persistance d'un caractère archaïque.

d'émail peu structuré beaucoup plus épaisse, puisqu'elle peut affecter jusqu'à 50% de l'épaisseur totale (Remy 1976, pl. 8). Les prismes y sont également très inclinés par rapport à l'EDJ, quoique un peu moins que dans la zone I. Comme dans celle-ci, il n'y a pas de rangées de prismes alignées radialement, mais des alignements obliques. La matière interprismatique qui les sépare est en couches minces anastomosées; on constate qu'elle correspond au prolongement cervical de la paroi de certains prismes dont les cristallites deviennent progressivement perpendiculaires à leur grand axe et qui s'insinuent donc entre les prismes voisins (pl. 17-8).

Entre ces deux zones d'émail radial, les bandes d'Hunter Schreger, visibles aussi bien en microscopie optique qu'au MEB, occupent une grande partie de l'émail, avec toutefois d'importantes variations entre 40 et 80% de l'épaisseur totale, en fonction de la localisation dans la dent. Ainsi, les cuspides labiales des dents jugales supérieures ont dans l'ensemble des HSB plus longues que les cuspides linguales, qui sont plutôt moins structurées (Remy 1976 : 56, fig. 30). Sur les coupes verticales, les HSB sont inclinées en direction occlusale, mais sous un angle variable, s'écartant en moyenne de 10 à 40° de la perpendiculaire à l'EDJ (pl.17-1). En observation tangentielle, leur orientation est globalement horizontale, mais avec des ondulations, notamment au niveau des faces labiales des molaires supérieures où elles semblent paralléliser le découpage des faces occlusales, pour autant qu'on puisse en juger à la loupe binoculaire en lumière rasante. Ces ondulations expliqueraient à la fois l'absence d'"épicharagmes" (Preiswerk 1895a, b), qu'on observe au contraire sur les faces d'usure des dents de Cératomorphes (Remy 1976 : 55; Rensberger & Koenigswald 1980; Fortelius 1985), et leur apparence variable sur les coupes horizontales, selon qu'on est plus ou moins proche de l'axe des cuspides.

Le tracé des HSB dans l'épaisseur de l'émail est par ailleurs plus ou moins sinueux. En coupe verticale, leur largeur est très irrégulière (pl. 17-1, 2); elle varie en outre en fonction de la localisation et même d'une dent à l'autre dans une même arcade (Remy 1976, pl. 8 fig. 1). L'écartement entre deux bandes de même orientation oscille ainsi entre 90 et 190 µm avec une moyenne de 130 µm (Remy 1976, tabl. 20). Les HSB concernent des paquets de 5 à plus de 10 prismes d'épaisseur, alignés en arcade perpendiculaires au grand axe des bandes. La transition entre les bandes apparaît très progressive au MEB; elles correspondent à des décussations très ondulantes des prismes, avec des divergences angulaires ne dépassant pas 20 à 45° dans le plan vertical, mais pouvant atteindre 90° dans le plan horizontal (pl. 17-4, 5). Comme dans les zones d'émail radial, les prismes sont séparés par de minces lits de matière interprismatique, dont les cristallites sont à nouveau approximativement perpendiculaires à celles des prismes (pl. 17-7).

Incidemment je ferai mention ici d'une observation curieuse au niveau du paracône d'une molaire. En coupe verticale la paroi linguale de cette cuspide présente une structure tout à fait aberrante dans la zone des HSB, constituée par un enchevêtrement totalement anarchique des prismes, à peine discernables de l'IPM (pl. 17-3). Malgré l'observation de nombreuses coupes en microscopie optique, je n'ai pas retrouvé sur d'autres dents d'indices d'une telle structure. Il s'agit donc probablement d'une anomalie pathologique occasionnelle.

Discussion

Seules trois (ou quatre) espèces de *Plagiolophus* sont concernées par ces recherches sur la microstructure de l'émail. L'étude en microscopie optique n'a pas mis en évidence de caractéristiques susceptibles de les différencier, notamment à cause de la forte variabilité, individuelle, intraspécifique (et peut-être aussi topographique) des structures. Plus généralement, on admet que le schéma structural de l'émail, au niveau de l'agencement des prismes est relativement stable à l'intérieur d'un même genre (Koenigswald & Clemens 1992, Koenigswald *et al.* 1993). On peut donc considérer raisonnablement que les observations dont je fais état ici sont représentatives du genre *Plagiolophus* dans son ensemble.

Ces observations concordent pour l'essentiel avec celles de Pfretzschner (1993); elles y apportant cependant quelques correctifs et compléments. Ainsi, Pfretzschner n'admet pas l'existence d'une zone interne peu différenciée en deçà des HSB dans l'émail de *Plagiolophus* qu'il qualifie de "two-layered" (Pfretzschner 1993). Cette zone apparaît pourtant nettement au microscope optique en lumière polarisée chez tous les Palaeothériidés et chez les équidés brachyodontes, et l'on constate au MEB que la naissance des décussations ne se fait pas au contact de l'EDJ, où les prismes ne sont parfois même pas individualisés, mais seulement à partir de 30 à 60 μm de celle-ci. Cette zone est l'ébauche, probablement encore non fonctionnelle, de la zone interne d'émail radial modifié (MRE) qui acquiert secondairement une grande épaisseur chez les équidés hypsodontes et qu'on retrouve chez le paléothériidé hypsodonte *Leptolophus* (Remy 1976, 1998) où elle représente 12% de l'épaisseur totale de l'émail.

Le type primitif d'émail des Mammifères est qualifié d'émail radial (Koenigswald 1980); c'est un émail constitué de prismes parallèles entre eux et ne présentant pas de décussations. Les prismes y sont éventuellement entourés d'une gaine d'IPM dont l'orientation des cristallites est peu différente de celle des prismes.

L'émail radial modifié de Pfretzschner (1993) s'en distingue par 3 caractères : 1) alignement des prismes en rangées radiales, 2) présence de feuillets épais d'IPM entre les rangs de prismes et 3) orientation des cristallites d'IPM perpendiculaire à l'allongement des prismes. A ce type d'émail sont associés des prismes de section ovale aplatie entre les rangs d'IPM (type 2 de Boyde).

Chez *Plagiolophus*, la zone interne de l'émail ne correspond ni à l'un ni à l'autre de ces types d'émail radial. Le caractère 3) est certes bien établi et il existe des feuillets d'IPM entre les alignements de prismes, mais ils sont peu épais et les rangs de prismes sont alignés obliquement, même si le parcours individuel des prismes est normalement plus ou moins radial. On a donc affaire à un type d'émail radial qu'on pourrait qualifier d'émail radial intermédiaire (ERI). Les prismes alignés dans la zone interne et dans les HSB rappellent aussi les prismes de type 2 de Boyde, mais leurs sections ne sont pas régulièrement ovales à cause de leur obliquité.

La zone externe de l'émail de *Plagiolophus* peut être considérée également comme appartenant à un type d'émail radial intermédiaire, mais les prismes sont alignés perpendiculairement à leur aplatissement et ils sont intriqués avec l'IPM. A l'exception probablement d'*Hyracotherium*, l'émail externe des équidés brachyodontes correspond plus à un type d'émail radial intermédiaire qu'à un émail radial primitif.

Quant aux HSB, on a noté combien elles sont mal délimitées chez *Plagiolophus*. Les transitions entre les bandes adjacentes, qualifiées depuis Preiswerk (1895a, b) de parazonies ou de diazonies selon le plan d'observation, sont particulièrement progressives. Fortelius (1985 : 16) note que c'est une configuration communément rencontrée en association avec le type 2 de prismes.

Le passage progressif entre les zones implique un trajet complexe des prismes. Koenigswald (1980) défend la notion de parcours en zigzag. Cependant son argumentation est basée sur le schéma théorique d'HSB horizontales nettement délimitées, avec passage des prismes d'une bande à l'autre dans un seul plan oblique, sans changement de direction verticale, mais avec seulement des divergences alternées vers la gauche et vers la droite. En fait ici, comme dans tous les cas où les HSB présentent des limites floues, même si les prismes sont constamment orientés en direction occlusale, leur inclinaison varie constamment dans le plan vertical de telle sorte qu'ils sont tantôt plus obliques, tantôt moins obliques que les HSB. Par suite de cette conjonction de changements verticaux de direction avec les divergences horizontales gauche-droite, on arrive à la conclusion que les décussations correspondent nécessairement à des ondulations complexes des prismes, plus ou moins accentuées selon les endroits, de type torsadé ou hélicoïdal, comme l'ont admis par exemple Lavelle *et al.* (1977 : 268) chez *Daubentonia*. Le modèle de Koenigswald (1980) ne correspond qu'à un cas particulier, limite, où les ondulations des prismes sont d'une part aplaties dans un plan et d'autre part transformées en lignes brisées à cause du passage brusque entre para et diazonies.

Quoiqu'il en soit, la microstructure de l'émail permet de bien différencier les genres *Plagiolophus*, *Palaeotherium* et *Leptolophus* (Remy 1976). Des coupes étudiées au MEB de plusieurs espèces de *Palaeotherium* (inédit) me permettent de préciser les particularités de ce genre. La zone interne y présente de véritables prismes de type 2 en alignements radiaux; seule la finesse des feuilletts d'IPM différencie cet agencement d'un MRE caractérisé. Les HSB sont dans l'ensemble un peu moins inclinés (10 à 20° en direction occlusale), plus longues (60 à 80% de l'émail total), plus régulières, plus fines et mieux délimitées que chez *Plagiolophus*. Chez *Leptolophus* la zone interne présente la même structure que *Palaeotherium*, proche d'un véritable MRE, mais elle est beaucoup plus épaisse mesurant jusqu'à 12% de l'épaisseur totale (Remy 1998, pl. 4 fig. 8); par contre les HSB, très redressées en direction occlusale, sont peu développées; on les discerne à peine sur les coupes verticales, elles sont plus nettes sur les coupes horizontales où elles prennent l'apparence d'anneaux concentriques (Remy 1998, pl. 4, fig. 1 à 4).

Ces trois genres de Palaeothériidés se distinguent donc particulièrement bien et l'émail de *Plagiolophus* avec ses caractéristiques propres dénote finalement un degré de structuration relativement avancé.

Dentine

La spécificité de la microstructure dentinaire des dents de mammifères n'a fait l'objet que de rares publications, contrairement à l'émail. Je n'ai trouvé aucune étude concernant la dentine de *Plagiolophus*. Les observations présentées précédemment ont été limitées, pour des raisons de disponibilité de matériel sur les espèces *P. annectens*,

minor et "*fraasi*" comme pour l'émail. Elles ont été réalisées en microscopie optique à partir de lames minces et de microradiographies (Remy 1972b, 1976).

Le genre *Plagiolophus* semble caractérisé en premier lieu par une faible densité des canalicules dentinaires. Ce paramètre présente une certaine spécificité et semble globalement corrélé avec la taille des dents (Remy 1976); ainsi Hildebolt *et al.* (1986) ont montré que la densité des canalicules permet de différencier statistiquement avec un bon degré de sécurité des genres relativement proches (en l'occurrence homme et babouin). Chez *Plagiolophus* la densité moyenne des canalicules est de l'ordre de 12000 par mm² (Remy 1976, tabl. 31). C'est une valeur proche de celle des *Palaeotherium*, mais nettement plus faible que chez *Leptolophus* ou chez les Pachynolophinae.

Les deux types de ramifications des canalicules mentionnées par Kaye et Herold (1966) et par Boyde et Lester (1967) sont observables sur les lames minces; les ramifications fines de la matrice fibrillaire péricanaliculaire liées à la présence de dentine péricanaliculaire (voir ci-dessous) sont abondantes (Remy 1976, pl. 11-5); mais aussi les grosses ramifications qui anastomosent fréquemment les canalicules entre eux. Incidemment j'ai noté la présence d'anomalies affectant la forme et le trajet des canalicules dentinaires sur une M3/ de *P. annectens* d'Euzet, reflétant une perturbation importante de la dentinogenèse chez cet individu (Remy 1976, pl. 14-2).

Les dimensions maximales des calcosphérites de la dentine intercanaliculaire, probablement corrélées à la vitesse de calcification des dents, présentent également une certaine spécificité (Schmidt & Keil 1971). Ces noyaux de calcification ont chez *Plagiolophus* des dimensions voisines de celles de *Leptolophus* et des Pachynolophinae, nettement plus grandes que chez *Palaeotherium* ou les Equidae (Remy 1976, pl. 13-4).

La microstructure des dents de *Plagiolophus* se caractérise aussi et surtout par un développement important de la dentine péricanaliculaire (DP). Ces manchons hypercalcifiés entourant la lumière des canalicules sont réputés contribuer à améliorer la résistance de la dentine à l'abrasion (Bradford 1967); c'est donc a priori un caractère hautement adaptatif, développé au cours de la phylogenèse par de nombreux groupes de Mammifères et notamment par les Equoidea (Remy 1972b). Sur ce plan, les *Plagiolophus* se distinguent par un taux de DP relativement élevé, avec un indice I_{DP} pouvant atteindre 60 (Remy 1976, tabl. 34; pl. 11-5, 12-9). Ce score est du même ordre de grandeur que celui de *Palaeotherium* et des Equinae, beaucoup plus élevé que celui du primitif *Paraplagiolophus* ou encore de *Leptolophus* et des Pachynolophinae (Remy 1976, 1998). Rappelons à ce propos que les Palaeotheriidae se révèlent précoces sur ce plan par rapport aux Equidae puisque chez le genre oligocène *Miohippus* le taux de DP est encore très faible (Remy 1972b).

Cément

Le cément, tissu ostéoïde qui recouvre la racine des dents et sert de fixation au ligament alvéolo-dentaire, ne présente pas a priori de variations de structure chez les Mammifères (Poole 1967). Ce qu'il est intéressant de noter chez *Plagiolophus*, c'est l'extension progressive du cément au niveau des couronnes des dents.

Développement ontogénique d'une part : lorsqu'il est présent, le ciment coronaire est toujours plus épais sur les dents les plus postérieures et il reste le plus souvent absent des prémolaires. Il s'agit donc d'un processus qui intervient tardivement dans la vie de l'individu ⁽³²⁾.

Développement phylogénique d'autre part : le ciment devient de plus en plus épais au cours du temps. Chez les espèces archaïques, *P. cartieri*, *P. lugdunensis*, *P. casasecaensis*, le ciment ne déborde quasiment pas sur la couronne des dents, de même que chez *P. curtisi* et *P. mamertensis*. Mais chez *P. annectens*, dès le niveau de Robiac, on voit apparaître occasionnellement des dépôts de ciment sur les faces labiales et linguales des molaires, d'autant plus marqués qu'on a affaire à des populations plus tardives (Remy 1967).

A partir du niveau MP 19, les revêtements de ciment se généralisent, aussi bien chez *P. (Paloplotherium)* que dans le sous-genre nominal; ils deviennent de plus en plus épais et envahissent les creux des faces occlusales, jusqu'à les combler totalement, chez la plupart des individus des espèces tardives. On constate donc une très nette évolution de ce caractère dans le temps.

A l'exception de *Leptolophus* (Remy 1998), les autres Palaeothériidés ne montrent pas de dépôts de ciment coronaire aussi importants et chez les Equidés, seules les formes tardives (Equinés) développent à partir du Miocène des revêtements de ciment comparables.

Conclusion sur la dentition de *Plagiolophus*

A côté d'une structure très caractérisée des molaires, typique des Palaeothériinés, le genre *Plagiolophus* présente finalement une morphologie relativement peu modernisée au niveau des prémolaires et de la dentition lactéale, qui ne bénéficient pas d'un développement phylogénétique notable et sous certains aspects peuvent même montrer quelques signes de régression (Hooker 1986) avec notamment une tendance à la réduction de surface de ce secteur antérieur.

Butler (1952a : 790, 810) a montré en outre qu'en dehors de la molarisation incomplète de ces deux séries dentaires, l'ordre d'apparition des cuspides était d'un type archaïque, proche de celui des Condylarthres et très différent des autres Périssodactyles et notamment des Equidae. Le gradient d'apparition des cuspides dans la dentition, d'arrière en avant, consiste essentiellement dans le développement du protocône et du trigonide avant celui du métacône, de l'hypocône et du talonide. Les autres Palaeotheriidae ont d'abord suivi le même schéma, mais au cours de la phylogenèse, ils ont rejoint la chronologie de développement des autres Périssodactyles.

La dentition de *Plagiolophus* ne doit cependant pas être qualifiée d'archaïque. Le conservatisme du secteur déciduel et prémolaire résulte, me semble-t-il, d'une stratégie fonctionnelle particulière voisine de celle de

³² De même on observe fréquemment chez l'homme des dépôts de ciment coronaire sur les dents restées tardivement incluses (Kerebel 1964, cité par Remy 1976).

Leptolophus (Remy 1998) quoique moins poussée, caractérisée par un déplacement vers l'arrière du centre d'application des forces masticatoires, qui tend à ne plus donner au secteur prémolaire qu'un rôle de guidance des mouvements de la mandibule (voir p. 209).

En effet, à côté de cela, le développement d'une séléno-lophodontie de plus en plus marquée, l'accroissement de taille des dernières molaires et de l'hypsodontie, la qualité microstructurale de l'émail et de la dentine, le développement de ciment coronaire sont les paramètres d'une modernisation de la dentition d'un type particulier, différente de celle des autres genres de Palaeothériidés, différente aussi des orientations prises par les Equidés qui n'atteindront pas, semble-t-il, avant la fin de l'Oligocène un système dentaire aussi évolué. Cette qualité de la dentition de *Plagiolophus* n'est probablement pas été étrangère à la pérennité de ce genre après la disparition des autres Palaeotheriidae, bien au-delà de la Grande Coupure de Stehlin, jusqu'à la base de l'Oligocène supérieur (Remy 1995).

OSTEOLOGIE CRÂNIENNE

Caractères osseux communs aux divers *Plagiolophus*

On rappellera d'abord que pour certaines espèces, la documentation est très parcellaire. On ne sait rien dans ce domaine, ou très peu de choses concernant *P. lugdunensis*, *P. casasecaensis*, *P. mamertensis* et *P. mazateronensis*. Les espèces *cartieri*, *cartailhaci*, *curtisi* et *major* ne sont connues que très fragmentairement. Des fragments crâniens porteurs d'information anatomique relatives à *P. fraasi* ou à *P. javali* se trouvent peut-être encore dans des anciennes collections des Phosphorites du Quercy, mais en l'absence de critères diagnostiques et de données biostratigraphiques, il est le plus souvent aléatoire de les attribuer à l'une ou l'autre de ces espèces.

Par ailleurs, l'impact de la variabilité individuelle est difficile à évaluer et une différenciation sexuelle peut intervenir (voir p. 160). Avec ces réserves et en attendant de futures descriptions, documentées par de plus larges populations, comme celles de Villebramar ou de Soumailles, j'ai essayé de dégager les principaux caractères qui semblent représentatifs du genre *Plagiolophus*. La liste de caractères énumérés ci-dessous constituent cependant une généralisation à partir des observations réalisées essentiellement sur les 4 ou 5 espèces les mieux documentées. Il faut rappeler en premier lieu que les variations de taille du crâne (fig. 35) permettent d'estimer l'éventail de poids de ces animaux entre 10 kg environ et plus de 150 kg (voir p. 47).

1. Le crâne d'abord relativement haut et trapu, comme chez les autres Palaeotheriinae, tend à devenir plus allongé et bas chez les formes tardives.

2. En vue dorso-ventrale, il est quelque peu triangulaire et sa largeur maximale se situe à l'aplomb ou un peu en avant des articulations mandibulaires, avec des fosses temporales très amples. Il est moins aminci à l'avant que chez *Leptolophus*.

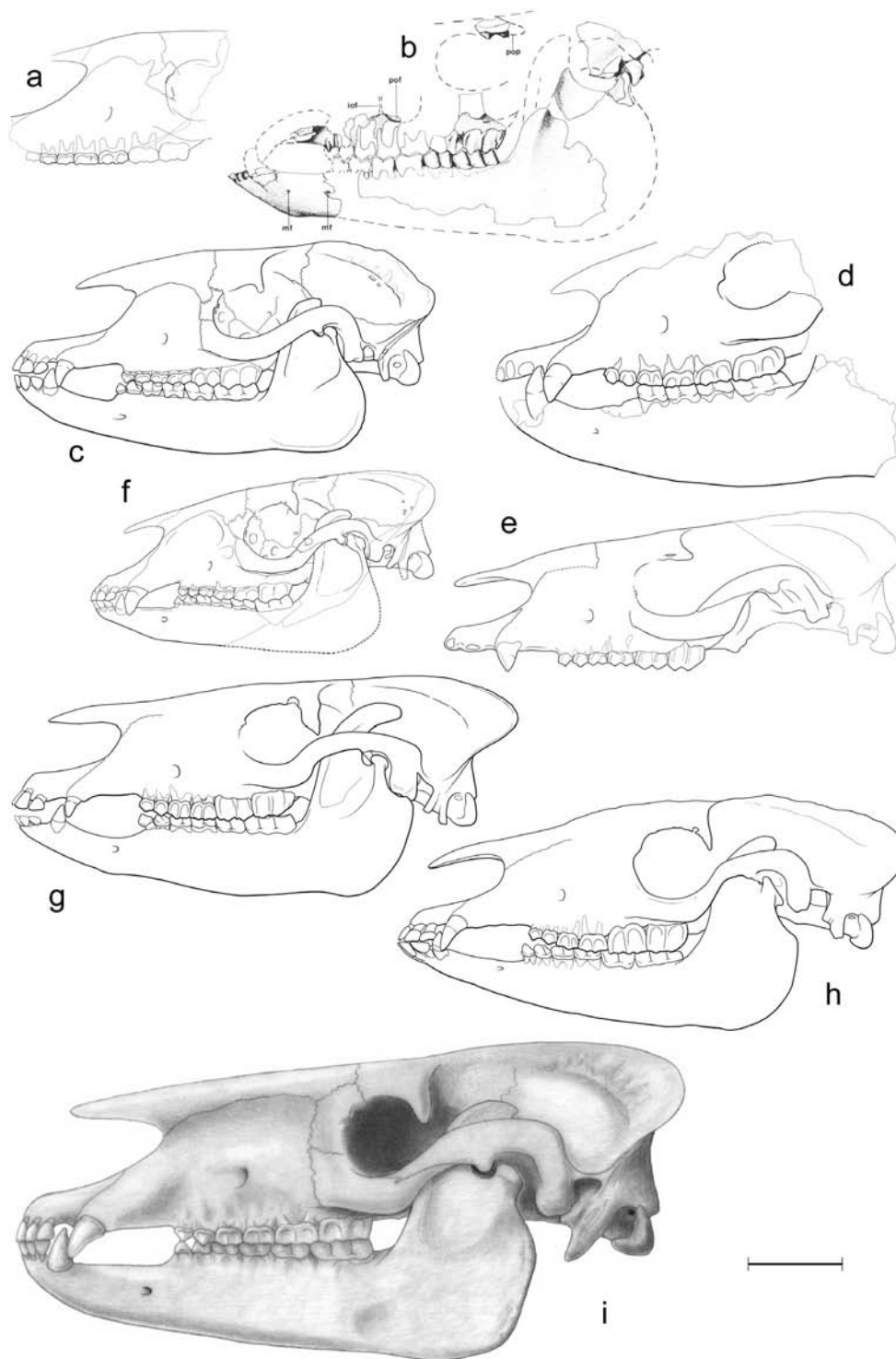


Fig. 35.— Silhouettes des têtes de *Plagiolophus* ramenées à la même échelle.

a, *Plagiolophus cartailhaci*; **b**, *P. curtisi* (Hooker 1986, fig. 51A); **c**, *P. annectens*; **d**, *P. major*; **e**, *P. oweni*; **f**, *P. minor*; **g**, *P. ringadei*; **h**, *P. ministri*; **i**, *P. huerzeleri*. La plus grande espèce, *P. javali*, connue seulement par sa mandibule n'est pas représentée. Échelle = 5 cm.

3. La face est plus développée que chez *Palaeotherium*, en dépit de l'importance de la zone faciale post-orbitaire chez ce dernier genre (Remy 1992). Elle s'allonge au cours du temps et en fonction de la taille (voir fig. 15, 35).

4. L'orbite est axée en conséquence un peu en arrière de la mi-longueur du crâne, à peu près comme chez *Mesohippus*, nettement plus en arrière que chez *Palaeotherium*, mais jamais aussi caudalement que chez *Leptolophus*.

5. Le museau est plutôt étroit, mais son extrémité est élargie au niveau des canines, spécialement chez le mâle, avec un fort rétrécissement post-canin, à la différence de ce qu'on observe chez *Palaeotherium*.

6. L'ouverture nasale est relativement haute, plus haute que chez *Propalaeotherium*, avec un contour supérieur moins abaissé vers l'avant.

7. L'extrémité libre des nasaux est un peu spatulée en vue dorsale et elle s'avance jusque au-dessus de la canine ou plus en avant et même jusqu'à l'aplomb du prosthion chez *P. oweni* et *P. ministri*.

8. L'ouverture nasale est plus ou moins échancrée latéralement, avec des variations spécifiques, mais elle est dans l'ensemble moins creusée que chez *Palaeotherium*. Cette échancrure devient moins profonde dans le temps, ce qui constitue une tendance évolutive inverse de celle de *Palaeotherium*.

9. Le corps du prémaxillaire forme un bourrelet allongé, pour l'implantation des incisives, et de faible hauteur. La symphyse médiane est courte et traversée par un canal incisif.

10. L'apophyse latérale du prémaxillaire est courte, terminée en pointe sur le rebord de la fenêtre nasale, et elle ne rejoint pas le nasal.

11. Le maxillaire participe au rebord de cette échancrure nasale, plus ou moins largement, selon les espèces.

12. Les arcades incisives sont, dans la plupart des cas, régulièrement arrondies en demi-cercle, avec un petit diastème pré-canin à la mâchoire supérieure (voir p. 40).

13. Les diastèmes post-canins sont relativement allongés (Franzen 1972b), toujours plus que chez *Palaeotherium*, mais avec une forte variabilité (intra- et interspécifique) allant de 19 à 56% de la longueur des rangées dentaires au maxillaire; le sous-genre nominal se distingue de *Paloplotherium* par des DPC plus longs dans l'ensemble (Brunet & Jehenne) (voir plus loin).

14. On observe une large fenestration antérieure de la voûte du palais, impaire et médiane, contrairement aux Equidés qui possèdent comme la plupart des mammifères deux fentes palatines séparées par une apophyse palatine du prémaxillaire. Cette ouverture unique, dont la signification fonctionnelle est inconnue, affecte chez *Plagiolophus* une forme rectangulaire, le plus souvent différente de celle des *Palaeotherium*.

15. La position de l'orbite par rapport à la rangée dentaire offre quelques variations spécifiques et ontogéniques; son bord antérieur se projette du paracône de M1/ au mésostyle de M3/ (voir plus loin).

16. Le foramen infra-orbitaire est situé en moyenne chez l'adulte au-dessus de la

P4/, avec des variations du bord antérieur au bord postérieur de cette dent. Il tend à être positionné très légèrement plus en arrière dans le sous-genre nominal que chez *Paloplotherium*. Après la mise en place des prémolaires, il subit un recul de l'ordre d'une longueur de dent au cours de l'ontogenèse.

17. Le canal infra-orbitaire est généralement long, plus long que chez *Palaeotherium*, moins que chez *Propalaeotherium*; *Plagiolophus oweni*, *P. fraasi* et *P. minor* ont cependant un canal relativement court.

18. En avant de l'orbite et au-dessus du foramen infra-orbitaire, la paroi latérale du museau est légèrement concave, mais il n'y a pas de fosses préorbitaires caractérisées, sauf chez *P. fraasi* qui présente au contraire une fosse sous-malaire profonde.

19. Le lacrymal, bien que moins développé que chez les équidés en avant de l'orbite, entre largement en contact avec le nasal, séparant ainsi le maxillaire du frontal. Cette disposition est considérée par Gregory (1920) comme primitive chez les périssodactyles, ce qui est toutefois discutable (Remy 1985 :206).

20. L'orbite est nettement plus grande que chez *Palaeotherium*. Elle correspond dans l'ensemble à la taille de celle des Equidés, tout en présentant une pente d'allométrie plus forte que chez eux (fig. 63, 64) (voir plus loin).

21. L'apophyse post-orbitaire s'allonge dans le temps. La courbure post-orbitaire de l'arcade zygomatique en direction dorsale participe également pour une large part à la fermeture presque complète de l'arrière de l'orbite, réalisée chez les formes tardives, quoiqu'il n'y ait jamais d'apophyse frontale sur le zygoma.

22. L'arcade zygomatique présente une largeur verticale faible à modérée, non rétrécie à l'avant, habituellement peu élargie à l'arrière de l'orbite, sauf chez *P. huerzeleri* et surtout chez *P. ministri*; elle est nettement moins large que chez les *Palaeotherium* ludiens.

23. L'arcade s'écarte d'abord progressivement du massif maxillo-facial et présente à l'arrière de l'orbite une forte courbure non seulement en direction dorsale, mais également en direction latérale, ménageant ainsi une vaste ouverture pour le muscle temporal.

24. L'apophyse zygomatique du squamosal n'atteint habituellement pas le maxillaire, à l'angle externe du plancher orbitaire, à la différence des *Palaeotherium*.

25. Une petite fosse arrondie en portion de sphère à parois minces est creusée dans le lacrymal endo-orbitaire. Retrouvée chez *Hyracotherium leporinum* (Simpson 1952 : 200), chez *Pachynolophus livinierensis* (Savage et al. 1965 : 46), chez *Palaeotherium lautricense* (Remy 1992 : 174 et fig. 24a) et chez *Leptolophus nouleti* (Remy 1998 : 71), cette fosse pourrait être homologue de la fosse pour l'insertion du muscle petit oblique de l'œil connue à cet emplacement chez le cheval (fossa m. obliqui inferioris [Barone 1966]).

26. L'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire est enfouie profondément dans l'orbite, contrairement à *Palaeotherium*.

27. Le palatin, allongé horizontalement à la base de la paroi interne de l'orbite, est

pourvu d'une expansion antérieure arrondie, qui atteint le lacrymal, et au niveau de laquelle s'ouvre le canal sphéno-palatin; il se prolonge ventralement à l'arrière par une étroite bande verticale séparant maxillaire et sphénoïde sur la paroi latérale de la gouttière pharyngienne (Russell 1964 : 265).

28. Orbito- et alisphénoïde sont bien développés dorsalement.

29. Un large contact alisphénoïde - pariétal sépare le frontal du squamosal.

30. Comme chez les autres Palaeothériidés, le foramen optique est nettement séparé des foramens du fond de la fosse orbito-temporale (trou déchiré antérieur, trou grand-rond et canal de l'alisphénoïde) cachés en vue latérale par l'apophyse ptérygoïdienne de l'alisphénoïde. Il débouche plus en avant que chez les équidés mais à un degré moindre que chez les Cératomorphes ⁽³³⁾.

31. Le foramen optique est relativement grand (4-6 mm chez *annectens*), nettement plus grand que chez *Palaeotherium*.

32. Chez *P. annectens* et *P. minor*, les foramens optiques perforent le crâne de part en part, et conduisent à un canal optique unique. Chez *P. cartieri* et les espèces oligocènes, une cloison plus ou moins épaisse les sépare et il y a 2 canaux optiques individualisés sur au moins une partie de leur trajet.

33. La poutre osseuse basale de l'arrière crâne est aplatie, sauf chez *P. ministri* et *P. huerzeleri*; cependant, même chez ceux-ci, il n'y a pas d'anastomose transverse entre les 2 canaux alisphénoïdes homologues, contrairement à *Palaeotherium*.

34. L'articulation squamoso-mandibulaire est oblique latéralement en avant et surtout vers le haut; le condyle du squamosal est cylindrique et très allongé, généralement bien en relief en vue latérale.

35. L'apophyse post-glénoïde est relativement massive comme chez *Palaeotherium*, plus épaisse antéro-postérieurement que chez *Propalaeotherium*; ses parois antérieure et postérieure sont relativement planes et parallèles, avec une surface d'appui pour le condyle mandibulaire assez bien alignée frontalement.

36. Il existe 1 ou 2 foramens à l'angle postéro-interne de la base de l'apophyse post-glénoïde.

37. Le toit du méat auditif externe présente à la base de l'apophyse post-glénoïde une concavité qui affecte la forme d'un recessus peu profond chez *P. annectens*, hémisphérique chez *P. minor* et qui se transforme chez *P. ringadei* et *P. ministri* en un vaste sinus épitympanique excavant toute l'apophyse. Cette structure offre la particularité de se situer latéralement par rapport à l'emplacement supposé de l'anneau tympanique; elle appartient donc à l'oreille externe.

38. Le processus jugulaire est dédoublé : l'apophyse post-tympanique est bien développée avec une extrémité libre dirigée vers l'avant, tandis que l'apophyse paroccipitale est généralement orientée caudalement (sauf chez *P. huerzeleri*).

39. Les *Plagiolophus* sont généralement mastoïdiens, mais l'exposition d'une

³³ Contrairement à l'affirmation de Russell (1964, p. 265, fig. 58), qui toutefois ne précise pas sur quel spécimen de "*Palaeotherium*" il s'appuie.

étroite lame de la pars mastoidea à l'extérieur du crâne entre squamosal et occipital semble se réduire dans le temps. Elle atteint l'échancrure antérieure du processus jugulaire entre les apophyses post-tympanique et paroccipitale chez *P. annectens*, quoique moins largement que chez *Propalaeotherium*; chez *P. minor* elle n'atteint plus cette échancrure et *P. ringadei* semble être devenu amastoïdien.

40. Le méat auditif externe n'est pas canalisé ventralement sauf chez *P. huerzeleri*.

41. Comme chez les autres Palaeothériidés, il n'y a pas de foramen ovale distinct, mais un large hiatus pétro-sphénoïdal, dont les échancrures ovale et carotidienne ne sont que peu différenciées.

42. La pars petrosa du périotique est largement en contact avec le basioccipital, orientée obliquement, peu enfoncée, et on ne voit pas trace de gouttière carotidienne.

43. On n'a pas observé jusqu'ici d'annexe tympanique ossifiée. La conservation d'un tympano-hyal, fin et recourbé chez *P. minor*, est en faveur de l'absence d'un tympanique complètement ossifié.

44. A en juger essentiellement d'après *P. minor*, le pétreux présente un promontoire dépourvu d'empreinte vasculaire; il contient une cochlée relativement vaste dont l'enroulement ne dépasse pas deux tours. L'aqueduc de Fallope est canalisé latéralement dans son trajet antéro-postérieur (2ème portion), sans conduit complètement ossifié. L'empreinte floclaire est peu profonde.

45. D'après *P. minor*, le moulage endocrânien dénote un coefficient d'encéphalisation relativement élevé; le rhinocéphale présente une structuration plutôt modernisée; la fissuration du neocortex est déjà complexe avec un lobe frontal bien développé, aussi large que chez *Merychippus*.

46. La crête sagittale est puissante et les crêtes nuchales très proéminentes au-dessus de l'arrière-crâne, surtout chez les mâles.

47. Le rétrécissement post-orbitaire maximal est situé à peine en arrière des apophyses du même nom, loin de la suture fronto-pariétale, comme chez les autres Palaeothériidés, mais contrairement à *Palaeotherium*.

48. La branche horizontale de la mandibule présente une robustesse variable selon l'espèce et le sexe, avec un bord ventral plus ou moins convexe et redressé à l'avant.

49. L'ouverture du canal mentonnier, située sous la limite P/2-P/3 chez *P. annectens*, s'avance en avant de P/2 chez *P. major* et *P. minor*, et jusqu'au tiers postérieur du DPC chez les espèces oligocènes.

50. La branche montante est relativement haute, approximativement comme chez *Palaeotherium*; mais elle reste assez large au niveau articulaire, avec un bord postérieur habituellement très oblique vers l'arrière en direction ventrale.

51. Le condyle est étroit et allongé transversalement, incliné vers l'intérieur, vers le bas et en arrière et son bord supérieur est très convexe; il est peu dégagé du corps de la mandibule, l'échancrure sigmoïde étant le plus souvent très peu profonde.

52. L'apophyse coronoïde est large comme chez *Palaeotherium*, parfois encore plus haute, et recourbée vers l'arrière jusqu'à surplomber le condyle, avec de fortes

insertions pour le muscle temporal.

53. La fosse zygomatoc-mandibulaire est bien marquée. La région angulaire, largement arrondie, n'est pas très développée ventralement; elle est plus ample chez les mâles.

ANATOMIE CRANIO-DENTAIRE DANS SON ENSEMBLE

Le dimorphisme sexuel chez *Plagiolophus*

Par analogie avec les mammifères actuels, on peut se fonder sur la taille des canines pour détecter le dimorphisme sexuel d'espèces fossiles. Brunet et Jehenne ont ainsi constaté un important dimorphisme des canines chez *Plagiolophus ministri*. On le retrouve aisément chez les autres espèces; chez *P. annectens*, par exemple, le produit L x l des canines présente un fort coefficient de variabilité (29 au maxillaire, 23 à la mandibule) (tabl. 36A), une variabilité beaucoup plus forte que celle des autres dents (tabl. 15 et 16). qui fait entrevoir une bimodalité de la distribution de ce paramètre et permet de distinguer, avec une bonne sécurité, le sexe sur les spécimens pourvus de leurs canines.

Sur cette base, l'extrême richesse du gisement de Villebramar a permis à Brunet et Jehenne de faire d'intéressantes observations sur les autres caractères sexuels différentiels du crâne chez *Plagiolophus ministri*. Les crêtes sagittale et frontales sont plus fortes chez les mâles, la barre maxillaire et la symphyse mandibulaire plus larges. En outre, la puissance de la crête sagittale reportée plus en avant le point de jonction avec les crêtes frontales et l'angle entre ces dernières est significativement plus aigu que chez les femelles (Brunet, communication orale). Il semble également que l'apophyse angulaire de la mandibule soit plus ample et la largeur relative du crâne plus grande chez les mâles, à cause d'un plus fort développement des muscles masticateurs. Cette différenciation sexuelle est probablement habituelle chez les Palaeothériidés, mais le matériel crânien manque le plus souvent pour la mettre en évidence.

Par contre, d'autres caractères paraissent moins nettement influencés sexuellement. Le sexe n'aurait pas d'incidence, d'après Brunet et Jehenne, sur la morphologie de l'échancrure nasale ni sur la longueur des diastèmes post-canins⁽³⁴⁾. Il ne semble pas, non plus, que la forme des arcades dentaires présente une quelconque différenciation. Quant à la longueur basale du crâne, qu'on peut considérer comme représentative de la stature générale, elle n'est que faiblement concernée. Les crânes mâles de *P. ministri* 1974-96 et 1974-345 ne dépassent que de 4,6 et 1,7% respectivement la femelle 1973-273 pour ce qui est de la longueur LBCT. A Euzet, il n'y a que 3,8% d'écart entre le mâle 4999 et la femelle 5617 (tabl. 38).

³⁴ Sur ce dernier point, il me semble cependant que la longueur du DPC maxillaire est dans l'ensemble légèrement plus court chez les mâles, comme on l'a déjà noté plus haut, en raison de l'emprise plus grande des canines.

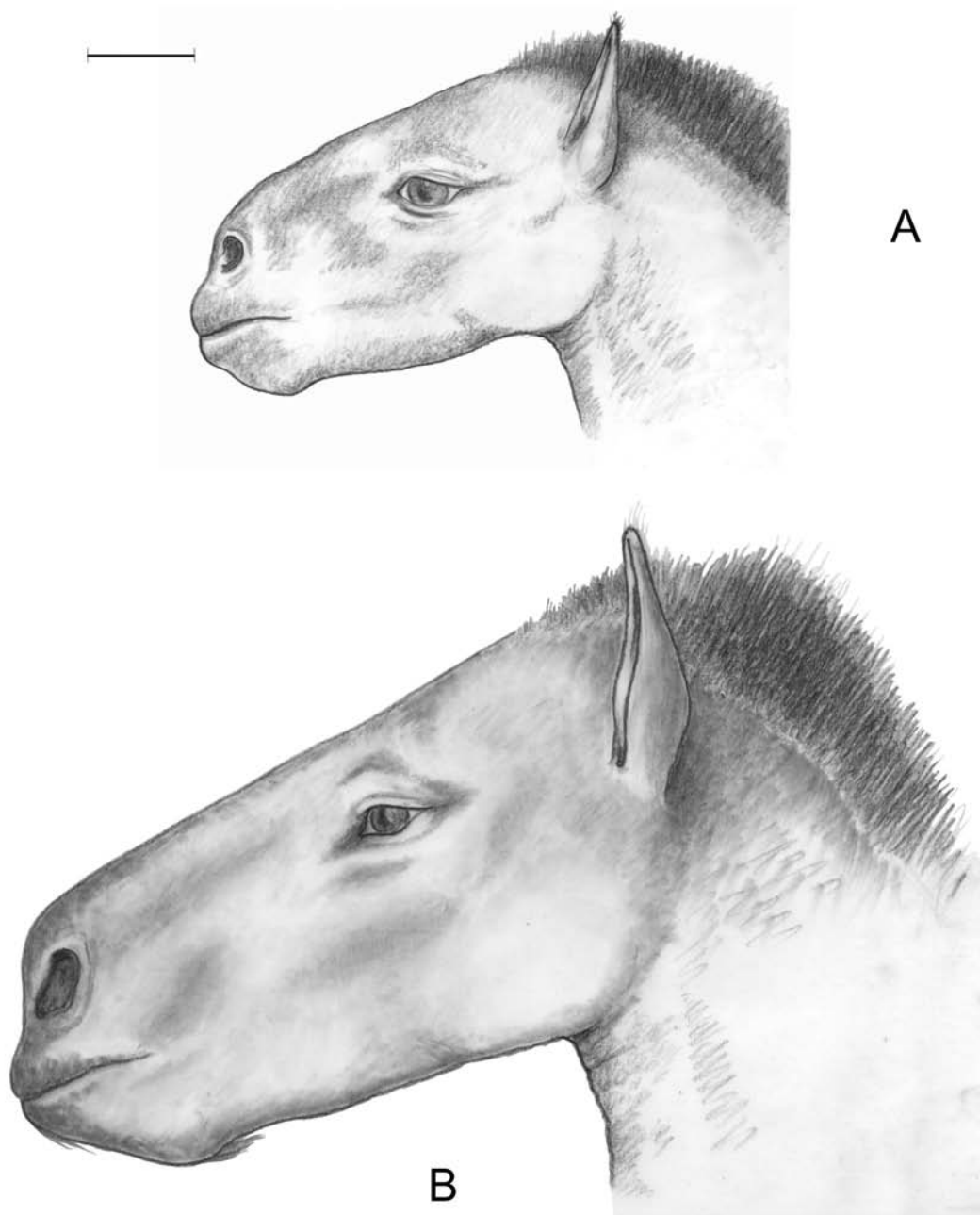


Fig. 36.— Esquisses d'un possible faciès des têtes de *Plagiolophus annectens* (A) et de *P. huerzeleri* (B) en état de vie. (Échelle 5 cm).

Esquisses réalisées en s'inspirant de la morphologie des équidés actuels. Comparativement à ceux-ci, on note en particulier chez *annectens* la brièveté de la région anté-orbitaire, l'insertion basse de l'orbite et de l'oreille et la surélévation du crâne liées aux répartitions différentes des masses musculaires, avec une prédominance relative du temporal sur le masséter. La face s'est nettement allongée chez *huerzeleri*, donnant à cet animal un faciès plus équin.

Par comparaison, le dimorphisme sexuel des canines exprimé en valeur unidimensionnelle ⁽³⁵⁾, se traduit par un rapport mâles / femelles de 1,36 au maxillaire à 1,27 à la mandibule (tabl. 36B). Ce rapport est donc beaucoup plus élevé que celui relatif à la longueur du crâne.

On peut se demander par ailleurs si les dimensions des dents jugales ne seraient pas influencées elles aussi par le sexe, bien que les coefficients de variabilité des paramètres dentaires soient dans l'ensemble relativement faibles et suggèrent a priori une bonne homogénéité des diverses populations. Pour tenter de mettre en évidence un éventuel dimorphisme, j'ai étudié la distribution de fréquence de la surface masticatoire des dents jugales supérieures et inférieures chez *P. annectens* de Fons 1 et d'Euzet et chez *P. minor* de la Débruge. Les résultats ne sont pas probants mais semblent plutôt négatifs. On note bien un certain dimorphisme de l'histogramme des molaires supérieures de *P. minor* (fig. 16), mais cela ne se retrouve ni sur la dentition inférieure, ni chez *P. annectens* de Fons 1 ou d'Euzet. Il ne s'agit donc probablement que d'un artefact d'échantillonnage.

Par contre, les modalités d'abrasion des dents jugales présentent de curieuses variations qui pourraient être liées au sexe.

Influence possible du sexe sur le gradient d'abrasion des molaires

Sur les séries de molaires fonctionnelles de *Plagiolophus*, on remarque des différences importantes dans le gradient d'abrasion entre M1 et M3 : les deux dents ont parfois presque la même hauteur, tandis que dans d'autres cas, la M1 est déjà très abrasée alors que la M3 est encore intacte. J'ai pensé que ces différences correspondaient à une activité masticatoire plus ou moins puissante, et pouvaient donc être liées éventuellement au sexe.

Pour tester cette hypothèse, il est nécessaire de disposer de séries dentaires accompagnées des canines, contrainte qui réduit malheureusement le nombre de spécimens utilisables. Les maxillaires et les mandibules disponibles, provenant de divers gisements (tab.32bis), ont été séparées en deux groupes selon la taille relative des canines. La différence relative de hauteur entre M1 et M3 (rapportée à la longueur M1-M3) est représentée sur le graphique (fig. 37) en fonction du degré d'abrasion de M3. On constate que les nuages de points présentent une pente très différente selon qu'il s'agit de mâles ou de femelles (quoique le trop faible échantillon ne permette pas de tester la valeur significative de cet écart). En conséquence, les spécimens juvéniles (usure de M3 nulle ou faible) présentent une différenciation sexuelle nette, qui disparaît progressivement avec l'âge.

Le dimorphisme ainsi mis en évidence permettrait donc en principe de déterminer le sexe d'une rangée dentaire dépourvue de canine, avec une assez bonne sécurité, pourvu qu'on ait affaire à un individu relativement jeune. L'uniformisation des spécimens âgés résulte probablement du déplacement vers les dernières molaires de l'activité masticatoire, qui tend chez les mâles à amoindrir le gradient en question. On en reste cependant au niveau de l'hypothèse à défaut d'un plus large échantillonnage.

³⁵ Surface des canines rapportée à la surface des M1.

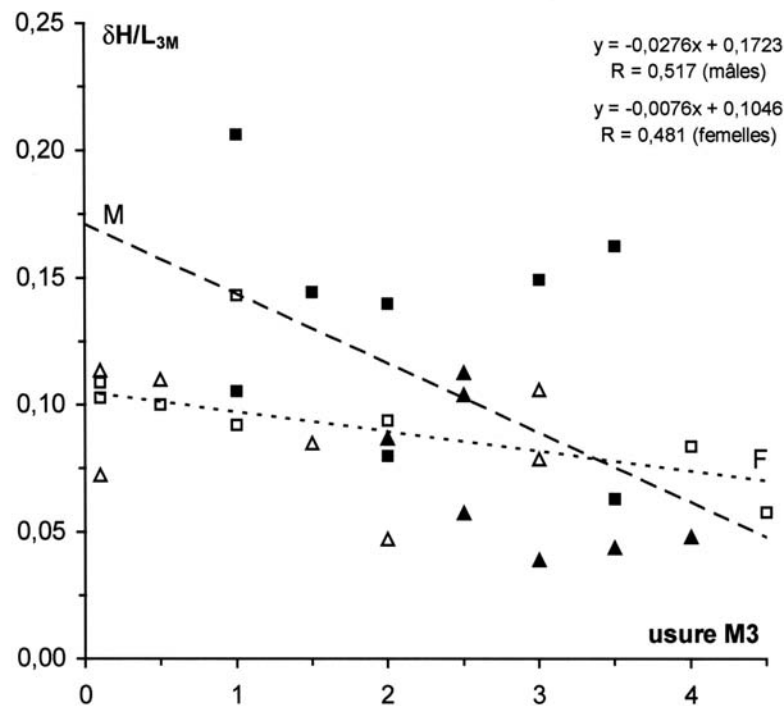


Fig. 37.— Evolution ontogénique du gradient d'abrasion entre les M1 et les M3 selon le sexe chez *Plagiolophus*.

Données individuelles collectées chez *P. annectens*, *P. minor*, *P. oweni*, *P. ringeadei* et *P. ministri* (tabl. 37).

Le gradient d'abrasion est rendu adimensionnel par son rapport à la longueur M1-M3 (δ_H/L_{3M}).

Mâles: figurés pleins; femelles: figurés ouverts.

■ □: molaires supérieures; ▲ Δ: molaires inférieures.

Discussion

A cause du petit nombre d'observations possibles, différentes espèces de *Plagiolophus* ont été traitées ensemble, ce qui élimine a priori toute possibilité de déceler d'éventuelles spécificités. Si l'on postule néanmoins que ces observations caractérisent le genre pris dans son ensemble, on est amené à conclure que le dimorphisme sexuel chez *Plagiolophus* se traduit d'abord par une différenciation dans la taille des canines et par des caractéristiques essentiellement en relations avec la puissance relative de la musculature masticatrice, qu'elle se manifeste dans la morphologie crânienne ou dans les modalités de l'abrasion dentaire.

Par contre la longueur du crâne (et probablement par voie de conséquence la stature générale du corps) ne paraît que faiblement influencée. Cette donnée est conforme à ce que j'avais déjà observé chez *Palaeotherium muehlbergi thaleri* (Remy 1985 : 198).

Ces résultats sont également à comparer à ceux que Gingerich (1981) a obtenus avec une petite population d'"*Hyracotherium*" *tapirinum* (*Systemodon tapirinum*) du Wasatch terminal. Gingerich fait état chez cette espèce d'un dimorphisme mâles / femelles de 1,40 pour les canines et de 1,15 pour la taille du corps.

Le dimorphisme sexuel apparaît donc nettement plus faible chez les

Plagiolophus, tant au niveau des canines que de la stature. Cependant, comme chez "*H.*" *tapirinum*, le dimorphisme des canines dépasse fortement le dimorphisme statural. Par comparaison avec les travaux de Leutenegger et Kelly (1977) chez des primates, Gingerich (op. cit.) en déduit que cet écart impliquerait un rôle prépondérant joué par la compétition intra-sexuelle chez les mâles de "*H.*" *tapirinum* dans le dimorphisme des canines. Il pourrait en avoir été de même chez les *Plagiolophus*, quoique à un plus faible degré.

Par contre, Gingerich a montré que le dimorphisme sexuel ne se manifestait pas seulement au niveau des canines chez "*H.*" *tapirinum*, mais concernait toute la dentition, bien que de manière moins significative pour les dents jugales. Il a observé également une différence de forme des arcades dentaires conditionnée à son avis par la différence de puissance du système masticatoire. On n'observe apparemment rien de semblable chez *Plagiolophus*.

Il serait néanmoins souhaitable de chercher à étayer ces diverses conclusions, fondées sur des données trop peu nombreuses et d'origine trop disparate, par une analyse quantitative approfondie du dimorphisme sexuel de la riche population de *P. ministri* de Villebramar.

Schéma global de l'évolution dentaire et crânienne du genre *Plagiolophus*

Finalement, si l'on considère globalement le genre *Plagiolophus*, on peut synthétiser comme suit les dérives morphologiques de la dentition et du crâne au cours du temps.

1. Accroissement de la hauteur des couronnes des dents et développement d'une hypsodontie modérée.
2. Réduction du nombre des prémolaires (perte des P1 et parfois même des P2 chez certains individus).
3. Réduction concomitante du secteur prémolaire, comparativement aux molaires (baisse du PMI et réduction de surface de P2 et à un moindre degré de P3).
4. Simplification de l'ectolophe des P2/ et P3/.
5. Au contraire et concurremment, développement d'un mésostyle sur P4/ et éventuellement sur P3/.
6. Progrès dans la molarisation de la partie interne des P/ avec tendance au développement d'un hypocône.
7. Apparition d'un entoconide sur P/4 et éventuellement sur P/3.
8. Développement d'un talonide crescentiforme sur P/3.
9. Allongement des cuspidés internes et des conules des molaires supérieures.
10. Obliquité de plus en plus accentuée des lophes transverses de ces dents aboutissant à un resserrement important des faces occlusales dans le plan frontal.
11. Accroissement de la lophodontie des molaires inférieures.

12. Allongement des dernières molaires supérieures et inférieures.
13. Apparition et développement de revêtements de ciment coronaire, aboutissant chez les espèces tardives au comblement des vallées intercuspidiennes.
14. Allongement des DPC.
15. Allongement de la région faciale préorbitaire.
16. Réduction de la profondeur de l'échancrure nasale.
17. Réduction de la longueur du canal infra-orbitaire.
18. Allongement des apophyses frontales.
19. Disparition de la mastoïde exocrânienne.
20. Développement d'un sinus épitympanique aux dépens de l'apophyse post-glénoïde.

Les modifications de la morphologie crânienne se retrouvent bien sur les schémas déformés (fig. 15) et les esquisses de l'aspect possible de la tête à l'état de vie (fig. 36) proposés pour des espèces bien différenciées, *P. annectens*, *oweni* et *ministri* d'une part, *annectens* et *huerzeleri* d'autre part.

NOTE BIBLIOGRAPHIQUE SUR LE SQUELETTE POST-CRANIEN

Cuvier figure sur la pl. 115 des "ossements fossiles" (1836), sous le nom de *Palaeotherium minus*, un squelette sub-complet en connexion anatomique qui est malheureusement introuvable aujourd'hui. On constate qu'il s'agissait du squelette d'une femelle gravide, privé en particulier de la tête (seule subsistait la branche verticale de la mandibule) et des autopodes. Comme pour une grande partie du matériel récolté dans le Gypse à cette époque, à défaut d'un traitement de consolidation adéquat, les os apparaissent écaillés et leur morphologie assez peu exploitable.

L'assimilation du squelette à la même espèce que le matériel dentaire de *Plagiolophus minor* du Gypse parisien ne paraît pas soulever de difficulté; elle est corroborée par la présence d'au moins deux molaires supérieures caractéristiques sur le squelette; compte tenu de la faible densité des fossiles dans les couches de gypse, il apparaît hautement probable qu'elles aient appartenu à cet individu. Par ailleurs, l'aspect de ce qui reste de la mandibule correspond bien à un *Plagiolophus* avec sa branche montante assez large, le condyle surplombé par une forte apophyse coronoïde et les valeurs comparées de MMM et MMT (59 et 24) se positionnent à peine au-dessus de l'axe principal des *Plagiolophus* de la fig. 62 ($w = 1,09$).

Blainville (1839-1864, genre *Palaeotherium* pl. 6) figure, à côté de ce spécimen, des éléments, également assez dégradés, d'un autre squelette provenant du gypse de Monthyon, que je n'ai pas, non plus, retrouvés en collection. Du membre antérieur subsistaient, apparemment dégagés en vue latérale, l'humérus, le radius et l'ulna incomplets, les os du carpe et les extrémités proximales de deux métacarpiens (Mc III et IV). De l'arrière du corps, l'ensemble des vertèbres caudales, le coxal et le fémur (brisé dans sa partie distale). Les dimensions de ces éléments de squelette, leur morphologie,

ainsi que les dents qui les accompagnaient (non figurées) permettaient de l'attribuer au même taxon et Blainville (op. cit. : 71) les intègre dans sa définition du type de l'espèce.

La série-type du Gypse parisien comprend en outre quelques autres ossements post-crâniens de *P. minor* : une extrémité distale de fémur, GY-778 (Cuvier 1836, pl. 109-10; Blainville, g. *Palaeotherium*, pl. 6); deux tibias GY-530 et -601 (Cuvier 1836 pl. 110-2 à -4, 108-12 et 109-2); des tarse et métatarse, GY-706; 2 métapodes latéraux et 3 phalanges, GY-603; enfin divers éléments de la patte arrière, GY-531 à -539 (Cuvier 1836, pl. 99). Quelques spécimens figurés n'ont toutefois pas été retrouvés (Cuvier 1836, pl. 101-7, 105-27 à -29, 107-6, ainsi que 142-11bis "*Pal. minimum*").

Par ailleurs Depéret (1917 : 50, 52) décrit succinctement l'astragale, le calcanéum et les métapodes (postérieur et antérieur) de *P. annectens* d'Euzet, qu'il compare à leurs homologues chez *P. minor* de la Débruge et qu'il illustre photographiquement (pl. 11).

Stehlin (1938 : 282 et fig. 13, 14) décrit et figure les autopodes de *P. fraasi* et de *P. minor* de Frohnstetten, comparativement à *Palaeotherium medium suevicum* du même gisement.

Casanovas et Santafé (1981) et Casanovas *et al.* (1993) comparent les os des membres chez *Plagiolophus annectens* et *Anchilophus dumasi* de Roc de Santa.

Enfin, j'ai moi-même décrit l'astragale, le calcanéum et le Mt III de *P. minor* de Ste-Croix de Brignon (Grès de Célas) (Remy 1985 : 218, Pl. 11, fig. 3-4), puis l'astragale et le calcanéum de *P. javali* du Garouillas (Remy 1995 : 152, fig. 1-2, pl. 1), et ceux de *P. huerzeleri* de Murs, comparés à *P. ministri* de Villebramar (Remy 2000 : 495, fig. 6, 7 (3-4)).

On notera que les éléments de squelette post-crâniens de périssodactyles trouvés dans les gisements à Palaeothériidés sont parfois difficiles à déterminer même au niveau générique en raison de la coexistence fréquente dans un même site de formes de taille voisine (voir par exemple Remy 1967, fig. 20). Leur détermination nécessiterait dans de tels cas une étude comparative détaillée qui n'a été que rarement entreprise. Par voie de conséquence, le matériel post-crâniens attribué de manière indubitable au genre *Plagiolophus* s'en trouve réduit plus qu'il ne le devrait.

Des divers spécimens fossiles énumérés ci-dessus se dégagent des caractères que l'on peut considérer comme propres au genre *Plagiolophus* et quelques variations spécifiques.

En ce qui concerne *P. minor*, le dos semble avoir été très convexe d'après les planches de Cuvier et de Blainville, son sommet est situé au niveau des dernières vertèbres thoraciques et les apophyses épineuses des vertèbres lombaires sont nettement orientées vers l'avant; cette morphologie du dos se rapproche plus de celle d'un *Propalaeotherium* que de la reconstitution proposée par Franzen pour *Palaeotherium* (1995).

Par contre les vertèbres cervicales sont presque aussi allongées que chez ce dernier genre (environ 80% de la série thoracique; Franzen 1989 indique 65%). Quant à la queue, d'après Blainville (op. cit. : 74) "après les cinq ou six premières vertèbres (caudales), qui sont pourvues d'apophyses épineuses assez élevées, (elle) devient

ensuite grêle, fort pointue et fort courte, malgré le nombre peut-être assez grand de vertèbres qui la terminent".

En ce qui concerne l'ossature des membres et de leurs ceintures, la scapula paraît peu inclinée ventralement vers l'avant par rapport à l'alignement probable des vertèbres thoraciques; elle présente un col qui n'est pas très étroit, mais elle est relativement élargie à l'arrière, avec un bord supérieur apparemment tronqué; l'humérus semble avoir été nettement plus court que le radius (H/R: # 0,83); l'ulna est complète et appliquée contre le radius; le coxal présente une crête iliaque fortement concave (contrairement aux *Palaeotherium* chez qui elle est toujours convexe [Franzen 1995]) avec un tuber coxae proéminent; le fémur possède un grand trochanter qui s'élève nettement au-dessus du niveau du condyle, contrairement à l'affirmation de Franzen (1989). D'après le tibia figuré à côté des squelettes (et qui reproduit, semble-t-il, celui de la pl. 110 de Cuvier), on peut estimer l'indice tibio-fémoral (Osborn 1929) entre 95 et 100.

Il ne reste que 2 métacarpiens sur le squelette de Monthyon, et l'on voit seulement que le Mc IV est très décalé en arrière du Mc III; d'autre part les 2 pieds arrières représentés en vue antérieure sur la planche 99 de Cuvier ont des métatarsiens extrêmement resserrés et allongés; le Mt III, dont l'index LBI vaut environ 100, cache presque entièrement les latéraux (pl. 99-8) et ceux-ci sont étroitement accolés (pl. 99-7).

Cette disposition correspond à celle que Stehlin (1938) a observé à partir du matériel de Frohnstetten où il est amené à distinguer deux types d'autopodes chez les *Plagiolophus*. *P. minor* y représente un premier type d'autopodes très sveltes, avec des LBI élevés; sur les figures 15 et 16 de son travail, leur valeur est d'environ 81,0 pour Mc III et 83,5 pour Mt III.

Ses astragales hauts et étroits laissent supposer que *P. ministri* possédait ce même type d'autopodes, tandis que *P. huerzeleri* devait être un peu moins svelte, avec des astragales moins hauts et un LBI de 76,6 pour le Mt III (Remy 2000).

Le deuxième type de Frohnstetten concerne *P. fraasi* qui possède des pattes plus courtes et robustes (index LBI : Mc III : 61,4; Mt III : 60,4) avec des métapodes latéraux bien visibles de face et un astragale au col peu dégagé. *P. javali*, avec ses astragales d'aspect trapu et lourd (Remy 1995) doit sans aucun doute être rapporté à ce groupe robuste.

Stehlin y associe également *P. annectens*, bien que les indices LBI des spécimens figurés sur la planche de Depéret soient un peu plus élevés (Mc III : 71,4; Mt III : 62,0).

D'après les études comparatives réalisées par Casanovas et Santafé (1981) et Casanovas *et al.* (1993), *P. annectens* possède par ailleurs des articulations huméro-cubitale, radio-carpienne et fémoro-tibiale plutôt moins rigides que chez *Anchilophus* et donc a priori, moins adaptées à la course. Astragale et calcaneum présentent également une morphologie intermédiaire entre *Palaeotherium* et *Anchilophus*.

En résumé, sans reprendre tous les détails des observations qui ont été faites sur les autopodes des *Plagiolophus*, on retiendra que dans l'ensemble, à l'exception des formes les plus lourdes, l'astragale est plus élancé que chez la plupart des espèces de *Palaeotherium*, les lèvres de la poulie sont plus obliques, leur relief plus accentué et plus symétrique avec une gorge profonde; la face distale est moins large antéro-postérieurement, la facette cuboïdienne moins étendue en direction médiane. Le

calcanéum présente un sustentaculum tali moins large et moins massif et une tubérosité plus élancée. Les métapodes médians sont également plus sveltes dans l'ensemble que chez *Palaeotherium* et les latéraux moins développés. Cet ensemble de particularités correspond à des pattes moins larges et moins étalées avec un moindre appui sur les doigts latéraux. Toutefois les Mt III sont plus courts que les Mc III, comme chez *Palaeotherium*, quoiqu'à un plus faible degré.

Mais on a vu qu'il y avait aussi d'assez larges variations dans la plus ou moins grande légèreté du système locomoteur chez les diverses espèces de *Plagiolophus*. Bien que l'on ne dispose actuellement que de données assez fragmentaires et pour trop peu d'espèces, il semble que ces variations pourraient être conditionnées, au moins en partie, et comme chez *Palaeotherium*, par des différences de taille des animaux, les plus lourds possédant nécessairement un appareil locomoteur plus robuste, et peut-être aussi par des conditions environnementales différentes (voir plus loin).

Quoi qu'il en soit, en ce qui concerne les formes les plus légères et tout particulièrement *P. minor*, ces observations sur les autopodes, mais aussi la configuration de la scapula, du coxal et du fémur, ainsi que l'indice tibio-fémoral dénotent une morphologie et des proportions des membres, ainsi qu'une musculature locomotrice beaucoup mieux adaptées à des déplacements rapides que chez *Palaeotherium* et même des aptitudes nettement cursoriales. C'est d'ailleurs la qualification de cursorial que Osborn (1929 : 741) attribue à *Plagiolophus minor*. Les caractères observés chez cette espèce *minor* sont en tout cas nettement opposés à ceux que Franzen (1989, 1995) considère comme typiques des Palaeotheriidae s.s. par opposition aux Equidae.

PHYLOGENESE DU GENRE *PLAGIOLOPHUS*

L'APPARTENANCE DU GENRE *PLAGIOLOPHUS* A LA FAMILLE DES PALAEOTHERIIDAE

Le genre *Plagiolophus* est intégré ici, comme cela a été dit précédemment, dans la sous-famille des Palaeotheriinae, au sein d'une famille des Palaeotheriidae s. l. (Remy 1976). Si le concept d'un regroupement de tous les Equoidea paléogènes européens dans une même famille reste très discutée (Tobien 1960, Savage *et al.* 1965, Radinsky 1969, Franzen 1968, 1989, 1995, Remy 1976, Hooker 1989, 1994, Froehlich 1991, 1999, 2002) ⁽³⁶⁾, il n'en reste pas moins que l'appartenance des genres *Plagiolophus* et *Palaeotherium* à une même famille et sous-famille fait l'objet d'un consensus jusqu'ici quasi général.

On doit cependant aborder cette question car ce rapprochement a été récemment remis en cause par Cuesta (1991, 1994). Cet auteur limite en effet la famille des Palaeotheriidae aux genres *Palaeotherium*, *Pseudopalaeotherium*, *Cantabrotherium* et *Franzenium* qu'il rapproche des Brontotherioidea et des Hyracoidea et il rapporte

³⁶ Palaeotheriidae s.l. (Remy 1976) = Palaeotheriidae s.s. (Franzen 1968, 1989) + "Equidae éocènes européens" (Savage *et al.* 1965). Ce concept ne sera pas rediscuté de manière approfondie ici, mais dans une note ultérieure.

Plagiolophus et les genres affines (*Paraplagiolophus*, *Leptolophus* et *Metaplagiolophus*) à une famille des "Pachynolophidae", en tant que formant une sous-famille des "Plagiolophinae", à côté des "Equidés éocènes européens" de Savage *et al.* (1965).

Cette position systématique me paraît difficilement soutenable. Et, de fait, les cladogrammes proposés par Hooker (1989) et par Froehlich (1999) mettent en étroite relation *Palaeotherium* et *Plagiolophus*. D'un autre côté, parmi les différences relevées entre ces deux genres par Cuesta, plusieurs sont très contestables.

Si le protolophe et le métalophe sont courts et bas, et le paraconule peu distinct chez les *Palaeotherium* de l'Eocène supérieur, il n'en est pas de même à l'Eocène moyen : *P. ruetimeyeri* d'Egerkingen (par exemple NMB Ec-552, Eh-214), ainsi que *P. siderolithicum* de Mormont-Eclépens (MGL 632/1637) ou encore *P. lauricense* de Montespieu (MTO 179), présentent un paraconule et un métaconule bien développés sur leurs molaires supérieures.

La prédominance du protocône sur l'hypocône, qui serait spécifique de *Palaeotherium*, s'observe également de manière nette chez *Plagiolophus lugdunensis* de Lissieu (FSL 2472). La courbure de l'ectolophe des dents jugales supérieures, que Cuesta note chez *Palaeotherium*, devient aussi accentuée chez *Plagiolophus*, quoiqu'un peu plus tardivement.

Pour ce qui est des dents jugales inférieures, le dédoublement du métaconide et la séparation entre protolophide et métalophide ne distinguent pas fondamentalement *Plagiolophus* et *Palaeotherium*. En effet, le métaconide est allongé chez *Palaeotherium eocaenum* d'Egerkingen (NMB Ec-778), ce qui suggère l'existence d'un métastylide; le métalophide ne se fond pas avec le protolophide, il est bien individualisé avec un contour d'émail complet et il s'insère un peu plus bas. De même, chez *P. pomeli* du Castrais (NMB Cst-157), le métalophide est bien distinct du protolophide et inséré plus bas. L'étroite liaison entre protolophide et métalophide chez les *Palaeotherium* ultérieurs est donc acquise secondairement. Chez ces espèces anciennes en outre, l'émail de la paroi linguale des dents jugales inférieures est presque aussi épais que l'émail externe, comme chez *Plagiolophus*, contrairement aux formes plus récentes.

Quant à la structure bilobée des incisives des premiers *Palaeotherium*, elle est également peu probante. On notera d'abord que la morphologie de ces dents est assez mal documentée chez les Equoidea éocènes; en outre, *Anchilophus dumasi* présente également des incisives quelque peu bilobées, comme on peut le constater sur une mandibule de Fons 1 (FMO F1-77).

Finalement, sur tous ces points, les différences qu'on observe chez les *Palaeotherium* et *Plagiolophus* tardifs résultent selon toute vraisemblance de divergences évolutives secondaires.

Par contre ces deux genres et les formes affines présentent plusieurs synapomorphies qui les rapprochent étroitement et justifient leur regroupement dans un même ensemble supragénérique (voir p. 174). Cuesta récuse ces synapomorphies, qui rapprochent *Plagiolophus* des autres Palaeotheriinae, en argumentant qu'elles ne peuvent pas être considérées comme des autapomorphies, étant présentes également

chez les Brontotheriidae.

Mais le rapprochement entre les familles des Palaeotheriidae sensu Cuesta et des Brontotheriidae n'est pas du tout convaincant. En dehors des arguments de paléogéographie, Franzen (1989) note que le plus ancien brontothère, *Lambdaotherium*, présente déjà une morphologie dentaire trop évoluée pour postuler au rôle d'ancêtre valable des paléothères. En outre un certain nombre d'autres caractéristiques éloignent les Brontotherioidea des Equoidea et notamment des Palaeotheriidae : ils possèdent un foramen ovale distinct du trou déchiré moyen; le creusement de l'ouverture nasale est lié chez eux à une forte réduction de la partie antérieure de la face ⁽³⁷⁾; la structure histologique de l'émail est différente : les bandes de Schreger en occupent toute l'épaisseur (Remy 1976) et elles tendent à remonter sur les parois latérales des lophes (Pfretzschner 1994 : 64), ce qui n'est pas le cas chez les paléothères. Les ressemblances que les brontothères partagent avec les Palaeotheriinae, bien que nombreuses, doivent donc être considérées comme des homoplasies.

Finalement il ne subsiste aucune raison valable de dissocier les plagiolophes (*Plagiolophus* et genres affines) des Palaeotheriinae (Palaeotheriidae s.s.).

ORIGINE DU GENRE *PLAGIOLOPHUS*

Le genre *Plagiolophus* apparaît dans des gisements rapprochés du niveau MP 13 et même peut-être MP 12, un peu avant les *Palaeotherium*, dans le nord de la région ouest-européenne, avec l'espèce *cartieri* (Geiseltal uMK? et OHM, la Défense, Jumencourt, Château-Thierry [banc vert], Chamblon, Egerkingen Huppensand). Dans la péninsule ibérique, l'espèce *casasecaensis* pourrait provenir de gisements d'âge voisin (Casaseca, Jambrina : Cuesta 1994). Mais il faut noter qu'aucun *Plagiolophus* n'a été récolté jusqu'ici dans les gisements du Sud-Ouest français rapportés au même niveau (Cuzal, Aumelas, St-Martin de Londres, St-Maximin, Eygalayes), ni semble-t-il, dans certains gisements à macrofaune réputés plus tardifs (Issel, Minervois : La Livinière, Pépieux...).

On peut se demander en premier lieu s'il n'y aurait pas, chez les Palaeotheriinae, des formes susceptibles d'évoquer le stock ancestral d'où sont issus les *Plagiolophus*. Ce sont les genres *Metaplagiolophus* et *Paraplagiolophus* qui présenteraient le plus d'affinités avec eux, les genres *Cantabrotherium*, *Franzenium* et *Mekodontherium* offrant plutôt des ressemblances avec *Palaeotherium*, et *Leptolophus* possédant trop de particularités originales.

Paraplagiolophus codiciensis représente une forme originale de l'Eocène moyen (MP 13 et 14), connue par un crâne incomplet et une mandibule du Calcaire Grossier supérieur de Jumencourt, ainsi que plusieurs pièces plus fragmentaires de Bouxwiller et d'Egerkingen. Ce matériel a d'abord été rapporté au genre *Plagiolophus*, comme cela peut se concevoir d'après l'aspect général du crâne et des dents jugales, avec des prémolaires non molariformes, des molaires supérieures à lophes transverses pourvues

³⁷ Un raccourcissement du museau est noté chez certains *Palaeotherium* de l'Éocène supérieur (Remy 1992 : 178), mais il reste très modéré, ne s'accompagne pas de régression de la région incisive et correspond plutôt à un déplacement de l'orbite vers l'avant sans raccourcissement facial véritable.

de paraconules et de métaconules bien individualisés, et un museau élargi par le relief des canines.

Mais *Paraplagiolophus* présente à côté de cela des caractères qui sortent des normes observées chez les plagiolophes. En premier lieu, et c'est ce qui justifia la définition du nouveau genre aux yeux de Depéret (1917), l'apophyse dorsale du prémaxillaire, quoique plus étroite que chez un quelconque Equidé, arrive au contact du nasal et constitue tout le rebord ventral de l'ouverture nasale. Par ailleurs, le DPC est court (18% de LRDJ au maxillaire et 26% à la mandibule). Le secteur prémolaire est peu réduit : même en ne prenant en compte que P2/ à P4/ (alors que la P1/ existe sur l'arcade), la surface des prémolaires proportionnellement aux molaires est plus grande que chez la plupart des *Plagiolophus* ($S_{P2/-P4/}/S_{M1/-M3/} = 0,482$), et le PMI élevé (59), malgré l'étroitesse et l'allongement transversal de ces dents. Elles présentent par ailleurs une structure primitive; les supérieures sont très bunodontes, dépourvues de mésostyle, avec une partie interne arrondie à large cingulum, comportant un protocône conique relié à l'ectolophe par l'intermédiaire du protolophe et seulement un petit métaconule sur P4/. Les prémolaires inférieures sont dépourvues d'entoconide et élargies, comme chez *Propalaeotherium*, au niveau du proéminent métaconide. Enfin on note l'absence de ciment et une dentine de type archaïque presque sans dentine péricanaliculaire (Remy 1976), à l'inverse des *Plagiolophus* chez qui cette structure est particulièrement développée.

A priori, *Paraplagiolophus* pourrait sembler néanmoins un bon candidat pour représenter le stock ancestral des *Plagiolophus* car ces caractères différentiels peuvent être considérés comme plésiomorphes. Mais, en dehors du fait que ce taxon est incomplètement connu, diverses particularités originales de *Paraplagiolophus* semblent contredire d'éventuelles relations directes entre les deux genres (participation du nasal au rebord orbitaire, absence d'interposition de palatin entre maxillaire et alisphénoïde, configuration de la fenêtre antérieure du palais de type paléothérien). Enfin, la P2/ est particulièrement bunodonte avec un seul cône labial sans trace de dédoublement, alors que P3/ possède deux cônes bien individualisés. Il faut donc considérer avec Depéret (1917 : 60) que *Paraplagiolophus* ne représente pas vraiment le plagiolophe archaïque, mais plutôt un rameau latéral isolé, aberrant, issu du stock ancestral des Palaeothériidés.

Quant à *Metaplagiolophus atoa*, il est décrit du gisement espagnol de San Jaume de Frontanyà 3 dont l'âge de la faune se situerait autour de MP 14-15 (Checa Soler 1997). Ce taxon présente également une apparence globale de plagiolophe, dominée par la réduction des séries prémolaires, le schéma général des molaires, l'allongement des DPC et la configuration de l'arcade zygomatique. Mais il s'en distingue par l'étroitesse de la région nasale qui évoque plutôt *Leptolophus*, par la très faible profondeur de l'échancrure nasale et l'allongement de l'apophyse post-orbitaire comparativement aux *Plagiolophus* contemporains; ainsi que, au niveau des dents, par l'aspect de l'ectolophe des molaires supérieures, dont le mésostyle est apparemment très faible et les champs du paracône et du métacône aplatis et non décalés. En outre ce genre est très imparfaitement représenté (la morphologie des prémolaires est notamment inconnue) de telle sorte que, en dépit de certaines ressemblances, on ne voit pas quelles peuvent avoir été ses relations avec *Plagiolophus*, dont il ne peut guère éclairer l'origine.

On ne trouve donc pas, parmi les autres Palaeotheriinae, de forme vraiment représentative du stock ancestral des *Plagiolophus*. Plus généralement, l'apparition soudaine de tout ce groupe au niveau MP 12 a été interprétée généralement comme le résultat d'une première immigration paléothérienne. La question se pose alors de savoir d'où provenaient les premiers Palaeotheriinae. On a envisagé tour à tour la possibilité d'une origine américaine, asiatique ou africaine, mais jusqu'à présent aucun candidat au rôle d'ancêtre potentiel n'a été découvert sur ces continents.

Du fait de l'endémisme très marqué des faunes éocènes ouest-européennes, on peut donc se demander si *Plagiolophus*, comme les autres Palaeotheriinae, n'aurait finalement pas une origine autochtone. Hooker (1986 : 371) évoque ainsi à nouveau l'hypothèse ancienne d'une dérivation des *Plagiolophus* à partir d'une forme voisine du genre *Propalaeotherium* (comme le suggérait dès l'origine le nom de genre proposé par Gervais).

Un des premiers critères classiquement retenus pour écarter *Propalaeotherium* de l'ascendance des *Plagiolophus*, et plus généralement des Palaeotheriinae, est le degré d'évolution structurale des prémolaires. Il y a chez *Propalaeotherium* deux cuspides labiales bien séparées sur P3/, rapprochées mais distinctes sur P2/ et un hypoconide bas mais bien développé sur P/3. Les Palaeotheriinae sont réputés posséder des prémolaires plus simples.

Toutefois, on a constaté chez les *Plagiolophus* une régression des prémolaires dans le temps (voir plus haut), marquée par une diminution en nombre et en taille (Stehlin 1904b : 330) et par une simplification secondaire des ectolophes (Hooker 1986 : 371). Il n'est donc pas déraisonnable de penser que les ancêtres des *Plagiolophus* aient été pourvus de prémolaires de plus grande taille et d'un ectolophe à deux cuspides sur P2/ et P3/, comme c'est le cas pour *Propachynolophus* ou *Propalaeotherium*. Cette argumentation doit pouvoir être étendue aux genres *Paraplagiolophus*, *Cantabrotherium*, *Franzenium* et *Leptolophus*, dont les prémolaires antérieures ont aussi apparemment un caractère plus ou moins régressif.

Mais c'est valable aussi pour les *Palaeotherium*. Franzen (1968) ne figure qu'une pointe, il est vrai, sur les P2/ des *Palaeotherium* archaïques. En fait, sur les dents non abrasées, on constate la présence de deux cuspides rapprochées qui ne sont effectivement plus guère distinctes sur la face labiale de l'ectolophe, à cause des progrès de la lophodontie, mais restent marquées par une double convexité très accentuée sur la face linguale de la muraille externe⁽³⁸⁾.

Pour souligner la singularité des Palaeotheriidae s.s., Franzen s'appuie aussi sur leur propension à l'hypsodontie et sur le dédoublement chez eux de la fonction masticatrice dentaire en une phase coupante dévolue à l'ectolophe des dents jugales supérieures et une phase cisailante - broyante pour la partie interne de ces dents. Mais l'accroissement de hauteur des dents est une tendance fréquente chez les Périssodactyles et le développement de l'hypsodontie dans une lignée n'implique pas nécessairement l'absence de relations phylétiques avec des formes archaïques brachyodontes. Au surplus, à s'en tenir au genre *Plagiolophus* dont il est question ici, le degré

³⁸ Par exemple, chez *P. ruetimeyeri*, NMB Ec-528 (Egerkingen), FSL 2361 (Lissieu), chez *P. castrense* FMO RbS-531, RbN-5722 (Robiac). Voir aussi Stehlin 1904b pour le matériel d'Egerkingen : pl. 4 fig. 2 (*P. castrense*), pl. 6 fig. 40, 44, 45, 50 (*P. eocaenum*), pl. 7, fig. 4, 5 (*P. ruetimeyeri*).

d'hypsodontie de ses premiers représentants est à peine plus élevé que celui des *Propalaeotherium*, comme on l'a vu précédemment (voir p. 132 et note infrapaginale 29). Quant à la fonction cisailante de l'ectolophe des dents jugales supérieures (que l'on retrouve de manière quelque peu similaire chez les Equidae oligocènes), elle s'est développée progressivement, en même temps que l'accroissement de l'hypsodontie; les premiers *Plagiolophus* ne sont pas particulièrement différents sur ce point des *Propalaeotherium* dont les cuspides de l'ectolophe des dents jugales non abrasées sont plus hautes que les internes, chez *P. isselanum* par exemple. L'augmentation de hauteur du mésostyle des dents jugales supérieures et la moindre indentation entre paracône et métacône se situent dans la même orientation évolutive vers un accroissement de la lophodontie. Il en va de même pour la réduction de hauteur et d'épaisseur des cingulums.

Une série de caractères squelettiques sont également pris en compte et analysés par Franzen (1989, 1990, 1995) pour récuser toute possibilité d'enracinement des Palaeotheriidae s.s. dans le groupe des propaléothères. Il note que les autopodes antérieurs sont plus allongés que les postérieurs chez eux, contrairement à *Hyracotherium* et à *Propalaeotherium*; le contour de la crête iliaque serait convexe et non concave, le tuber coxae simple, le grand trochanter du fémur bas et la colonne cervicale proportionnellement très allongée. Tous ces caractères indiqueraient une médiocre aptitude à la course et/ou un mode de vie différent de celui des "Equidés éocènes européens".

Toutefois ces observations concernent essentiellement le genre *Palaeotherium* et plus particulièrement *P. magnum*. Ils sont liés à un alourdissement du poids du corps, à la préférence pour des environnements relativement fermés ⁽³⁹⁾ où les capacités cursoriales perdent de leur importance et à un régime alimentaire orienté vers un étage de végétation plus élevé que chez ces animaux (Remy 1992 : 211). A s'en tenir au genre *Palaeotherium*, ces conclusions s'appliquent mal à l'espèce *P. medium* dont Casanovas *et al.* (1992) ont mis en évidence les aptitudes à la course et au saut d'après l'étude des surfaces articulaires des autopodes.

Quant aux *Plagiolophus*, on a vu plus haut (p. 167) que, même s'ils ont une colonne cervicale relativement allongée et des métacarpiens un peu plus longs que les métatarsiens, ils présentent eux aussi (du moins certains d'entre eux comme *P. minor*) un squelette post-crânien dénotant des capacités locomotrices notoirement différentes de celles de *Palaeotherium magnum*, et qui correspond à des animaux plus légers, possédant des proportions et une musculature locomotrice nettement plus cursoriales.

Quoi qu'il en soit, dans la mesure où ces particularités squelettiques sont de nature adaptative, elles n'impliqueraient pas nécessairement, me semble-t-il, une absence de relations phylétiques, car elles peuvent être considérés comme des orientations adaptatives secondaires, liées à l'exploitation de niches écologiques nouvelles, au même titre que la régression du secteur prémolaire chez *Plagiolophus* ou *Leptolophus* par

³⁹ Hochberger (1994) définit *P. magnum* comme un habitant de milieux ouverts, mais sur la seule base d'un indice huméro-radial négatif (radius plus long que l'humérus). Si ce caractère donne dans l'ensemble une bonne répartition des espèces actuelles en fonction de leur habitat, elle n'en admet pas moins des exceptions (l'okapi de la forêt congolaise par exemple présente un indice huméro-radial négatif) et les données se recouvrent largement (*op. cit.*, fig. 25). Par contre, à côté de ses médiocres facultés cursoriales, *P. magnum* possède à l'évidence des organes sensoriels mieux adaptés à des milieux fermés qu'à des milieux ouverts.

exemple. A noter d'ailleurs à propos de ce dernier genre que l'étude morphologique et histologique de la dentition laisse supposer la prise d'aliments plutôt dans une strate inférieure de la végétation (Remy 1998 : 97), ce qui pourrait impliquer également une conformation du squelette post-crânien (inconnu) assez différente de celle des *Palaeotherium*.

Par contre les Palaeotheriinae, et notamment les *Plagiolophus*, ont en commun avec les Pachynolophinae, et en particulier avec *Propalaeotherium*, diverses synapomorphies qui les différencient des Equidae (Froehlich 1999), **dont le rôle paraît moins directement adaptatif que les caractères précédents et qui dénoteraient donc plutôt une parenté de nature génétique.**

Le processus de molarisation des prémolaires

Stehlin a montré qu'il différait fondamentalement chez tous les Equoidea européens de celui des équidés américains ⁽⁴⁰⁾. La morphogenèse particulière de ces derniers confère à leurs prémolaires et surtout aux P2/ et P3/ un aspect "qui nous semble totalement aberrant par rapport aux formes européennes" (Stehlin 1905 : 549). Ajoutons que chez les Equidae apparaît très tôt sur toutes les dents jugales supérieures, dès le stade *Orohippus*, un hypostyle, véritable cuspide accessoire, qui n'a pour équivalent chez les Palaeothériidés qu'un renflement du cingulum postérieur sur certaines M3/, ce qui renforce encore l'indépendance morphogénétique des deux groupes. En ce qui concerne *Plagiolophus*, on a rappelé plus haut la régression des prémolaires en nombre, en dimensions et au niveau de la structure de l'ectolophe. Pourtant, d'une manière un peu paradoxale qui souligne l'indépendance des différents facteurs de la morphogenèse (Remy 1967), on a noté aussi de timides progrès au cours du temps dans la molarisation de ces dents (cf. supra, p. 142); le processus de cette molarisation est conforme à celui des autres Palaeothériidés.

La réduction de l'apophyse dorsale du prémaxillaire conduisant fréquemment à l'apparition du maxillaire sur le pourtour de l'ouverture nasale, et qui a déjà été évoquée, est commune à tous les Palaeotheriidae s.l. ⁽⁴¹⁾, alors qu'elle est totalement inconnue chez les Equidae.

Le type particulier de sinus épitympanique excavant la base de l'apophyse post-glénoïde, développé par les Palaeothériinés, et qui ne semble pas se retrouver chez les Equidés, existe au moins chez *Anchilophus* (inédit), en ce qui concerne les Pachynolophinés.

Une configuration particulière du processus jugulaire, commune à

⁴⁰ Chez tous les Equoidea européens éocènes, le cône interne primitif correspond au protocône et l'hypocône se détache secondairement de la crête postérieure de celui-ci. Chez les formes américaines, le cône interne correspond à l'hypocône et le protocône se forme à partir de l'allongement de l'antérolophe. Butler (1952a, b) a repris le problème en détail et il conclut en outre que l'ordre de développement des cuspidés diffère aussi bien sur les molaires de lait que sur les prémolaires. Chez les Equidae, le talonide apparaît précocement et la fonction molaire se développe par la différenciation du métacône et de l'hypoconide, puis de l'hypocône et de l'entoconide, enfin du protocône et du métaconide. Par contre, chez les Palaeotheriidae s.l. le protocône et le trigonide se développent avant l'hypocône et le talonide.

⁴¹ Bien documentée chez *Propalaeotherium* au Geiseltal et à Messel (voir par exemple *P. hassiacum* HLD Me-141, Me-71, Me-54a, *P. parvulum* HLD Me-7440...), on retrouve cette réduction du prémaxillaire chez *Propachynolophus* et elle est très marquée chez *Anchilophus* et *Lophiotherium* (observations inédites).

Propalaeotherium ⁽⁴²⁾ et à *Plagiolophus*, me semble également intéressante à signaler, car elle n'apparaît de façon aussi caractérisée chez aucun autre Equoidea. Les deux apophyses qui composent ce processus sont très divergentes; l'apophyse post-tympanique est longue et tend fréquemment à canaliser plus ou moins le méat auditif externe, tandis que l'apophyse paroccipitale est le plus souvent orientée vers l'arrière, ce qui pourrait avoir amélioré l'efficacité du muscle digastrique qui devait s'insérer sur sa face antérieure. Chez les Equidae, l'apophyse post-tympanique reste généralement plus courte et moins divergente, peut-être en relation avec le développement précoce d'annexes tympaniques ossifiées.

Cette argumentation aboutit à une double conclusion. Tout d'abord, il en ressort que les "Equidés éocènes européens" **ne sont pas de vrais Equidae**. Le développement de cette question n'a cependant pas sa place ici. **En second lieu, il apparaît que l'origine des *Plagiolophus* à partir d'une souche issue de ce groupe (qualifié ici de *Pachynolophinae*) ne peut pas être exclue.**

Par ses formes de grande taille et ses dents jugales pourvues de mésostyles, le genre *Propalaeotherium* semblerait a priori le plus à même de jouer ce rôle, mais on doit admettre que les espèces connues ne peuvent être directement concernées, ne serait-ce que pour des raisons chronologiques et à cause de spécialisations différentes comme la petite taille de leurs incisives. En outre, d'après ce que l'on sait de l'anatomie crânienne des deux genres, la dérivation des *Plagiolophus* à partir d'une souche *Propalaeotherium* impliquerait la réversion ultérieure de plusieurs tendances évolutives du museau. Au regard de celles-ci et par rapport aux *Plagiolophus* anciens, les *Propalaeotherium* présentent des DPC, une région préorbitaire et des nasaux libres trop allongés.

Il faut donc plutôt supposer que *Propalaeotherium* et *Plagiolophus* ont possédé un ancêtre commun, à rechercher vraisemblablement, comme le propose Hooker (1986), du côté d'un grand *Propachynolophus* comme *P. gaudryi*, dont on ne connaît malheureusement jusqu'à ce jour que les dents.

En remontant plus loin dans le temps, se pose la question d'éventuelles relations entre les Palaeothériinés et le genre *Hallensia* de Monthelon (MP 10) et de Messel (MP 11). *Hallensia* est en effet intercalé dans un cladogramme par Franzen (1990) entre les Palaeotheriidae s.s. et les "Hyracotheriinae européens", essentiellement d'après la présence chez ce genre d'une crête iliaque concave et d'un tuber coxae proéminent. Mais cette manière de voir se heurte à plusieurs objections, notamment le caractère très archaïque de la dentition, extrêmement brachyodonte et bunodonte, et l'absence totale de réduction de l'apophyse dorsale du prémaxillaire. Dans une étude cladistique, basée sur la prise en compte de 127 caractères, et qui aboutit au démantèlement du genre *Hyracotherium*, Froehlich (2002) rapproche également *Hallensia* des Palaeotheriidae, mais à un niveau plus archaïque que *Hyracotherium leporinum* qu'il situe à la base de la radiation paléothérienne. Il est donc préférable de concevoir les apomorphies du bassin de *Hallensia* comme reflétant un phénomène de développement en mosaïque chez ces Périssodactyles primitifs, en convergence avec les premiers Equidés.

La fig. 38 synthétise la conception adoptée ici de l'origine et des relations

⁴² Voir par exemple GMH XIV-2175, HLD Me-97 (*P. hassiacum*) et XXXVI-36 (*P. "isselanum"*).

phylogénétiques du genre *Plagiolophus*.

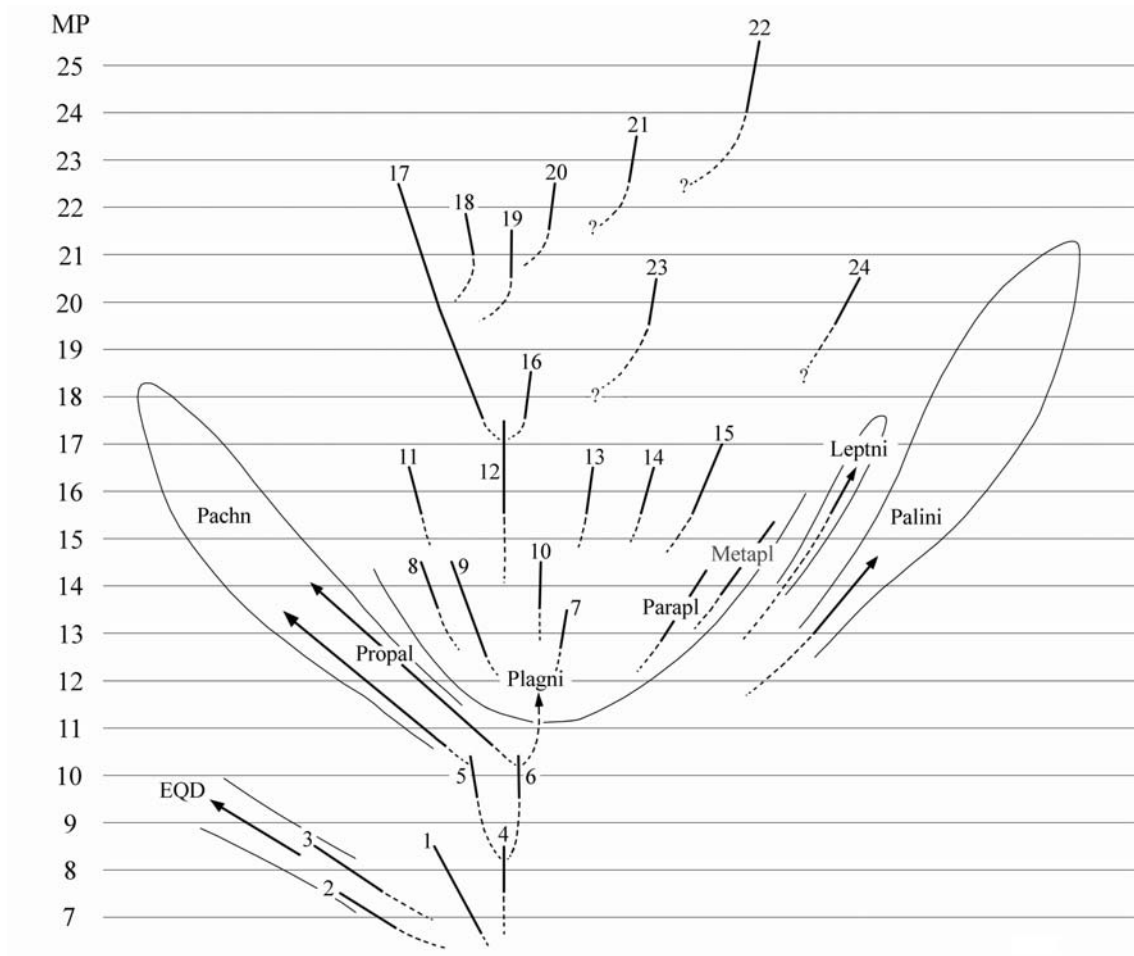


Fig. 38.— Phylogénèse proposée du genre *Plagiolophus* et des relations interspécifiques chez les Plagiolophini.

EQD, Equidae; **Pachn**, Pachynolophinae; **Palini**, Palaeotheriini; **Leptni**, Leptolophini; **Plagni**, Plagiolophini; **Propal**, *Propalaeotherium*; **Parapl**, *Paraplagiolophus codiciensis*; **Metapl**, *Metaplagiolophus atoeae*; **1**, *Hallensia*; **2**, *Cymbalophus*; **3**, *Pliolophus vulpiceps*; **4**, *Hyracotherium leporinum*; **5**, *Propachynolophus maldani*; **6**, *P. gaudryi*; **7**, *Plagiolophus casasecaensis*; **8**, *P. lugdunensis*; **9**, *P. cartieri*; **10**, *P. sp. d'Egerkingen*; **11**, *P. curtisi*; **12**, *P. annectens*; **13**, *P. cartilhaci*; **14**, *P. mamertensis*; **15**, *P. mazateronensis*; **16**, *P. oweni*; **17**, *P. minor*; **18**, *P. ovinus*; **19**, *P. ringeadei*; **20**, *P. ministri*; **21**, *P. huerzeleri*; **22**, *P. javali*; **23**, *P. major*; **24**, *P. fraasi*.

SYSTEMATIQUE ET PHYLOGENESE INTRAGENERIQUES

"*Plagiolophus*" et "*Paloplotherium*"

La différenciation des plagiolophes par Brunet et Jehenne en deux genres distincts se succédant dans le temps ne me semble pas justifiée (Remy 1995, 1999b, 2000). En effet les critères crâniens et dentaires sur lesquels s'appuie cette proposition ne sont pas si nettement tranchés qu'il apparaît de prime abord, même s'ils justifient des

associations d'espèces (voir plus loin: "regroupements sub-génériques"). Je voudrais analyser ici plus en détail cette question.

L'allongement relatif des diastèmes post-canins est un des principaux caractères différentiels entre "*Plagiolophus*" et "*Paloplotherium*" retenus par Brunet et Jehenne; et effectivement, les écarts mentionnés dans leur publication sont extrêmement tranchés. Pourtant on constate d'importantes variations à l'intérieur des deux groupes, soit entre les diverses espèces, soit, pour certaines, entre les individus d'une même population. C'est particulièrement marqué au niveau maxillaire à cause de la différenciation sexuelle des canines qui tend à réduire la longueur du diastème chez les mâles.

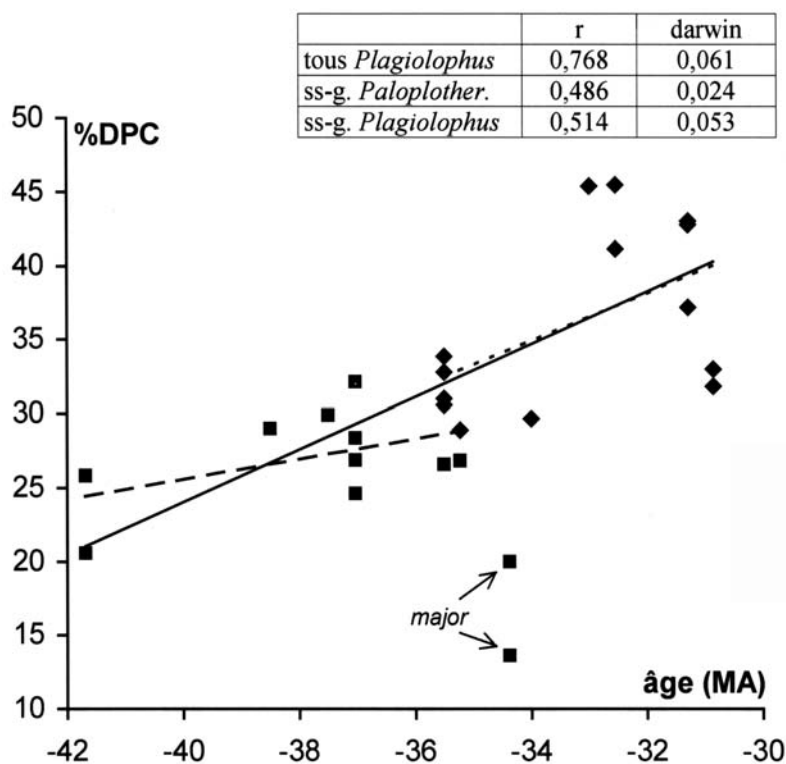


Fig. 39.— Evolution de la longueur relative du DPC maxillaire chez *Plagiolophus*.

Données individuelles, sauf pour *P. minor* de Soumaillies et *P. ministri*. (Voir légende fig. 19 et tabl. 40).

L'espèce *P. major* a été exclue des courbes en raison de son caractère aberrant.

Par suite, et bien que les moyennes spécifiques différencient effectivement les deux groupes, de larges chevauchements des limites de variation individuelles existent (tabl. 40, 41). En outre, si l'on porte sur des diagrammes la longueur des diastèmes en fonction de l'âge biochronologique des spécimens (fig. 39 et 40), on observe un gradient temporel où les *Plagiolophus s.s.* se projettent dans le prolongement des "*Paloplotherium*". En dépit de la variabilité soulignée plus haut, les coefficients de corrélation sont relativement élevés, 0,78 à la mandibule et 0,74 au maxillaire. Il y a donc un allongement progressif des DPC dans le temps, et cela sans différence fondamentale entre les deux groupes de plagiolophes : les plus anciens *Plagiolophus*

s.s. ne se différencient que très peu des "*Paloplotherium*".

On aboutit à une conclusion similaire en ce qui concerne la profondeur de l'échancrure nasale, autre critère de différenciation des deux groupes. Les *Plagiolophus* s.s. ont en principe une ouverture nasale moins échancrée que les "*Paloplotherium*". Mais ce caractère présente d'importantes variations, dont la première cause est d'ordre ontogénique; il semble de règle en effet que le creusement latéral du nez s'accroisse au cours de la vie (Remy 2000). Au niveau spécifique, de larges discordances existent par ailleurs. Si *cartailhaci* présente une ouverture nasale très creusée, il semble bien que celle de *cartieri* ne dépasse pas le bord antérieur de P2/, comme chez certaines formes oligocènes. Chez *oweni*, que d'autres caractères rapprochent encore du type *Paloplotherium*, l'échancrure ne va même pas au-delà de la mi-longueur du DPC. D'un autre côté, bien que Brunet et Jehenne assignent en général une faible échancrure nasale à *ministri*, j'ai pu constater qu'elle atteignait presque P2/ sur certains spécimens de Villebramar, certes très âgés comme VIL-1974-96; et chez *huerzeleri*, les limites des variations vont du milieu du DPC jusqu'à l'aplomb de P2/ (tabl. 43). En fait, bien que les observations soient peu nombreuses chez un certain nombre d'espèces, et même totalement absentes pour plusieurs autres, il semble y avoir malgré ces facteurs de variabilité, un gradient chronologique comme pour le DPC, que j'ai essayé de mettre en évidence graphiquement (fig. 41). L'échancrure nasale a tendance à perdre de sa profondeur au cours du temps mais, pour autant que la documentation fossile permette d'en juger, il ne semble pas y avoir de différence fondamentale entre les deux groupes, les *Plagiolophus* s.s., plus tardifs, représentant simplement l'aboutissement d'une tendance évolutive d'ensemble.

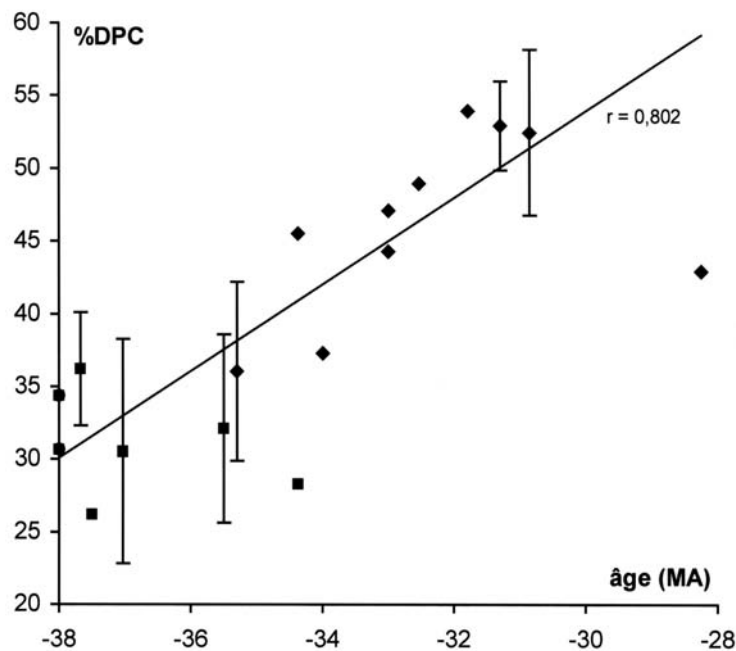


Fig. 40.— Evolution de la longueur relative du DPC mandibulaire chez *Plagiolophus*.

Données individuelles ou moyennes \pm s. (Voir légende fig. 19 et tabl. 41).

La pente correspond à un taux d'évolution de 0,069 darwin.

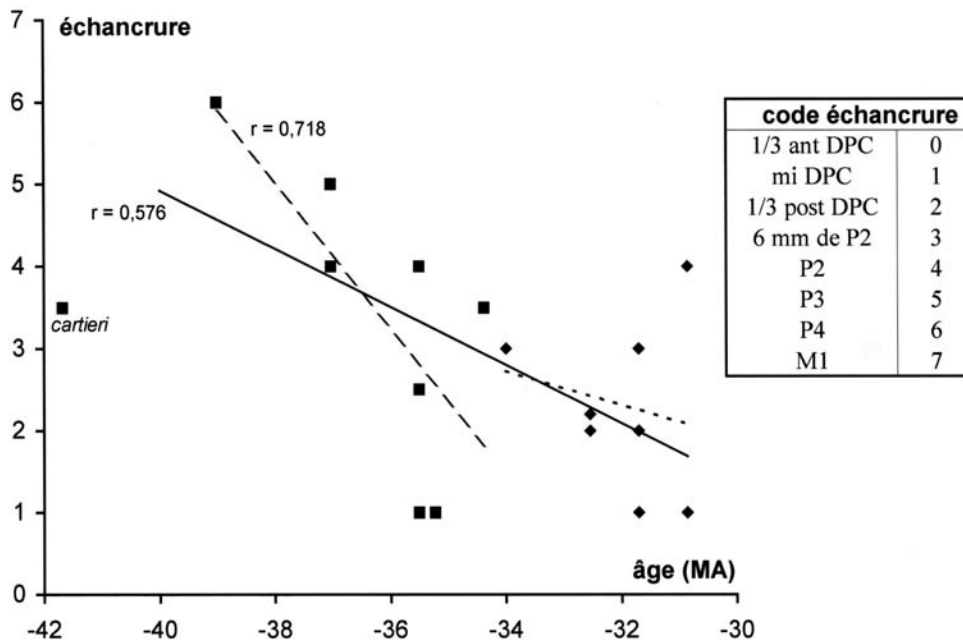


Fig. 41.— Perte de profondeur de l'échancrure nasale au cours du temps chez *Plagiolophus*.
 Données individuelles ou limites de variation. (Voir légende fig. 19 et tabl. 43).
 Le coefficient de corrélation des *Paloplotherium* a été calculé en excluant *P. cartieri* aberrant pour ce caractère.
 La pente générale correspond à un taux d'évolution de -0,117 darwin.

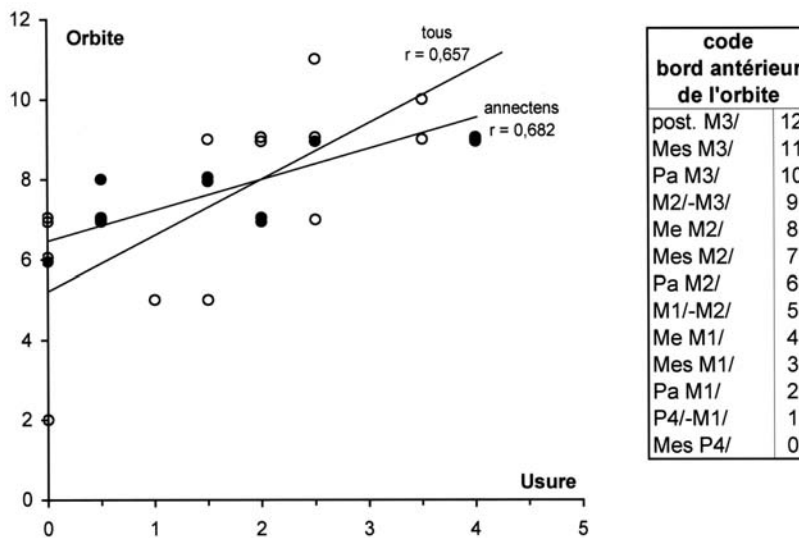


Fig. 42.— Déplacement ontogénique du bord antérieur de l'orbite en fonction du degré d'usure de M3/, représentatif de l'âge des individus, chez les *Plagiolophus*.
 Données individuelles. (Voir tabl. 44). Quelques valeurs ont été légèrement décalées pour supprimer les recouvrements. En cercles pleins, l'espèce *annectens*

Pour en finir avec les critères crâniens, ces auteurs retiennent une moindre robustesse de la branche horizontale de la mandibule et une plus grande extension vers l'avant de l'extrémité libre des os nasaux comme caractéristiques des *Plagiolophus s.s.* Mais ce sont là également des structures qui évoluent ontogéniquement et on ne dispose que de données trop peu nombreuses chez les formes éocènes pour en tirer des conclusions systématiques. En outre, si *P. ringadei* et *ministri* sont effectivement des espèces graciles, les branches horizontales de la mandibule de *P. javali* me paraissent largement aussi robustes que celles de n'importe quel "*Paloplotherium*".

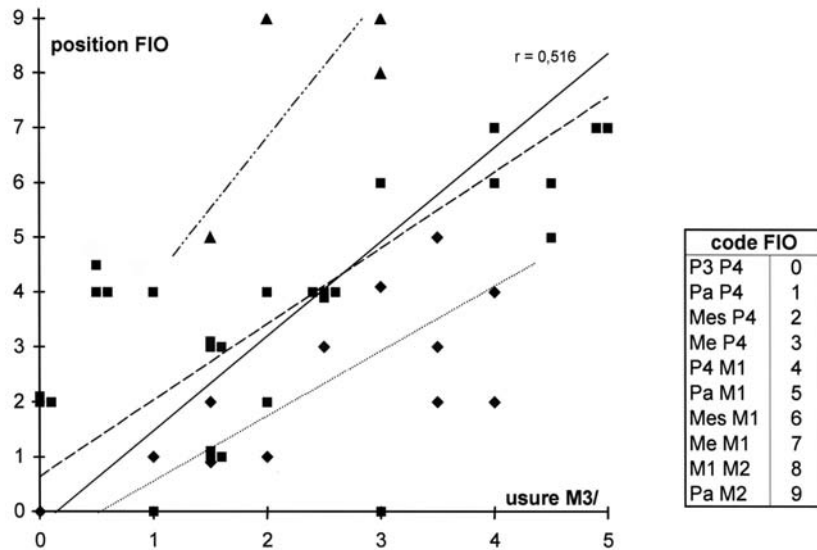


Fig. 43.— Déplacement ontogénique du FIO en fonction du degré d'usure de M3/, représentatif de l'âge des individus chez les *Plagiolophus*.

Données individuelles; (Voir légende fig. 19 et tabl. 45). Certaines données ont été légèrement décalées pour éviter les superpositions. Le coefficient de corrélation général est de 0,516.

Quant à la longueur des nasaux, on ne la connaît que chez deux espèces éocènes *P. annectens* et *P. oweni*. Ils sont effectivement plus courts que ceux d'un *Plagiolophus s.s.* sur le crâne d'Euzet 4999 mais sur un autre crâne (StH-2612) et chez *oweni* (FAV-1) ces os sont aussi allongés que chez *ministri*. En tout état de cause, ils atteignent quand même le niveau du bord postérieur de la canine sur 4999; cette disposition ne peut absolument pas être considérée comme un retrait suffisant pour impliquer l'existence d'une trompe comme le supposaient Brunet et Jehenne (p. 44) (voir plus loin).

La morphologie dentaire fournit également à ces auteurs des arguments pour distinguer les deux types de plagiolophes. D'après eux, les *Plagiolophus s.s.* présenteraient des dents jugales supérieures fondamentalement moins larges et des lophes transverses plus allongés et plus obliques que les "*Paloplotherium*".

On a vu précédemment que la diminution de largeur concernait surtout les M3/. Sous la variabilité individuelle, on observe seulement une dérive progressive, apparemment sans décalage entre les deux groupes de plagiolophes (fig. 30). Un

continuum similaire existe au niveau de l'écart relatif entre paracône et protocône sur les molaires peu usées (fig. 29), que je considère comme un bon critère de l'accroissement de l'obliquité des lophes et de l'allongement des cuspidés (Remy 1985 : 216). L'acquisition de faces occlusales très étroites ne concerne donc pas seulement les formes tardives de l'Oligocène, car dès le niveau MP 16 (*P. mamertensis* n. sp.), un pourcentage non négligeable de spécimens a acquis cette morphologie (tabl. 35).

Ainsi, avec plus d'une quinzaine d'espèces, pas nécessairement apparentées (voir ci-après), la morphologie des dents, comme celle du crâne, donnent dans l'ensemble l'image d'une évolution continue, tout au long de l'histoire des plagiolophes, à partir même des critères retenus par Brunet et Jehenne et en fonction de la documentation fossile actuelle. Il est bien évident qu'entre les formes de l'Eocène moyen et de la fin de l'Oligocène inférieur, les différences sont considérables, mais ce continuum morphologique, qui rend notamment difficile la détermination de spécimens fragmentaires et des dents isolées, justifie de maintenir l'ensemble du groupe dans une seule et même entité générique.

Relations phylétiques inter-spécifiques

Les relations spécifiques à l'intérieur du buissonnement évolutif que constitue le genre *Plagiolophus* sont a priori difficiles à établir car la plupart des lignées ne sont documentées que sur une période de temps trop courte pour permettre de discerner leurs tendances évolutives propres; les phénomènes d'endémisme possible sont en particulier mal discernés et les espèces espagnoles et anglaises sont trop mal connues pour avancer des hypothèses sur leurs relations avec les autres lignées. Cette documentation insuffisante apparaît sur la fig. 38 qui synthétise ces relations, telles qu'on peut les envisager actuellement.

Dès le niveau MP 14 Stehlin (1904b: 349) signale à Egerkingen, à côté de *P. cartieri*, une forme de très grande taille; la P4/ qu'il représente sur la pl. 7 fig. 39 possède des dimensions similaires à *P. fraasi*. Deux lignées au moins devaient donc coexister dans ce gisement.

Stehlin envisageait que *P. cartieri* ait pu se prolonger dans le "*P. cf. minor*" du Castrais (*P. annectens*). Une telle relation de filiation me paraît improbable car elle impliquerait une orientation évolutive contraire aux tendances observées par ailleurs : *P. cartieri* présente une échancrure nasale trop peu profonde et déjà 2 canaux optiques.

P. lugdunensis serait-il un meilleur candidat au titre d'ancêtre de *P. annectens*? La question est sans réponse pour le moment car l'espèce de Lissieu n'est connue que par des dents isolées, le caractère stéréotypé de la dentition des plagiolophes et l'ampleur de la variabilité intraspécifique rendant aléatoires les spéculations qui ne sont pas étayées sur des critères ostéologiques.

Quant à *P. cartailhaci* il représente sans doute également une lignée à part, à cause de ses dimensions plus grandes, de ses prémolaires relativement petites par rapport à la M1/ et de la situation extrêmement reculée de l'orbite. Toutes ces formes, de même que *P. mamertensis*, semblent donc avoir appartenu à des lignées indépendantes.

Au début de l'Eocène supérieur l'espèce *P. annectens* est la forme dominante. Elle disparaît après le niveau d'Euzet pour être remplacée à la fin de l'Eocène par *P. minor* et *P. oweni* puis par *P. major* et *P. fraasi*. Quelles pourraient être les relations phylétiques entre ces divers taxons ? Les espèces *annectens* et *minor* comptent parmi les mieux documentées du genre *Plagiolophus* et la recherche de relations phylétiques entre elles est d'autant plus intéressante que la frontière de niveau générique pour Brunet & Jehenne se situe à ce niveau.

Les dimensions des dents sont un bon critère de différenciation de ces espèces. On a choisi ici à titre d'exemple, pour illustrer les variations de stature chez les plagiolophes, une évaluation de la taille des M2/ (à partir du produit $D \times d$ ⁽⁴³⁾) (fig. 17) et de l'ensemble des dents jugales supérieures (fig. 16), ainsi qu'une évaluation de taille des M/1 ($L \times l_{\max}$) (fig. 18). Ces graphiques rappellent que les dents de *P. minor* de la Débruge sont significativement plus petites que celles de *P. annectens* de Fons ou d'Euzet, bien qu'on puisse constater un certain recouvrement des limites de variation. Une relation de filiation entre les deux lignées représenterait certes un renversement de tendance puisqu'on observe jusque là un accroissement de taille progressif chez *P. annectens*; mais cette dérive inhabituelle semble cependant confirmée par le fait qu'elle se poursuit apparemment au cours de l'histoire ultérieure de *P. minor*, comme on peut le voir sur ces graphiques; et l'on rappelle que la plupart des paramètres dentaires montrent la même tendance.

Sur le plan de la morphologie dentaire, le franchissement de la frontière entre les deux espèces présente un caractère graduel, assorti d'une large variabilité intrapopulationnelle, que ce soit à propos de la largeur relative des molaires supérieures, du resserrement de leurs faces occlusales dans le plan frontal (tabl. 35), du degré d'hypsodontie (tabl. 32) ou de l'importance des revêtements de ciment coronaire. Et le caractère statistique des dérives évolutives rend souvent malaisée la détermination de spécimens isolés.

Pour ce qui est de la morphologie crânienne le passage de *annectens* à *minor* se traduit, quand on compare le crâne du Quercy à ceux d'Euzet, par une réduction importante de la participation du maxillaire au rebord osseux de l'échancrure nasale, ce qui est assez surprenant, à moins de supposer que chez *P. minor*, la fermeture latérale du nez se soit produite avant un allongement plus conséquent de la partie antérieure du massif alvéolo-dentaire; mais cette particularité est peut-être simplement d'origine allométrique et liée à la petite taille de ce crâne. Par contre, on constate aussi une perte de profondeur de l'échancrure nasale, un allongement plus ou moins marqué des DPC, de la région faciale anté-orbitaire et des apophyses post-orbitaires, un certain accroissement de la surface de l'orbite et de la hauteur des fosses nasales, toutes dérives qui vont dans le sens de l'évolution ultérieure du genre *Plagiolophus*.

Et finalement, l'hypothèse que *P. minor* soit un descendant de la lignée *annectens* semblerait assez vraisemblable.

Il n'est pas impossible que *P. oweni* provienne également du même stock ancestral, mais, au contraire de *P. minor*, après un léger accroissement de taille par rapport à *annectens*. Avec une morphologie dentaire très voisine de ce dernier, *P.*

⁴³ Pour disposer d'un plus grand nombre de données qu'avec les surfaces réelles de ces dents.

oweni fonde sa spécificité sur des particularités crâniennes originales. Comme pour *P. minor*, on constate une perte de profondeur de l'échancrure nasale avec une moindre participation du maxillaire à ce rebord, un certain allongement facial et un léger raccourcissement du canal sous-orbitaire. Mais la région nasale devient moins haute, il n'y a pas d'allongement des DPC et de l'avant du massif alvéolo-dentaire, ce qui rend fort improbable que cette forme se soit perpétuée dans une des espèces oligocènes.

P. oweni pourrait-il être par ailleurs un chaînon intermédiaire conduisant à *P. major* et à *P. fraasi* que Brunet et Jehenne (1989) (repris par Franzen 1995 : fig. 1) considèrent également comme descendants de *P. annectens* ? La brièveté du DPC chez *major* poursuivrait le raccourcissement qui semble exister chez *oweni*, contrairement à la tendance générale connue par ailleurs chez les plagiolophes (tabl. 40, fig. 39). La réduction du PMI, de la surface relative des prémolaires et le progrès de l'hypsodontie s'accorderaient à cette hypothèse de filiation. Par contre la plus grande profondeur de l'échancrure nasale et le caractère moins progressif de la face occlusale des molaires supérieures y semblent opposés.

Quant à *P. fraasi*, on ne dispose que de trop peu de données ostéologiques, en dehors de la dentition, pour étayer ses relations phylétiques. En outre la présence d'une très profonde fosse préorbitaire donne à cette espèce une place tout à fait particulière (voir plus loin).

A l'Oligocène, Brunet et Jehenne envisagent d'autre part une lignée phylétique *P. "ovinus"* (en fait *ovinus* + *ringeadei*) - *P. ministri*, issue de *P. minor* et marquée par l'allongement encore accru des DPC, la poursuite de la réduction de l'échancrure nasale, la fermeture presque complète de l'orbite et une augmentation de la sveltesse générale. La poursuite de cette lignée pourrait même concerner *P. huerzeleri* et *P. javali*, dont les références de stature s'alignent dans le prolongement des espèces précédentes (fig. 18). Toute cette séquence spécifique se caractérise aussi en effet par l'accroissement continu de l'hypsodontie, la réduction des PMI au maxillaire, l'allongement et le resserrement toujours plus accentué des cuspidés des molaires supérieures. L'hypothèse semble plausible a priori à condition d'admettre un nouveau renversement de tendance conduisant à une reprise rapide de l'accroissement de taille.

Cependant quelques objections surgissent. En premier lieu le gradient de réduction de l'échancrure nasale n'est pas spécialement évident d'après les observations présentées ici (tabl. 43, fig. 41); par ailleurs, l'allongement des DPC ne semble pas se poursuivre au-delà de *P. ministri* (tabl. 40, 41); enfin, à la gracilité de *ringeadei* et de *ministri* s'opposent la robustesse de *huerzeleri* et surtout de *javali*. La validité de cette hypothèse phylogénétique reste donc finalement en question.

Regroupements sub-génériques

L'unité du genre *Plagiolophus* reconnue et les relations inter-spécifiques esquissées, la question se pose de rappeler sur quoi reposent les regroupements spécifiques adoptés dans le présent travail à un niveau sub-générique.

La distinction entre les deux morphotypes mis en évidence par Brunet et Jehenne

ne doit pas totalement disparaître car l'analyse biométrique des données laisse néanmoins entrevoir quelques divergences (voir les diagnoses sub-génériques). Ainsi, les pentes d'allométrie en fonction du temps des deux groupes considérés séparément apparaissent parfois un peu décalées. On a vu que malgré le chevauchement des données, le DPC est en moyenne un peu plus allongé chez les *Plagiolophus s.s.*, le FIO un peu plus antérieur, les M3/ un peu plus étroites, la surface relative des prémolaires et notamment celle de la P2/ un peu plus grande. En même temps, la réduction du PMI s'accélère davantage que chez *Paloplotherium*. Enfin, et bien qu'on ne dispose que de trop rares observations, il semble que l'orbite aurait plutôt tendance, au cours du temps, à se déplacer vers l'avant chez *Paloplotherium*, tandis qu'elle recule chez *Plagiolophus s. s.* (voir fig. 44 et p. 198).

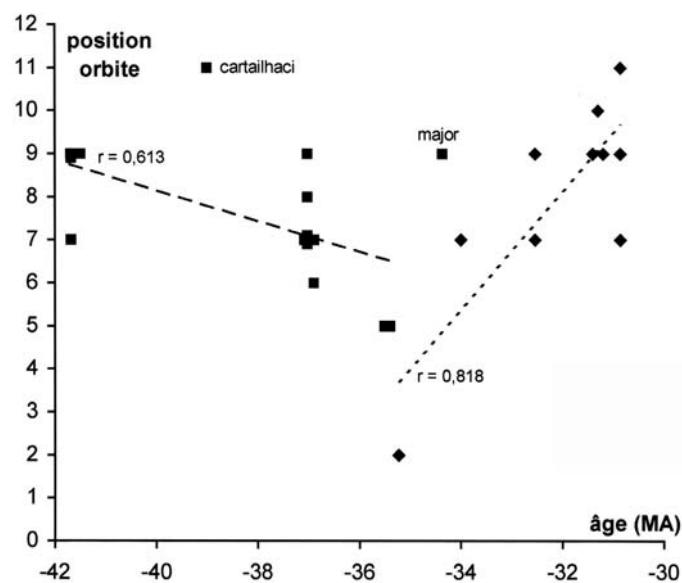


Fig. 44.— Evolution de la position de l'orbite chez *Plagiolophus*.

Données individuelles ajustées pour éliminer le facteur ontogénique. (Voir le texte, la fig. 42 pour la définition du codage et la légende de la fig. 19).

Certaines données ont été légèrement décalées pour éviter les superpositions.

P. cartailhaci et *P. major* ont été écartés de la courbe des *Paloplotherium* (voir texte).

Il se pourrait évidemment que certaines de ces divergences apparentes résultent d'un effet d'échantillonnage lié par exemple au plus grand éventail de taille des *Plagiolophus s. s.* Néanmoins si, dans l'ensemble, le sous-genre nominal représente un grade évolutif qui en fait le continuateur des *Paloplotherium*, ces observations tendent à suggérer une **inflexion de certaines tendances progressives**. Il me paraît donc judicieux de continuer à traduire à un niveau supra-spécifique cette dichotomie.

Il est certain que la subdivision en deux sous-genres *Plagiolophus* et *Paloplotherium* pourrait être considérée comme paraphylétique, si les filiations entre espèces envisagées précédemment devaient être validées, mais en l'état actuel des connaissances ce regroupement me paraît pour le moins commode.

Quant à la définition d'un sous-genre particulier pour l'espèce *fraasi*, sa justification repose sur la présence d'un caractère anatomique important, qui semble étranger à toutes les autres espèces pour autant que le matériel disponible permette d'en juger, et dont on essaiera plus loin de rechercher la signification. La dentition de *P. fraasi* se présente comme assez modernisée, conformément à son âge (Eocène terminal), intermédiaire pour l'essentiel entre les stades évolutifs atteints à cette époque par les deux autres sous-genres, plutôt précoce par rapport aux *Plagiolophus s.s.* en ce qui concerne la réduction de surface des prémolaires et le resserrement des faces occlusales des M/, plutôt en retard pour ce qui est de l'allongement relatif des dernières molaires (voir graphiques).

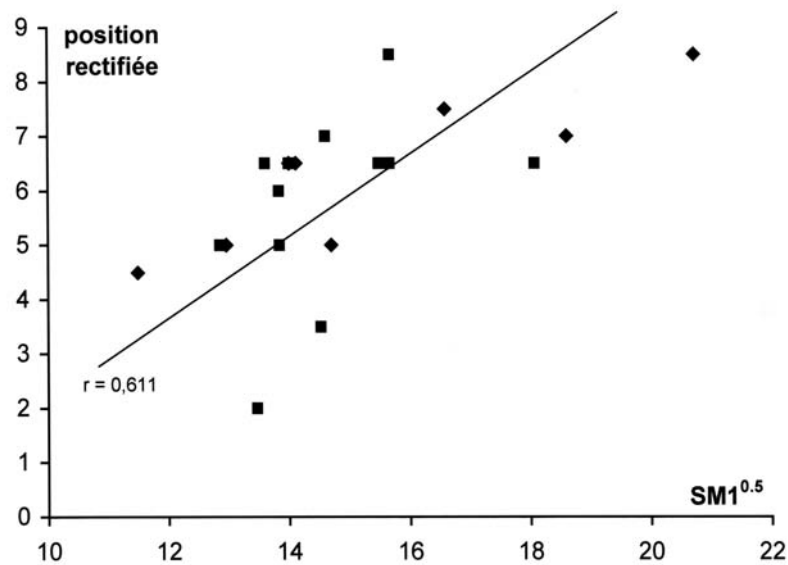


Fig. 45.— Position de l'orbite en fonction de la surface de M1/ ($SM1^{0.5}$), représentative de la stature générale chez les *Plagiolophus*.

Données ajustées pour éliminer le facteur ontogénique (voir texte et légende fig. 19).

Présentation synoptique de diagnoses différentielles chez les Plagiolophini

Au terme de cette longue étude systématique, et pour ne pas avoir à se reporter à des paragraphes ou des tableaux disséminés dans le texte, il n'est peut-être pas inutile de donner à nouveau quelques repères de manière synoptique pour la détermination des Plagiolophini au niveau générique, sub-générique et pour quelques couples d'espèces dont la distinction apparaît malaisée.

Différenciation générique

<i>Plagiolophus</i> *	<i>Paraplagiolophus</i>	<i>Metaplagiolophus</i>
Apophyse dorsale du prémaxillaire réduite, n'atteignant pas le nasal	Apophyse dorsale du prémaxillaire remontant jusqu'au contact du nasal	
Participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale	Maxillaire ne participant pas à l'encadrement de l'ouverture nasale	
Nasal n'atteignant pas le rebord orbitaire	Nasal participant au rebord orbitaire	
Région nasale plus large que chez <i>Metaplagiolophus</i>		Museau allongé et région nasale étroite
Incisure nasale variable mais relativement profonde	Incisure nasale moins profonde que chez les <i>Plagiolophus</i> contemporains	Incisure nasale moins profonde que chez les <i>Plagiolophus</i> contemporains
Diastèmes post-canins relativement longs	Diastèmes post-canins très courts	DPC probablement courts
		Apophyse post-orbitaire plus allongée que chez les <i>Plagiolophus</i> contemporains
Fenêtres temporales isométriques ou plus longues que larges en vue ventrale		Fenêtres temporales plus larges que longues
Mésostyles et parastyles bien développés sur les molaires supérieures		Relief de l'ectopithe des molaires supérieures peu marqué, sans cingulum labial et mésostyles paraissant faibles
Paraconule des molaires supérieures généralement bien séparé du protocône	Sillon peu profond entre paraconule et protocône	
Secteur prémolaire relativement court	Secteur prémolaire proportionnellement moins réduit que chez <i>Plagiolophus</i>	
Prémolaires moins larges transversalement que chez <i>Paraplagiolophus</i>	Prémolaires supérieures et inférieures élargies	
P4/ pourvues de mésostyle	P/ toutes dépourvues de mésostyle	
P3/ possédant un seul cône labial	P3/ possédant deux cônes bien individualisés	
Tendance au développement de ciment coronaire	Apparemment pas de ciment coronaire	Pas de ciment coronaire
Taux élevé de dentine péricanaliculaire	Dentine péricanaliculaire presque totalement absente	

* on s'est basé autant que possible sur les espèces contemporaines de *Paraplagiolophus* et *Metaplagiolophus*.

Différenciation sub-générique chez *Plagiolophus*

<i>Paloplotherium</i>	sous-genre nominal	<i>Fraasiolophus</i>
Crâne et mandibule plutôt plus massifs que chez le sous-genre nominal	Branche horizontale de la mandibule plus gracile que chez <i>Paloplotherium</i>	
Échancrure nasale profonde (généralement en arrière de P2/)	Échancrure nasale peu profonde (toujours en avant de P2/)	
Absence de fosse préorbitaire	Absence de fosse préorbitaire	Fosse sous-malaire profonde excavant le rebord sous-orbitaire
Diastèmes post-canins moins allongés que chez <i>Plagiolophus</i> s.s. : au maxillaire, de 20 (et même 13,5) à 32%, à la mandibule de 19 à 41 % de LRDJ	DPC plus longs que chez <i>Paloplotherium</i> : au maxillaire, de 29 à 46 %, à la mandibule de 28 à 58 % de LRDJ	DPC de longueur modérée : à la mandibule 24 à 36 % de LRDJ
FIO un peu plus reculé en moyenne que chez le sous-genre nominal, pouvant atteindre le niveau du métacône de M1/	FIO ne dépassant pas le paracône de M1/	Canal dentaire court avec un FIO très postérieur s'ouvrant dans la fosse préorbitaire au niveau de M1/ ou de M2/
Apophyse post-orbitaire relativement courte	Apophyse post-orbitaire relativement longue ou très longue	
Dentition moins modernisée dans l'ensemble que chez le sous-genre nominal	Morphologie dentaire très dérivée	Morphologie dentaire très dérivée
Hypsodontie relativement plus faible que chez <i>Plagiolophus</i> s.s. (I_H 0,44 à 0,85)	Hypsodontie relativement forte (I_H 0,70 à 1,00)	Hypsodontie relativement forte (I_H 0,66 à 0,94)
Prémolaires dans l'ensemble moins molarisées que chez <i>Plagiolophus</i> s.s. : P4/ souvent sans hypocône, P/4 souvent sans entoconide	Prémolaires dans l'ensemble plus molarisées : P4/ avec hypocône et P/4 avec entoconide	P4 submolariformes
Molaires supérieures plus larges au niveau occlusal que chez <i>Plagiolophus</i> s.s. avec des lophes linguaux plus transverses et des cuspidés internes moins allongées	Dents jugales supérieures à lophes linguaux très obliques, proportionnellement plus étroites que chez <i>Paloplotherium</i>	Molaires supérieures à cuspidés allongées et très resserrées transversalement
Cément coronaire parfois absent	Cément coronaire abondant	Cément coronaire abondant

Diagnoses spécifiques différentielles

<i>P. annectens</i>	<i>P. minor</i>
Espèce un peu plus grande que <i>P. minor</i> : Longueur basale du crâne, LBCT 205 à 220 mm	La plus petite espèce du genre <i>Plagiolophus</i> ; LBCT \leq 200 mm
longueur des rangées dentaires LRDJ 76 à 87 mm au maxillaire	LRDJ 57 à 73 mm au maxillaire, 60 à 70 mm à la mandibule
Ouverture nasale plus creusée, échancrée jusqu'à P2/ ou P3/	Échancrure nasale ne dépassant pas 6 mm en avant de P2/
Longue participation du maxillaire au rebord orbitaire (> 2 cm)	Participation du maxillaire au rebord orbitaire sur moins de 1 cm
Orbite plus petite, avec une apophyse post-orbitaire assez courte	Orbite de grande taille, en position assez antérieure, refermée à l'arrière sur plus de la moitié de sa hauteur
DPC plus court que chez <i>minor</i> , 19 à 32 % de LRDJ au maxillaire, 26 à 37 % à la mandibule	DPC longs, 25 à 45 % de LRDJ au maxillaire, 36 à 48 % à la mandibule
Foramens optiques légèrement séparés mais un seul canal optique	Foramens optiques confluent
Dents jugales un peu moins hypsodontes (moyenne I_H 0,68)	Hypsodontie un peu plus forte (moyenne I_H 0,77)
Molaires supérieures à face occlusale moins resserrée que chez <i>P. minor</i>	Cuspidés des dents supérieures allongées sagittalement et plus resserrées dans le plan frontal que chez <i>P. annectens</i> .
Série complète des prémolaires, quoique les P1 soient rapidement expulsées	P1 habituellement absentes, voire même P2
Variabilité morphologique au niveau des prémolaires et des dernières molaires plus forte que chez <i>minor</i>	
Cément coronaire parfois absent	Cément coronaire assez épais.

<i>P. minor</i>	<i>P. ovinus</i>	<i>P. ringedei</i>
LRDJ 57 à 73 mm au maxillaire, 60 à 70 mm à la mandibule	Dents significativement plus grandes que chez <i>minor</i> et plus petites que chez <i>ovinus</i> ; LRDJ 71 à 73 mm à la mandibule	LRDJ 78 à 83 mm au maxillaire, 80 mm à la mandibule
Crâne trapu, relativement haut et large		Crâne plus étroit et moins haut que celui de <i>P. minor</i> avec une région faciale plus longue et plus étroite et des dents proportionnellement plus petites.
Ouverture nasale échancrée jusqu'à 6 mm de P2/		Échancrure nasale un peu moins profonde que chez <i>P. minor</i> , ne dépassant pas 10 mm en avant de P2/
Moins de 1 cm de participation du maxillaire au rebord nasal		Participation plus importante du maxillaire (plus de 15 mm)
Longueur des DPC: 25 à 45 % de LRDJ au maxillaire, 36 à 48 % à la mandibule	DPC un peu plus longs que chez <i>minor</i> (41 à 54 % de LRDJ à la mandibule)	DPC un peu plus longs que chez <i>minor</i> : 38 à 46 % de LRDJ au maxillaire, jusqu'à 54 % à la mandibule
Orbite de grande taille, avec une apophyse post-orbitaire n'en dépassant guère la mi-hauteur		Orbite un peu plus petite, presque refermée à l'arrière par une longue apophyse post-orbitaire
Foramen optique confluent avec son homologue : un seul canal optique		Foramens optiques séparés par une épaisse cloison osseuse
Recessus supra-méatique peu profond		Présence d'un sinus épitympanique excavant profondément l'apophyse post-glénoïde
Symphise mandibulaire relativement longue, atteignant P2.	Symphise mandibulaire un peu plus courte, n'atteignant pas P2.	Symphise mandibulaire relativement courte ne dépassant pas le 1/3 postérieur du DPC

<i>P. cartieri</i>	<i>P. lugdunensis</i>
Dents légèrement plus grandes que chez <i>P. lugdunensis</i>	Dents légèrement plus petites
Dents jugales supérieures un peu moins lophodontes	Dents jugales supérieures un peu plus lophodontes
Dents jugales un peu moins hautes	Dents jugales un peu plus hautes
Cuspides plus resserrées à leur sommet	cuspides plus distantes transversalement à leur sommet
prémolaires plus petites proportionnellement aux molaires	prémolaires proportionnellement plus grandes

<i>P. cartailhaci</i>	<i>P. mamertensis</i>
orbite très postérieure, son rebord antérieur aligné sur M3/	Bord antérieur de l'orbite au niveau de M1/.
Dentition peut-être moins hypsodonte ?	Dentition très hypsodonte
Séparation paraconule-protocône apparemment moins profonde	Un profond sillon entre paraconule et protocône
Hypocône débordant distalement	Hypocône en retrait
Série des prémolaires complète ; PMI probablement voisin de 63.	D'après une mandibule rapportée à l'espèce: 3 prémolaires? et PMI faible (probablement voisin de 47).
Mésostyle de P4/ incomplet	P4/ pourvue d'un mésostyle complet

ANALYSE FONCTIONNELLE

MORPHOLOGIE FACIALE

Développement relatif du secteur facial

Stehlin (1904b : 354) avait noté le caractère typiquement équin ("auffällig pferdeähnlicher") du crâne de *Plagiolophus minor* de la collection de Montauban (Ma-PhQ-349), à cause de son allongement facial. J'ai pu constater, à partir de l'échantillonnage de crânes à ma disposition, que ce qualificatif pouvait être appliqué à l'ensemble du genre *Plagiolophus*.

Cette question sera analysée à partir du paramètre LTMF retenu conventionnellement ici pour représenter la longueur faciale. Ce paramètre se développe chez *Plagiolophus* avec une courbe d'allométrie nettement positive ($b = 1,31$ avec $SM1^{0,5}$, $1,41$ avec $SMST^{0,5}$) (tabl. 39, fig. 46, 47). Les grands animaux ont un secteur facial de plus en plus allongé en fonction de l'accroissement de taille. Les valeurs sont voisines de celle des Equidés de stature comparable. Cependant, les Equidés brachyodontes restent quasiment isométriques, sans accroissement facial (*Hypohippus*), tandis que les hypsodontes suivent une pente d'allométrie extrêmement accentuée. Un développement allométrique similaire s'observe avec le paramètre LCOR qui concerne la partie moyenne de la face et présente l'intérêt de mettre en œuvre des spécimens un peu plus nombreux (fig. 48).

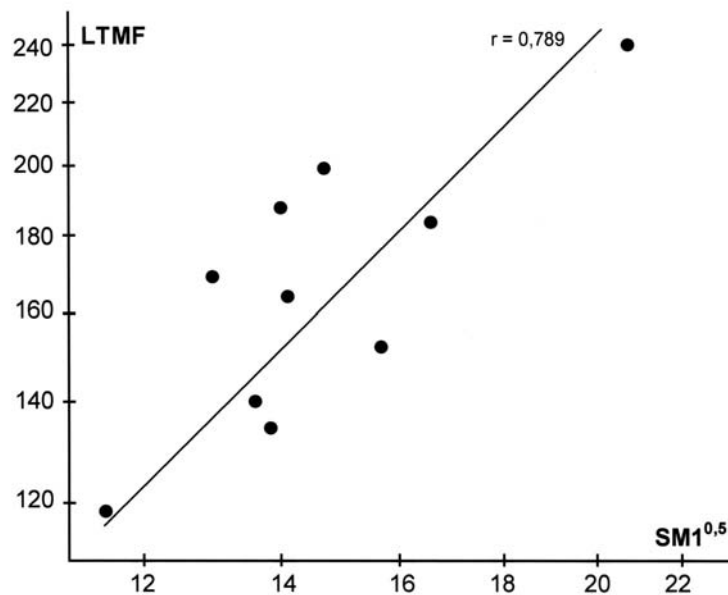


Fig. 46.— Relations allométriques entre la longueur totale du massif facial (LTMF) et la surface de la M1/ ($SM1^{0,5}$), représentative de la stature générale, chez *Plagiolophus*.

Données individuelles.

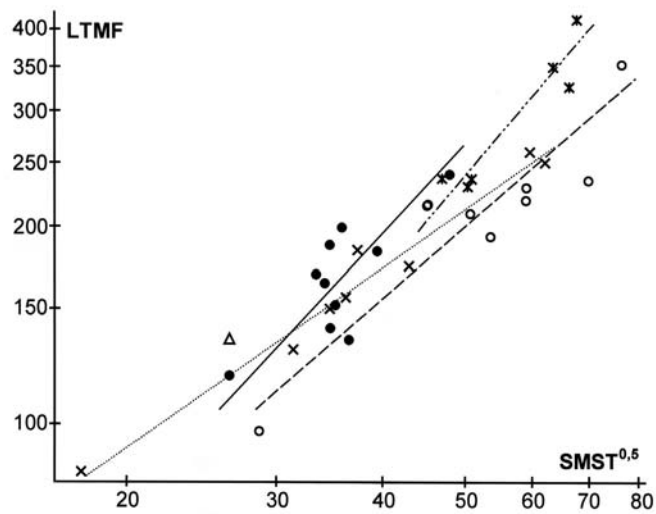


Fig. 47.— Relations allométriques entre la longueur totale du massif facial (LTMF) et la surface masticatoire ($SMST^{0.5}$), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

Légende commune aux fig. 47 à 49, 56 à 62.

- ——— : *Plagiolophus*; ○ - - - : *Palaeotherium* (ou EQDA sauf *Plagiolophus*); × : EqdB;
- * - · - · - · : EqdH
- △ : *Leptolophus*. Voir tabl. 39.

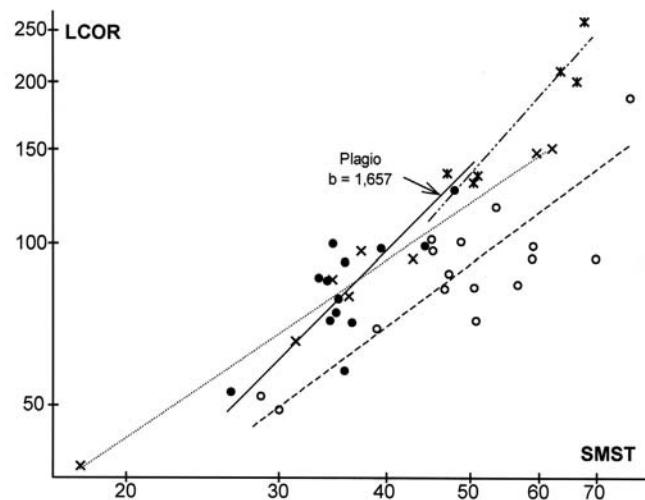


Fig. 48.— Relations allométriques entre la distance canine-orbite (LCOR) et la surface masticatoire ($SMST^{0.5}$), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

Données individuelles. Voir tabl. 39 et légende fig. 47.

Dans le temps (fig. 49) l'allongement facial évolue chez *Plagiolophus* avec un taux de 0,07 à 0,09 darwin selon la référence utilisée ($SM1^{.5}$ ou $SMST^{.5}$)⁽⁴⁴⁾. Toutefois

⁴⁴ Avec les réserves habituelles liées au fait qu'il ne s'agit pas d'une lignée unique, mais d'une tendance globale du genre et que la documentation est insuffisante pour plusieurs lignées.

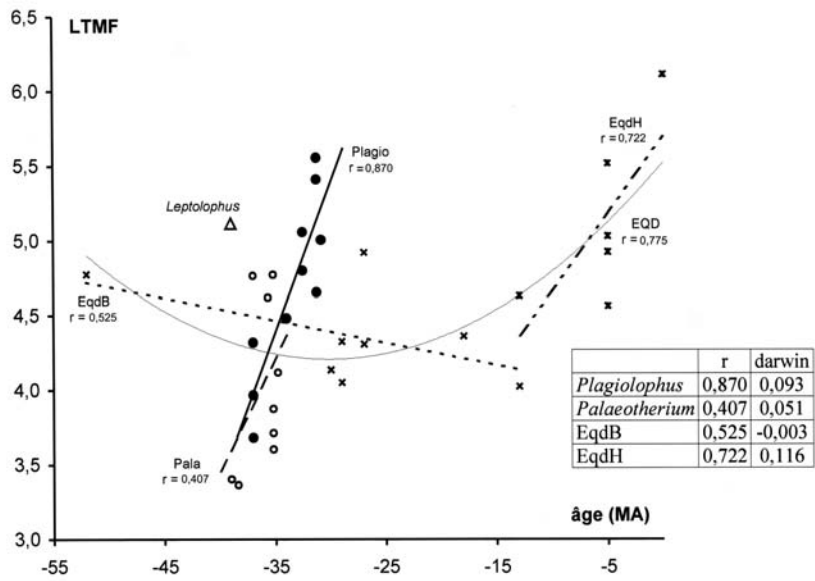


Fig. 49.— Evolution de la longueur faciale relative (LTMF rendue adimensionnelle par référence à la surface masticatoire, $SMST^{0,5}$, représentative de la stature générale), chez les Equoidea.

L'évolution des Equidae semble se rapprocher d'une courbe de type polynomial ($Y = 0,0014x^2 + 0,0872x + 5,5246$). (Voir légende fig. 47).

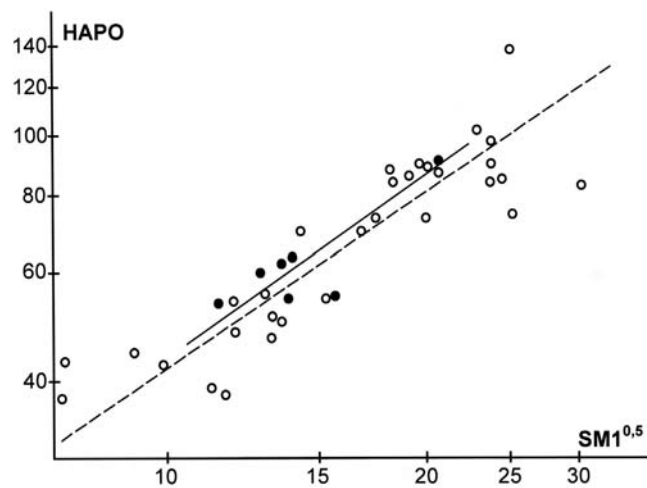


Fig. 50.— Relations allométriques entre la hauteur du crâne (HAPO) et la surface de $M1/ (SM1^{0,5})$, représentative de la stature générale chez les Equoidea.

Voir tabl. 39.

● : *Plagiolophus*; ○ : EQDA sauf *Plagiolophus*.

cet accroissement de longueur s'est fait de façon plus rapide et beaucoup plus précoce que chez les Equidés chez qui la stagnation des grandes formes brachyodontes donne à l'évolution de la face l'aspect d'une fonction polynomiale. De la sorte, les *Plagiolophus* ont atteint dès l'Oligocène inférieur un développement facial équivalent à celui des Equidés au Miocène supérieur.

Le développement du secteur facial peut également être analysé en fonction de sa hauteur, pour laquelle j'ai retenu la variable HAPO, assez facile à mesurer de manière reproductible. Les données sont peu nombreuses pour *Plagiolophus* mais les nuages de dispersion semblent indiquer une quasi isométrie, qui ne s'écarte apparemment pas des normes moyennes des Equoidea (fig. 50).

Finalement l'allongement du splanchnocrâne peut être considéré comme une caractéristique habituelle chez les Palaeotheriinae, qu'ils partagent avec les autres Equoidea et beaucoup d'autres ongulés relativement modernisés. C'est le cas aussi pour *Leptolophus* (Remy 1998) et même pour les *Palaeotherium*. En effet, bien que le secteur préorbitaire soit plutôt court chez ces derniers, ils se situent à peine en-dessous de la courbe d'ensemble des Equoidea si l'on tient compte de la région faciale post-orbitaire (Remy 1992).

Développement facial et mode de locomotion

Cet allongement facial chez les Equoidea accroît le volume de la cavité nasale disponible pour le logement des cornets dont la fonction est le réchauffement, l'humidification et le dépoussiérage de l'air inspiré. Il est généralement considéré comme une réponse adaptative aux exigences physiologiques requises par l'hyperventilation liée à une locomotion de type cursorial (Remy 1998).

Le développement progressif de ce secteur chez *Plagiolophus* corrobore ainsi les conclusions que l'on a pu tirer de l'anatomie du squelette locomoteur (voir p. 167). Celle-ci est certes encore mal documentée et l'on ignore tout des formes primitives. Les espèces de l'Eocène supérieur *annectens* et *fraasi* possèdent déjà des autopodes plus élancés que chez *Palaeotherium*, avec un moindre appui sur les doigts latéraux, mais encore relativement trapus, avec des Mt III un peu plus courts que les Mc III et des articulations des membres assez peu rigides. Ce type de morphologie locomotrice peut être qualifié de subcursorial.

Par contre, les autopodes plus allongés et étroits, la longueur relative du fémur et le développement de son trochanter, la concavité de la crête iliaque et la forme élargie de la scapula confèrent une allure plus nettement cursoriale à l'espèce *P. minor*. Si l'on en juge d'après le caractère élancé de son astragale, la même qualification devrait être appliquée à *ministri*.

L'allongement progressif de la face parallélise cette évolution. Il y aurait donc eu effectivement, au cours de l'histoire du genre, un progrès d'ensemble vers l'adaptation à des déplacements rapides, voire même à la course. **A partir de formes peut-être déjà subcursoriales à l'Eocène moyen, on serait passé progressivement à des espèces ayant acquis un mode de locomotion plus rapide, voire même adaptées à la course,** sans doute en relations avec l'occupation de milieux plus ouverts (voir plus loin). Toutefois, à la fin de l'Oligocène inférieur les derniers *Plagiolophus*, *huerzeleri* et plus

encore, *javali* se sont alourdis et ont probablement délaissé quelque peu cette adaptation locomotrice.

Morphologie de la région faciale préorbitaire ou museau

La structure de la partie antérieure du secteur facial, qui correspond à ce qu'on nomme le museau, est caractérisée par la position de l'orbite et du foramen infra-orbitaire relativement à la rangée dentaire, par la longueur des DPC, par la largeur du secteur incisif, par l'allongement des os nasaux et la profondeur de l'échancrure nasale.

Diastèmes post-canins et forme de la région incisivo-canine

L'importance taxonomique et fonctionnelle de la longueur des DPC n'est plus à discuter (Franzen 1972, Brunet & Jehenne 1989). On a vu précédemment que le sous-genre nominal se distinguait par des DPC relativement plus longs que chez *Paloplotherium* (p. 177). Lorsqu'on réalise des diagrammes de répartition du DPC en fonction de la longueur de la rangée dentaire (L_{P2-M3}), on constate effectivement que la courbe des *Paloplotherium* se situe nettement en-dessous de celle des *Plagiolophus* s.s., au maxillaire ($a = -6,6$ au lieu de $-2,9$) comme à la mandibule (tabl. 39 à 41, fig. 51 et 52).

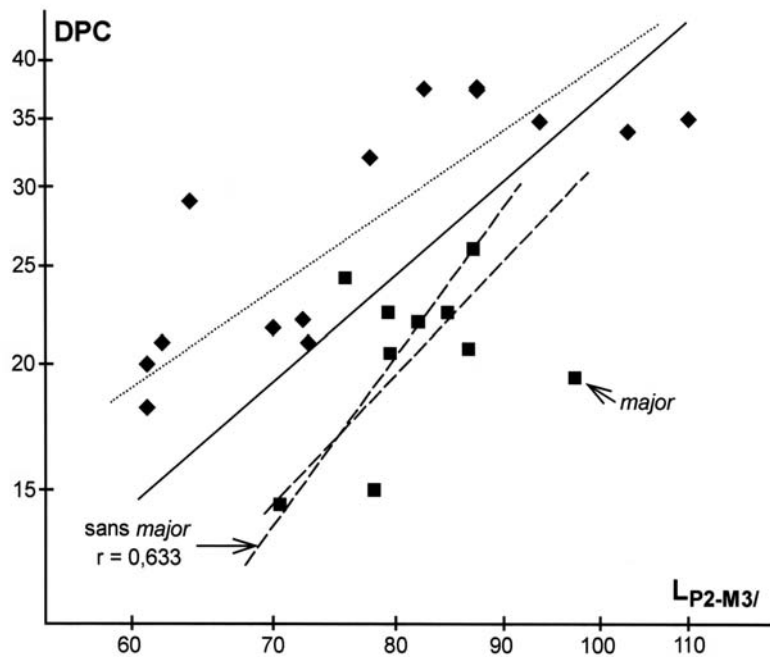


Fig. 51.— Allongement du DPC maxillaire en fonction de la longueur P2/-M3/ chez *Plagiolophus*.

Données individuelles. (Voir légende fig.19 et tabl. 39).

La pente d'allométrie est fortement positive dans les 2 cas, les grandes formes accroissent nettement la longueur de leurs DPC. Chez les *Paloplotherium* les mesures sont très dispersées, mais il semblerait qu'ils aient même tendance à accroître encore

plus la longueur de leurs diastèmes que le sous-genre nominal si l'on excepte *P. major*, qui est aberrant de ce point de vue (fig. 51).

Dans le temps, les 2 sous-genres se projettent assez bien dans le prolongement l'un de l'autre mais leur taux d'évolution est différent : à cause d'un accroissement de taille global moins marqué il n'est que de 0,02 darwin chez *Paloplotherium* au maxillaire contre 0,05 pour *Plagiolophus s.s.* (fig. 39); c'est une des inflexions de tendances qu'on a signalé précédemment (p. 184). D'après le spécimen retenu comme lectotype par Brunet & Jehenne, *Fraasiolophus* aurait fait partie des *Plagiolophus* à court DPC.

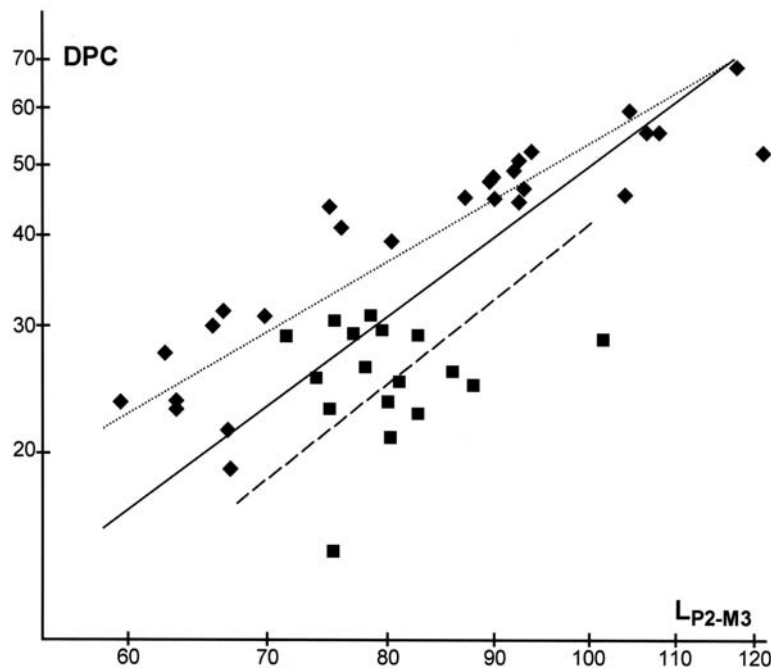


Fig. 52.— Allongement du DPC mandibulaire en fonction de la longueur P/-M/ chez *Plagiolophus*.

Données individuelles. (Voir légende fig. 19 et tabl. 39).

Quant à la région incisivo-canine, sa description doit trouver sa place ici puisqu'elle fait partie intégrante du massif facial. Mais la largeur relative de la partie antérieure du museau, l'implantation des incisives et leurs proportions sont aussi des critères d'appréciation du régime alimentaire et on sera amené à y revenir plus loin (voir p. 211).

Le critère pris en compte par Janis et Ehrhardt (1988) pour apprécier la finesse relative du museau est la largeur osseuse au niveau des canines supérieures comparée à la largeur de la voûte palatine entre les M2/. Selon ce critère, les *Plagiolophus* ont une largeur inter-canine nettement au-dessus de la moyenne des ongulés (fig. 53); ils seraient à considérer comme pourvus d'un museau large.

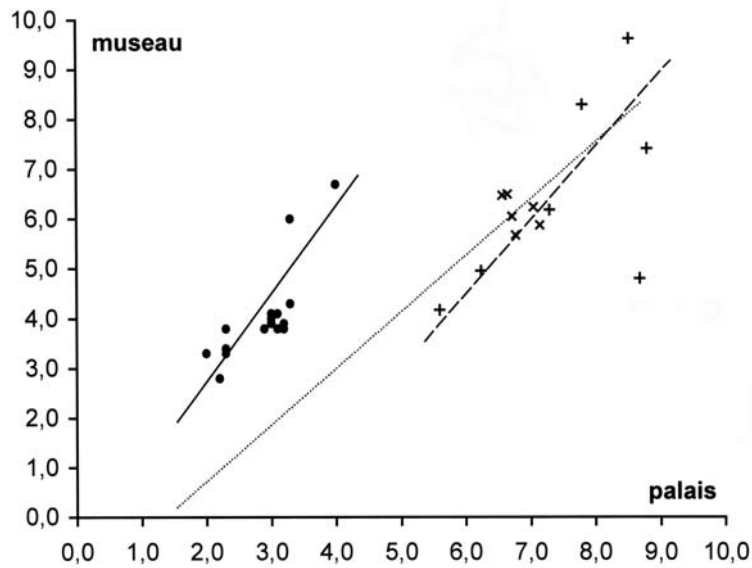


Fig. 53.— Relations allométriques entre la largeur du museau et celle du palais chez *Plagiolophus* comparativement à d'autres ongulés, à partir des données de Janis et Ehrhardt (1988: fig. 4).

Mesures en cm. (Voir tabl. 46).

• *Plagiolophus*.

× *Equus*; + autres Périssodactyles (Cératomorphes) (données de Janis et Ehrhardt).

Droites de régression: Artiodactyles sélénodontes; ----- Périssodactyles; ——— *Plagiolophus*.

Eisenmann (1998) retient quant à elle la largeur osseuse au niveau des canines inférieures relativement à la longueur de la symphyse mandibulaire. Les *Plagiolophus* présentent également à ce niveau un coefficient de corrélation assez élevé ($r = 0,764$) malgré une certaine dispersion des données; ils se situent pour la plupart entre la courbe d'ensemble des équidés et celle des tapirs (fig. 54); par suite, la pente d'allométrie des *Plagiolophus* ($b = 0,616$) est moins négative que celle des 2 autres groupes, équidés et tapirs.

Ces résultats sont à considérer cependant avec prudence. Les particularités du museau tout d'abord sont modulées en fonction de l'histoire évolutive des divers taxons (Janis & Ehrhardt 1988), et leur interprétation peut donc varier quelque peu et doit être confrontée à d'autres éléments d'appréciation. On sait aussi que, chez le cheval, l'âge influe sur la forme de l'arcade comme sur la proclivité des incisives (Montané & Bourdelle 1913: 524). En outre les valeurs relatives sont établies par comparaison avec des caractères eux mêmes variables et dont la signification adaptative n'apparaît pas clairement, longueur de la symphyse à la mandibule, largeur de la gouttière palatine au maxillaire. Ainsi, plutôt que de museau large, on pourrait parler de gouttière palatine étroite ou de symphyse courte. Si on prenait comme critère de la largeur du museau un paramètre plus statural comme la largeur maximale du crâne, on obtiendrait à n'en pas douter des résultats assez différents, ce qui ne m'a toutefois pas été possible de tester, avec le matériel souvent fragmentaire à ma disposition. Enfin, Brunet et Jehenne ont montré que le dimorphisme sexuel chez *P. ministri* jouait également un rôle dans la largeur du museau.

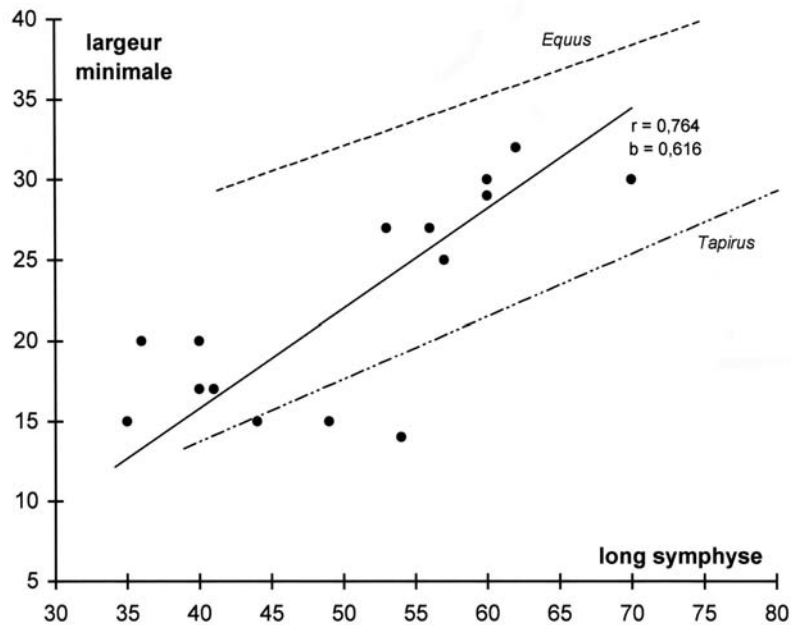


Fig. 54.— Largeur relative de la symphyse mandibulaire chez les *Plagiolophus* comparativement aux droites de régression des chevaux et des tapirs (Eisenmann 1998: fig.2).

Mesures en cm. (Voir tabl. 46).

D'autre part, celle-ci se trouve amplifiée chez *Plagiolophus* par la prééminence des canines à la différence de *Palaeotherium*. Et cette particularité perturbe peut-être l'appréciation du degré d'étroitesse fonctionnelle du museau.

En effet seules les I1/1 ont une orientation vraiment frontale et les dents apparaissent dans la plupart des cas très décalées en vue latérale, ce qui implique une certaine finesse du museau. Chez *huerzeleri* cependant l'arcade incisive apparaît moins arrondie et le museau relativement plus large que chez les autres espèces. Il semblerait enfin que la largeur du museau tende globalement à s'accroître dans le temps chez les *Plagiolophus*, mais avec une large dispersion des mesures et un taux d'évolution de 0,03 darwin (fig. 55).

En c o n c l u s i o n , on peut donc dire que le genre *Plagiolophus* pris dans son ensemble se caractérise par des DPC qui s'allongent en fonction de l'accroissement de taille et au cours de son évolution, sans hiatus entre les deux sous-genres. D'autre part, ces animaux présentent un museau relativement fin, mais qui tendrait à s'élargir chez les formes tardives. L'allongement progressif des DPC paraît indiquer une séparation toujours plus grande entre les fonctions de préhension et de mastication des aliments (Franzen 1972: 342), tandis que l'élargissement du museau pourrait correspondre à une sélectivité un peu moins moindre dans le choix de ceux-ci (voir plus loin).

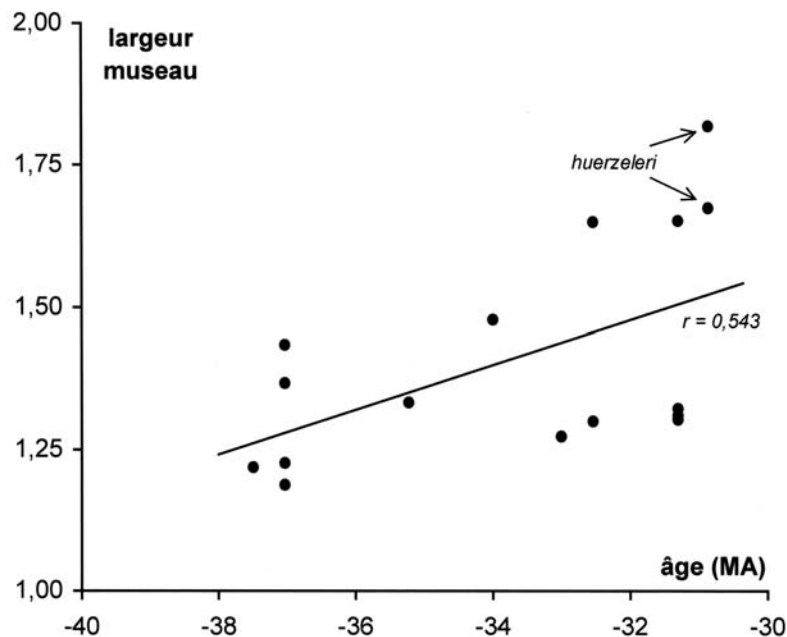


Fig. 55.— Evolution de la largeur relative du museau chez *Plagiolophus*.

Le paramètre retenu est le rapport entre la largeur du museau au niveau des canines et celle du palais entre les M2/ (Janis & Ehrhardt 1988). (Voir tabl. 46).

La pente de la droite de régression correspond à un taux d'évolution de 0,029 darwin.

Situation de l'orbite, du foramen infra-orbitaire et profondeur de l'échancrure nasale

Pour analyser la position de l'orbite, j'ai codé le point de projection de son bord antérieur sur la rangée dentaire, selon 13 niveaux de position (tabl. 44). Cette variable se révèle a priori très dispersée, non seulement à cause des variations spécifiques, mais aussi à cause d'une migration ontogénique de l'orbite, déjà évoquée (Remy 2000: 493; p. 156). Toutes espèces confondues, le rebord antérieur de l'orbite recule en moyenne de 5 à 6 unités conventionnelles au cours de la vie, soit un glissement vers l'arrière de l'ordre d'une dent à une dent et demie (fig. 42). Il semble cependant qu'à considérer une espèce particulière, la variation soit moins forte, si l'on en juge d'après l'exemple de *P. annectens*, seule forme suffisamment documentée de ce point de vue, et que ce recul soit de l'ordre de 3 unités conventionnelles, c'est à dire moins d'une longueur de dent.

Pour cerner la variabilité spécifique, il faut tenir compte de ce facteur ontogénique. Dans ce but, j'ai réévalué toutes les observations pour essayer de les ramener à un même âge individuel. En adoptant un gradient ontogénique moyen (variation de 5 unités) du même ordre que la définition conventionnelle du gradient d'usure en valeur absolue (5 unités), j'ai soustrait de chaque donnée la valeur d'usure pour obtenir une estimation de la position supposée de l'orbite lorsque l'individu était un jeune adulte ($U_{M3} = 0$).

La variabilité d'origine ontogénique étant ainsi virtuellement supprimée, et les valeurs ramenées en principe à leur niveau juvénile, on constate que le paramètre est

assez stable à l'intérieur d'une même espèce; il ne varierait que de 1,5 unités (du bord antérieur au mésostyle de M2 chez *P. cartieri*) à 2,5 unités (de la limite M1-M2 jusqu'à l'arrière du mésostyle de M2 chez *P. annectens* et *ministri*), avec toutes les réserves qu'impose évidemment le petit nombre d'observations. Quant aux variations interspécifiques, elles semblent *pro parte* corrélées à la stature générale: plus les formes sont grandes, plus leur orbite est située postérieurement (fig. 45).

Pour ce qui est de l'évolution dans le temps, la grande dispersion des données chez les *Paloplotherium*, ne permet pas de dégager de manière significative une tendance générale, en raison de la coexistence de plusieurs lignées probablement indépendantes. Il semblerait cependant que l'orbite ait plutôt tendance à se déplacer vers l'avant; déplacement qui apparaît assez bien et avec un coefficient de corrélation relativement élevé ($r = 0,613$) si l'on exclut *P. major*, aberrant de ce point de vue comme en ce qui concerne la longueur des DPC (fig. 39) ainsi que l'espèce *cartailhaci*, très différenciée. Au contraire, l'orbite tend à migrer vers l'arrière chez le sous-genre nominal ($r = 0,818$), en liaison avec le gradient de taille important observé dans ce dernier groupe (fig. 184), passant globalement du paracône de M1/ chez *minor* au niveau de M2/ à M3/ chez *huerzeleri*. Il semblerait donc qu'il y ait un certain renversement de tendance entre les deux sous-genres.

Pour ce qui est du foramen infra-orbitaire, on a déjà observé qu'il reculait au cours de la vie (Remy 2000). Sa position a été codée ici d'après son alignement au-dessus de la rangée dentaire, de la limite P3/-P4/ à la limite M1/-M2/. La répartition des données en fonction de l'âge, symbolisé par le degré d'usure de M3/, montre effectivement que, comme pour l'échancrure nasale et la position de l'orbite, il y a un recul ontogénique, qui a pour effet de raccourcir le canal infra-orbitaire (fig. 43). Mais on voit aussi que le FIO est globalement un peu plus reculé chez les *Paloplotherium* que chez *Plagiolophus s.s.* Et il est très reculé chez *Fraasiolophus*, à cause de la profonde concavité de la fosse malaire.

Que signifient en conclusion les déplacements de ces éléments morphologiques relativement aux rangées dentaires chez les deux sous-genres dont on peut suivre globalement l'évolution?

Au niveau du développement individuel, le recul ontogénique de l'orbite et du FIO, (ainsi que de l'échancrure nasale, voir ci-dessous) marquent chez eux une avancée relative de la série dentaire avec une concavité accrue de la paroi latérale du museau, à cause de l'apparition sur l'arcade de prémolaires plus réduites que les dents préexistantes. Cette évolution ontogénique existe aussi chez *Fraasiolophus*.

Par ailleurs, la tendance apparente au déplacement de l'orbite vers l'avant observée dans le temps chez *Paloplotherium* et la position assez avancée du FIO correspondraient en fait à un recul de la série dentaire lié à l'allongement progressif des DPC (*P. major* ne s'inscrivant toutefois pas dans ce schéma). Au contraire, et on peut dire ultérieurement, le recul de l'orbite et la position plus postérieure du FIO chez les *Plagiolophus s.s.* pourraient traduire une nouvelle avancée des dents accompagnant les progrès de l'hypsodontie, pour permettre le logement de molaires plus hautes et plus volumineuses.

Toutes ces transformations participent à un remodelage complexe de la face

au cours du temps, en liaison avec l'évolution du système masticatoire et notamment du bras de levier mandibulaire (voir p. 202).

Echancrure nasale, relief latéral du museau et fosses préorbitaires

Le creusement de l'ouverture nasale peut être codifié comme les structures précédentes en fonction de l'alignement avec les dents (tabl. 43, fig. 41). Un approfondissement de l'échancrure nasale au cours de la vie de l'individu est observé généralement, par exemple chez *huerzeleri* (Remy 2000). Par contre, au cours de l'évolution, l'échancrure nasale perd de la profondeur (voir p. 156), comme Stehlin l'avait déjà remarqué (1904b: 354). C'est une tendance d'ensemble présentant un coefficient de corrélation relativement faible à cause d'une forte variabilité spécifique, et en partie éclipsée par l'évolution ontogénique. Mais tandis que chez *Paloplotherium* l'évolution au cours du temps est très nette (à l'exception de *cartieri* aberrant pour ce caractère), elle n'est pas évidente dans le sous-genre nominal, de telle sorte que les *Paloplotherium* tardifs ont une échancrure moins profonde que bien des *Plagiolophus* s.s. L'importance de ce caractère retenu par Brunet et Jehenne (1989) pour distinguer *Paloplotherium* de *Plagiolophus* doit donc être quelque peu relativisée.

Bien qu'elle soit moins creusée que chez certains *Palaeotherium*, l'ouverture nasale reste cependant toujours relativement échancrée chez *Plagiolophus*, même chez le sous-genre nominal. Par comparaison avec les Equidés actuels chez qui cette échancrure livre passage à un diverticule cartilagineux, développé surtout chez les ânes et les zèbres, on peut supposer que sa fonction était identique chez les *Plagiolophus*. Et l'on admet généralement que ces diverticules pourraient avoir joué un rôle dans l'émission d'appels.

Quant au relief de la paroi latérale de la face, il est observable sur d'assez nombreux spécimens, appartenant aux espèces *ringeadei*, *ministri*, *huerzeleri*, *annectens*, *oweni* et *minor*; en raison de son état de conservation exceptionnel, le crâne de *P. minor* des Phosphorites permet notamment une observation particulièrement précise de cette région. Il existe chez tous ces animaux une concavité latérale du museau plus ou moins marquée, soulignée par un léger surplomb des os nasaux et le rétrécissement fréquent de leur partie moyenne, par la bosse canine et le rebord quelquefois épaissi de l'ouverture nasale, concavité accidentée en outre par le relief du canal dentaire en arrière du FIO, mais chez aucune de ces espèces je n'ai décelé de fosses préorbitaires bien délimitées de façon caractéristique ⁽⁴⁵⁾.

L'espèce *P. fraasi* tient à ce sujet une place à part, qui m'a paru justifier une distinction de niveau supra-spécifique. Cette forme se caractérise en effet par la présence apparemment constante d'une fosse préorbitaire malaire très profonde qui excave la racine antérieure du zygoma et se prolonge en avant jusqu'au niveau de P4/. On ignore toutefois son extension dorsale et si elle était associée à une fosse préorbitaire lacrymale.

Gregory (1920) considère la fosse malaire comme la zone d'insertion du muscle releveur de la lèvre supérieure (m. maxillo-labialis) dans les reconstitutions musculaires

⁴⁵ La présence d'une fosse préorbitaire chez *curtisi*, supposée par Hooker (1986 : 361) me paraît des plus douteuses (voir p. 103).

qu'il propose pour plusieurs équidés fossiles par analogie avec le genre *Equus* (*E. caballus*, *E. grevyi*). Chez *P. minor* cette insertion pourrait se situer au niveau d'une très faible concavité en avant du zygoma entre le bord antérieur de l'orbite et le FIO. La fosse creusée beaucoup plus profondément dans cette zone chez *P. fraasi* dénoterait un développement particulièrement marqué de ce muscle, plus important que chez les autres plagiolophes, et qui correspondait peut-être à une plus grande mobilité de la lèvre supérieure, favorisant une meilleure préhension des aliments et éventuellement le choix des végétaux à prélever. J'ai donnée jadis la même interprétation pour le creusement de la racine antérieure du zygoma chez certaines espèces de *Palaeotherium* (Remy 1992).

Allongement des os nasaux

Le prolongement vers l'avant de l'extrémité libre des nasaux serait également d'après Brunet et Jehenne un caractère distinctif entre les 2 groupes de plagiolophes, les *Plagiolophus* s.s. étant caractérisés par des os nasaux plus allongés que *Paloplotherium*.

Il faut d'abord noter que ce dernier groupe est très mal documenté à ce sujet. On ne connaît la longueur des nasaux que chez les espèces *annectens* et *oweni*. On n'a observé l'extrémité des os nasaux chez aucune des autres espèces rapportées à ce sous-genre. Sur le crâne de *P. annectens* d'Euzet figuré par Depéret ou sur le crâne du Quercy (Qu-7355), l'os nasal ne dépasse pas le niveau du bord distal de la canine; mais sur un autre crâne d'Euzet (StH-2612) il atteint le niveau de I3/ et chez *P. oweni*, il va même jusqu'à la I2/.

Quant au sous-genre nominal, si *ministri* et *huerzeleri* ont des nasaux très allongés qui atteignent I3/ ou même le prosthion, ils ne sont pas beaucoup plus longs que sur les crânes d'*annectens* chez *P. minor* et *ringeadei*, puisqu'ils s'alignent sur l'alvéole de C/. En fait, d'importantes variations individuelles intraspécifiques et des variations ontogéniques (Remy 2000) se superposent à une variabilité interspécifique certaine.

Il ne semble donc pas y avoir de différence fondamentale entre les 2 sous-genres de *Plagiolophus*; toutes les observations disponibles montrent des animaux pourvus d'os nasaux allongés. On peut noter seulement une tendance globale à un certain allongement au cours de l'évolution du genre.

De grandes disparités dans le degré d'avancement des os nasaux existent aussi chez les diverses familles de Périssodactyles. A l'Eocène inférieur, des genres comme *Hallensia*, *Hyracotherium*, *Pliolophus*, *Propachynolophus* (inédit), ont des os nasaux qui s'avancent jusqu'au niveau de I2/ ou du prosthion. Cette situation archaïque est conservée par les Rhinoceroidea et les Brontotherioidea.

Pour ce qui est des autres genres de Palaeotheriidae, ce caractère n'est connu que chez les *Propalaeotherium* allemands qui possèdent également de très longs nasaux ⁽⁴⁶⁾ et chez les *Palaeotherium* où ils varient de I3/ jusqu'à la limite P1/-P2/ (Remy 1992).

Chez les Equidés les variations sont limitées de l'aplomb de I1/ jusqu'au bord

⁴⁶ Voir Haupt 1925, Matthes 1977, et Franzen 1980, 1995.

distal de C/.

Quant aux Tapiroidea, ils ont connu apparemment une dérive très progressive. Si *Homogalax* a des os nasaux projetés jusqu'au prosthion comme les autres bêtes de l'Eocène inférieur, et comme cela perdure chez les Lophiodontidae, ils ne dépassent pas le milieu du DPC à l'Oligocène chez *Protapirus*, le niveau de P1 chez *Miotapirus* au Miocène moyen, et chez le tapir actuel ils sont réduits jusqu'à l'aplomb de P2/ ou P3/.

En conclusion, il apparaît que les *Plagiolophus* ne se singularisent pas par rapport aux autres Equoidea; l'allongement de leurs os nasaux restent dans les mêmes limites que chez les Equidés; d'après la documentation disponible actuellement on ne peut absolument pas dire que certains *Plagiolophus* aient développé une tendance à la rétraction de ces os comme chez les tapirs. L'extrémité libre des os nasaux est toujours longue, s'étendant au moins jusqu'au dessus du bord distal de la canine et parfois jusqu'au prosthion. Les variations sont partagées par les 2 sous-genres et ne semblent pas impliquer de différences fondamentales entre eux. **Aucune observation ne vient donc soutenir l'hypothèse émise par Brunet et Jehenne que les *Paloplotherium* auraient possédé une trompe tandis que le museau des *Plagiolophus* s.s. aurait plutôt affecté la forme d'un groin.**

FONCTION MASTICATOIRE ET REGIME ALIMENTAIRE

La morphologie et l'histologie dentaires ayant été analysées dans un précédent chapitre (voir p. 122 sv.), on tentera de synthétiser ici, avec l'appoint des données ostéologiques, les caractères du système masticatoire.

Musculature masticatrice

Volumes relatifs des muscles

Les descriptions de crânes ont déjà mis en lumière certaines données concernant l'importance relative des deux séries de muscles masticateurs les plus accessibles à l'observation sur du matériel fossile, et dont le rôle fonctionnel est quelque peu différent (Turnbull 1970, Fortelius 1985), à savoir le groupe masséter et le groupe temporal.

En effet, comme chez *Palaeotherium*, mais à la différence de *Leptolophus*, la largeur maximale du crâne est reportée chez *Plagiolophus* assez en arrière, juste en avant des articulations squamoso-mandibulaires. Cette situation va de pair avec la présence de larges fenêtres temporales et avec des arcades zygomatiques relativement grêles. D'autre part, les branches montantes de la mandibule ne sont pas très hautes, comparativement aux équidés, et assez larges au niveau articulaire. Ces observations dénotent a priori un développement important du muscle temporal, comparativement au masséter. L'importance relative des ptérygoïdiens est plus difficile à mettre en lumière, bien qu'ils aient pu jouer un rôle important dans les processus masticatoires comme le suggère la profonde concavité fréquemment observée sur la face interne de l'angle mandibulaire (voir plus loin).

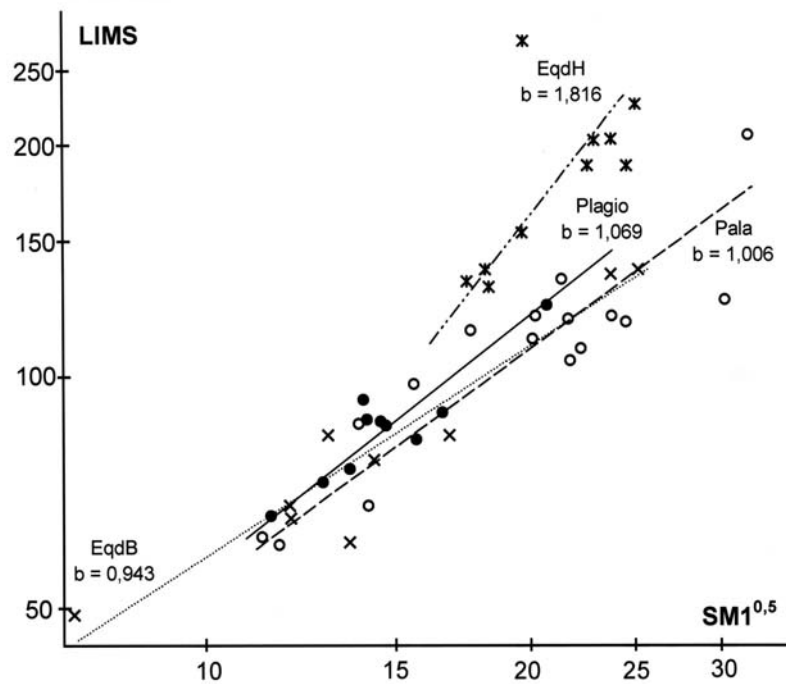


Fig. 56.— Relations allométriques entre la longueur d'insertion du muscle masséter (LIMS) et la surface de M1/ ($SM1^{0,5}$), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

(Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

Pour quantifier les relations masséter/temporal, j'ai étudié en premier lieu sur des graphiques bivariés, comme précédemment (Remy 1992, 1998), la régression de deux paramètres représentatifs de la longueur des insertions sur le crâne, respectivement LIMS pour le masséter et LFT pour le temporal, dont on peut penser qu'ils reflètent indirectement les masses musculaires en présence (Radinsky 1984: 9).

On observe chez *Plagiolophus* que la régression de LIMS sur les données staturales, $SM1^{0,5}$ et $SMST^{0,5}$, n'est que faiblement positive et proche de l'isométrie (tabl. 39, fig. 56 et 57) avec de bons coefficients de corrélation ($r = 0,84$). Les données concernant l'allométrie de LFT sont par contre très dispersées et ne permettent pas de définir une tendance.

Mais, comme chez *Palaeotherium*, le genre *Plagiolophus* se caractérise aussi par une allométrie nettement négative de LIMS sur LFT (fig. 58), alors que Equidés brachyodontes sont plus proches de l'isométrie et que les Equidés hypsodontes se singularisent par une allométrie fortement positive.

Ces résultats semblent indiquer qu'une augmentation de la puissance masticatrice chez les grands plagiolophes aurait été obtenue plutôt par un certain degré de développement du muscle temporal comparativement au masséter.

Bras de résistance du levier articulaire

Parallèlement à la notion de masses musculaires que reflètent ces données, une estimation de l'efficacité du travail musculaire doit être recherchée à partir d'un autre

groupe de paramètres, à savoir d'une part l'allongement relatif du bras de résistance dont PGM1 et AMM1 sont représentatifs, respectivement sur le crâne et sur la mandibule, et d'autre part les moments des muscles masticateurs, dont j'ai pris comme critères MMM et MMT (tabl. 2).

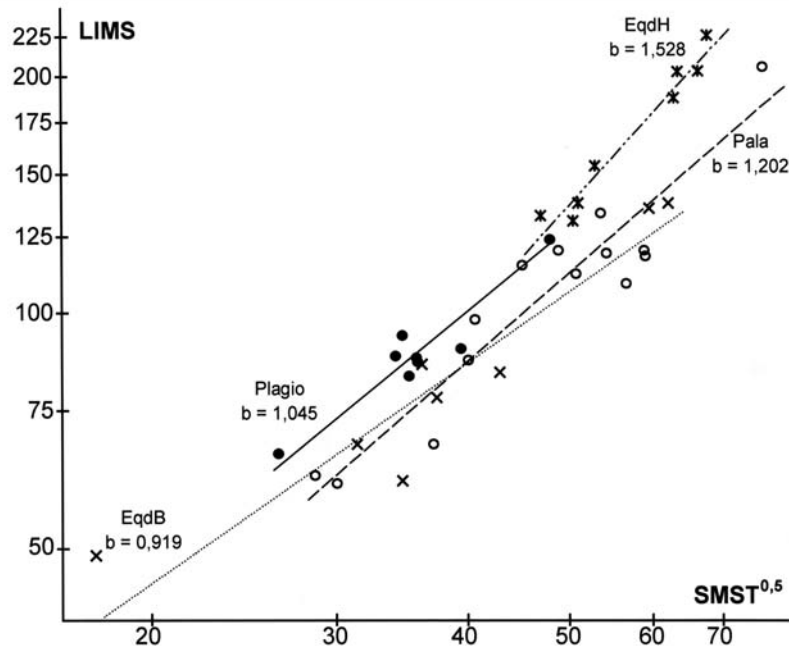


Fig. 57.— Relations allométriques entre la longueur d'insertion du muscle masséter (LIMS) et la surface masticatoire ($SMST^{0,5}$), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

(Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

On sait que les Equidés hypsodontes présentent une allométrie de PGM1 fortement positive, probablement due au rehaussement du secteur alvéolo-dentaire lié à l'acquisition de l'hypsodontie, alors que chez les autres Equoidea ce paramètre se développe de manière à peu près isométrique (Remy 1992). Les *Plagiolophus* montrent une relation intermédiaire, avec une pente d'allométrie de 1,26 à 1,29 (tabl. 39, fig. 54, 59).

Cet allongement du bras de résistance, a priori défavorable à l'efficacité musculaire, doit cependant recevoir, à mon avis, une interprétation différente de celle retenue pour les Equidae hypsodontes. Comme dans le cas de *Leptolophus* en effet, la réduction des prémolaires et le développement des dernières molaires déplacent chez *Plagiolophus* le "centre de gravité" de l'application des forces masticatoires. On peut donc considérer, me semble-t-il, que cet allongement apparent du bras de résistance, lié certainement, dans ce cas aussi, à l'acquisition d'une certaine hypsodontie, à l'instar des Equidae, n'a pas eu d'effet négatif sur l'efficacité masticatoire.

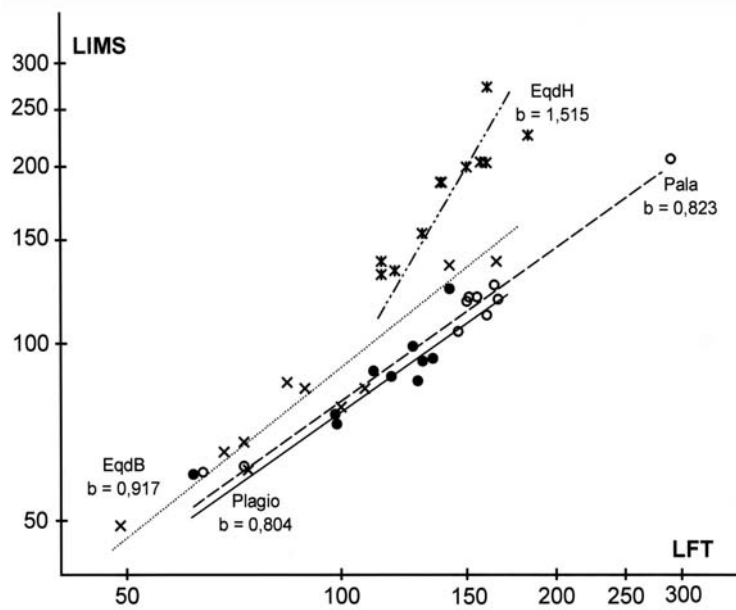


Fig. 58.— Relations allométriques entre la longueur d'insertion sur le crâne du muscle temporal (LFT) et celle du masséter (LIMS), chez les Equoidea.

(Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

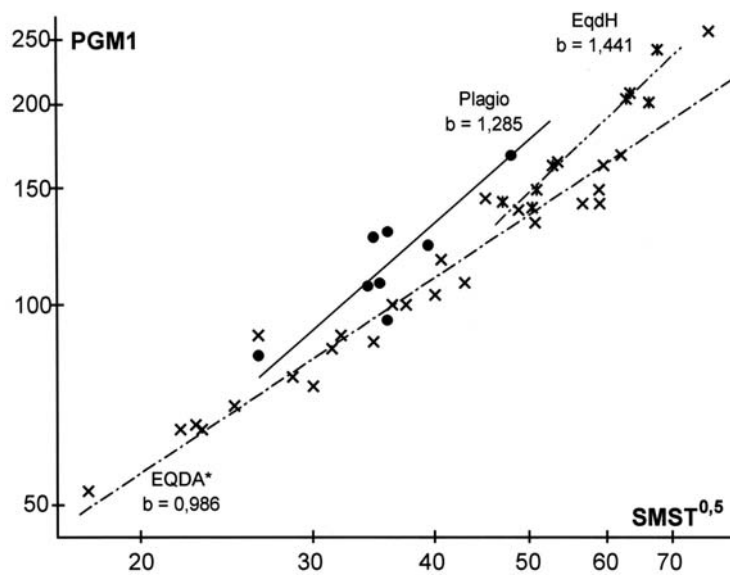


Fig. 59.— Relations allométriques entre la longueur du bras de résistance (PGM1) et la surface masticatoire (SMST^{0,5}), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

EQDA* : ensemble des Equoidea sauf *Plagiolophus* et les EqdH. (Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

Moments des muscles

En outre, tandis que chez l'ensemble des Equidae, le moment du masséter MMM évolue positivement par rapport à l'allongement du bras de résistance mesuré sur la mandibule (AMM1) et que celui du temporal MMT décroît (Remy 1992), les moments des 2 muscles présentent une allométrie nettement positive chez le genre *Plagiolophus* (tabl. 39, fig. 60, 61). Mais le moment du temporal s'accroît plus fortement que celui du masséter de telle sorte que la pente d'allométrie de MMM sur MMT est légèrement négative (fig. 62), alors qu'elle est fortement positive chez tous les Equidae.

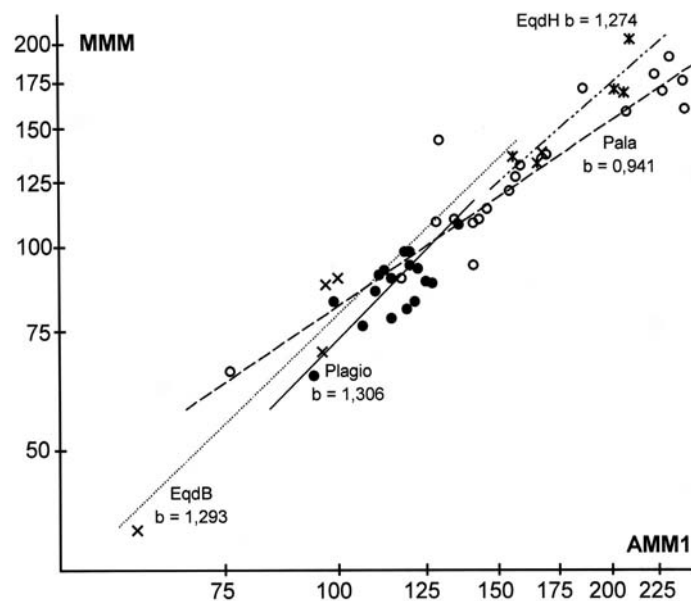


Fig. 60.— Relations allométriques entre le moment du muscle masséter (MMM) et la longueur du bras de résistance (AMM1), chez les Equoidea.

(Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

Conclusion

Sur le plan des masses musculaires relatives, il semble y avoir une tendance au développement du temporal par rapport au masséter chez les grandes formes, comme chez *Palaeotherium* mais à l'inverse des Equidés hypsodontes et de *Leptolophus*. Sur le plan de l'efficacité musculaire, tandis que le bras de résistance ne subit que peu de changements, comme chez les autres Palaeothériidés, on constate chez les *Plagiolophus* un développement des moments des 2 muscles.

A l'inverse des Equidae chez qui le masséter progresse fortement tandis que le temporal régresse, on observe finalement chez *Plagiolophus* une amélioration fonctionnelle des deux muscles avec prédominance du temporal ⁽⁴⁷⁾. Le genre

⁴⁷ On ne peut certes pas mettre en évidence d'évolution globale de la musculature dans le temps chez ces animaux car l'accroissement de taille n'est pas monolinéaire chez eux et que les mesures, trop peu nombreuses, restent en outre dispersées à chaque niveau biochronologique. Ce qu'on peut observer, ce sont seulement des phénomènes allométriques liés à l'accroissement de taille.

Plagiolophus fait ainsi preuve d'originalité dans le mode de répartition des forces de la mastication en parallèle avec l'accroissement de taille. Cette stratégie de modernisation de la musculature masticatrice est en effet plutôt inhabituelle chez les ongulés (Turnbull 1970).

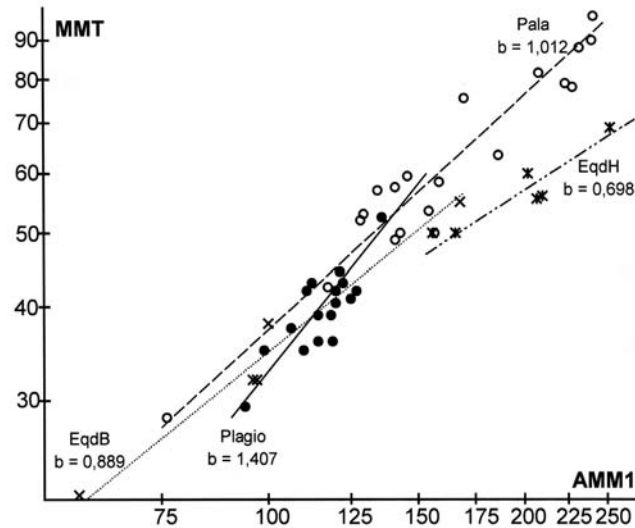


Fig. 61.— Relations allométriques entre le moment du muscle temporal (MMT) et le bras de résistance (AMM1), chez les Equoidea.

(Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

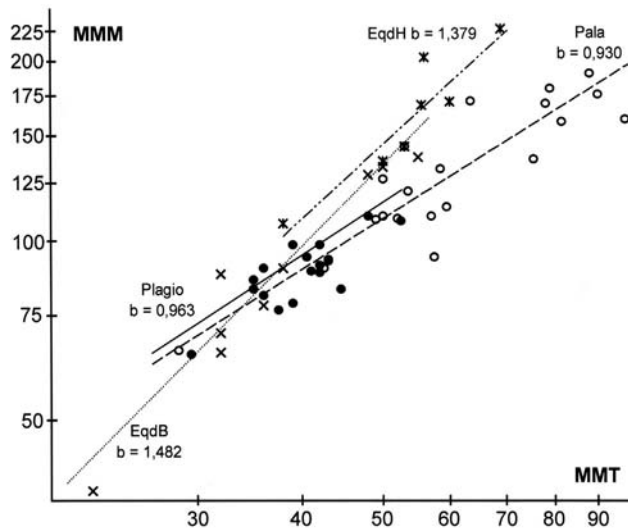


Fig. 62.— Relations allométriques entre le moment du muscle masséter (MMM) et celui du temporal (MMT), chez les Equoidea.

(Voir légende fig. 47 et tabl. 39).

Cinétique mandibulaire et cycle masticatoire

Données ostéologiques chez Plagiolophus minor

La région des articulations squamoso-mandibulaires (ATM) n'est pas connue chez toutes les espèces, mais seulement chez *P. minor*, *ringeadei*, *ministri*, *huerzeleri*, *annectens* et *curtisi*. Elle se caractérise dans tous les cas par une forte obliquité dorso-latérale dans le plan transversal et par une forte convexité dorsale du condyle mandibulaire. Cette disposition particulière, qui ne se retrouve pas chez les Equidés hypsodontes, mais est partagée par d'autres Palaeotheriidae, (*Palaeotherium*, *Leptolophus*...) ne peut pas manquer d'avoir une incidence sur la cinétique mandibulaire et sur le déroulement du cycle masticatoire.

Pour essayer de comprendre la dynamique de ce système, on partira de la tête de *P. minor* du musée de Montauban (Ma-PhQ-349) dont l'état de conservation est exceptionnel et qui n'a pas subi la moindre déformation. Bien que brisé (voir p. 38), ce spécimen est suffisamment complet pour permettre une reconstitution du secteur alvéolo-dentaire et des articulations squamoso-mandibulaires dans leurs relations exactes.

Deux indices définis par Fortelius (1985) permettent une première qualification du type masticatoire. L'indice d'anisodontie ADI, qui quantifie la différence de largeur des dents jugales inférieures et supérieures, est de 1,83 sur ce spécimen. Il se révèle proche de la moyenne des ADI des différentes espèces de *Plagiolophus*, calculées à partir des moyennes des mesures de largeur des M1/et M/1 (tabl. 47) et de la valeur moyenne retenue par Fortelius pour un groupe (non précisé) de 11 Palaeothériidés (o.c., tabl. 11 : 1,77). Quant à l'indice d'anisognathie AGI, qui est fonction de la différence de largeur des arcades dentaires, je l'ai évalué à 1,30 au niveau des M1, à partir d'une reconstitution complétée de la mandibule.

Avec ces deux indices, *P. minor* s'intègre bien, à proximité de *Leptolophus*, sur le graphique établi par Fortelius (op. cit. : fig. 29) dans le groupe des formes bunodontes et lophodontes, présentant une morphologie occlusale impliquant une mastication biphasée (Kay & Hiiemäe 1974, cités par Fortelius 1985). Un profil occlusal réalisé dans les mêmes conditions que pour *Leptolophus* (Remy 1998 : fig. 21) donne pour la M1/ de ce spécimen un angle de 139°, une valeur conforme à ce que j'avais observé chez différents autres spécimens de *Plagiolophus*.

Les déplacements mandibulaires au cours du cycle masticatoire

On peut essayer de décrire à partir de ces diverses données anatomiques le déroulement d'un cycle masticatoire chez *P. minor*, qui débute par la phase de fermeture à partir d'une position centrée. Pour amorcer le broyage des aliments par la mise en contact des dernières molaires sur leur bord externe, et à cause du degré relativement important d'anisognathie, l'articulation du côté travaillant doit effectuer une rotation autour d'un centre situé en avant de l'APG, tout en glissant légèrement vers l'extérieur, tandis que le condyle mandibulaire du côté balançant se déplace vers l'avant; à ce moment, les dents jugales antérieures de la mandibule sont déplacées en-dehors de l'arcade dentaire supérieure. Depuis cette position extrême, la mandibule va revenir vers l'occlusion centrée, ce qui permettra aux molaires plus antérieures d'entrer en fonction

l'une après l'autre, et aux prémolaires inférieures de repasser en-dedans de l'arcade. Au fur et à mesure de cette progression, le condyle balançant recule et le condyle travaillant tourne, tout en glissant vers l'intérieur. En raison de l'inclinaison médio-ventrale de l'ATM, ce mouvement latéral tend à abaisser la mandibule du côté travaillant, ce qui accompagne la phase II du broyage des aliments sur la partie interne du dièdre occlusal des molaires, jusqu'au retour en position d'occlusion centrée clôturant le cycle, qui se reproduit ensuite de manière identique de l'autre côté des mâchoires.

Au dièdre de la face occlusale des dents jugales supérieures correspond ainsi l'angulation entre les parties interne et externe du condyle mandibulaire ⁽⁴⁸⁾. Chez les Equidés hypsodontes, qui ont une mastication de type monophasé (Fortelius 1985), il n'y a pas cette composante ventrale du déplacement latéral de la mandibule à la fin du cycle et les surfaces articulaires n'ont pas, en conséquence ce profil transversal à double pente d'orientation.

Séquence de l'activité musculaire au cours du cycle

Pour ce qui est de l'activité musculaire, on a vu que le degré important d'anisognathie imposait de larges mouvements latéraux de la mandibule, qui impliquent habituellement chez les ongulés une prédominance du masséter superficiel et des ptérygoïdiens sur le temporal et le masséter profond (Crompton & Hiiemäe 1969, cités par Fortelius 1985). L'originalité de *Plagiolophus* tient justement au développement important du temporal et à sa prédominance sur le complexe masséterin, ce qui laisse donc supposer que les mouvements de diduction de la mandibule étaient en grande partie conditionnés par l'activité du groupe ptérygoïdien.

On ne peut toutefois que schématiser grossièrement l'activité musculaire au cours de ces déplacements complexes de la mandibule durant le cycle masticatoire. Comme chez les autres ongulés, les mouvements verticaux de fermeture qui assurent la pression sur le bol alimentaire devaient être assurés par l'ensemble des divers muscles adducteurs de la mandibule, essentiellement du côté travaillant, mais avec une prévalence du temporal chez *Plagiolophus*. La phase I de cisaillement du bol alimentaire faisait alors intervenir en outre, pour le déplacement latéral du condyle travaillant, une contraction du masséter travaillant et du ptérygoïdien interne balançant et pour le déplacement antérieur du condyle balançant, une contraction du ptérygoïdien latéral balançant, avec un relâchement des muscles antagonistes. A partir de cette position, la rotation centripète de la mandibule amorçant la phase II du cycle devait être obtenue par le renversement progressif de l'action de ces différents muscles; le glissement latéral centripète du condyle, pourrait avoir été favorisé à ce moment par la contraction du ptérygoïdien latéral travaillant.

Le cycle masticatoire dentaire

On a déjà noté que la phase I du cycle masticatoire débutait au niveau des dernières molaires, là où la pression exercée par les muscles est la plus forte. Le

⁴⁸ Le condyle mandibulaire présente une forme similaire chez *Arsinoitherium*, mais cette morphologie joue un rôle tout à fait différent et beaucoup plus inhabituel dans les processus masticatoires. Court (1992) est arrivé à la conclusion qu'elle permettait une mastication uniphasee au niveau des molaires, et biphasée au niveau prémolaires, grâce à un déplacement latéral de l'ATM..

caractère dissymétrique de l'hypsodontie des dents supérieures donne une inclinaison dorso-médiane à leur face occlusale qui provoque un effet de cisaillement lors de la pression des dents inférieures sur l'ectolophe. Le bol alimentaire se trouve déchiqueté jusqu'à ce que s'établisse un étroit contact dent sur dent, dont le témoignage est fourni par des facettes d'usure nettes avec des stries rectilignes bien marquées (attrition). Cette action sécante est relayée par le passage successif sur les crêtes d'émail des lophes internes presque alignées parallèlement à l'ectolophe, du moins sur les dents peu usées. Cependant même sur les dents usées, les crêtes d'émail des lophes internes sont épaisses et relativement très obliques chez *Plagiolophus minor*.

L'émail présente une structure adaptée à supporter ces fortes surcharges, non seulement grâce à ses bandes de Schreger bien marquées (quoique moins régulières que chez *Palaeotherium*), et qui sont destinées à empêcher la propagation de fissures, mais aussi grâce à des prismes de type II séparés par de l'émail radial intermédiaire dont les cristallites sont perpendiculaires aux prismes, ce qui est également un facteur de résistance à l'abrasion en permettant qu'il y ait toujours des cristallites perpendiculaires au choc abrasif (Rensberger et v. Koenigswald 1980) (voir p. 148). Par ailleurs, l'abrasion de la dentine est ralentie par la présence de dentine péricanaliculaire dont le degré de développement est particulièrement important chez *Plagiolophus*.

Au fur et à mesure que des dents plus antérieures prennent le relais de cette phase I de la mastication, les dents postérieures poursuivent l'écrasement et le malaxage des végétaux et accèdent progressivement à la phase II où la pression masticatoire est moins forte. J'ai pu constater que dans la partie interne des dents jugales supérieures, la structuration de l'émail est en effet moins importante (Remy 1976). A ce niveau, il n'y a pas non plus de facettes d'usure; l'émail des cuspides internes est très arrondi et pratiquement poli (abrasion), indices d'une trituration moins violente.

Il semble enfin que, comme chez *Leptolophus*, les prémolaires n'aient pas joué un rôle important dans la mastication des aliments, d'après leur petite surface occlusale et d'après ce qui ressort de la cinétique mandibulaire. Il est probable que leur fonction ait été limitée essentiellement à une guidance de la mandibule dans son mouvement centripète.

Le régime alimentaire

Le régime alimentaire de Plagiolophus minor

Ce caractère accessoire des prémolaires, ou au moins de P2 et P3, dans l'activité masticatoire tempère la valeur qu'on doit accorder au degré d'hypsodontie, relativement élevé, atteint par ces animaux. On sait que l'utilité fonctionnelle de l'hypsodontie est de prolonger la durée de vie de la dent, en dépit d'une forte abrasion, et qu'elle est donc en principe un élément d'estimation du régime alimentaire pour des espèces fossiles. Dans la mesure où la performance de la mastication a dû s'exercer pratiquement sur 4 dents seulement par héli-arcade chez *Plagiolophus*, ceci a nécessairement accru la rapidité de l'usure de ces dents. Au regard du régime alimentaire, le volume dentaire soumis à l'abrasion était proportionnellement moins grand que si la série dentaire jugale avait comporté 6 dents molariformes comme chez les Equidés, ou même comme chez

Palaeotherium, et par suite le degré d'hypsodontie est moins significatif ⁽⁴⁹⁾.

Cependant le type de mastication comportant une action sécante avec des crêtes d'émail alignées en phase I, ("puncture crushing" des auteurs anglo-saxons ou "shearing"), associée au malaxage en phase II sur la partie interne des dents ("chewing" ⁽⁵⁰⁾) peut être qualifié de ectolophodonte, voire de sélénolophodonte, ce qui sous-entend a priori une bonne aptitude à adopter une alimentation à base de végétaux relativement fibreux et coriaces.

La forme du museau doit aussi être prise en considération. En règle générale, les ongulés tondeurs d'herbe ("grazers") ont des museaux plus larges que les brouteurs de feuilles ("browsers"). Ceux-ci ont également des incisives centrales plus larges que les latérales, contrairement aux premiers dont les incisives tendent à être toutes de même taille. La finesse du museau améliore notamment la sélectivité dans le choix des aliments (Janis & Ehrhardt 1988, Janis 1995, Eisenmann 1998). Or le museau de *P. minor* est relativement fin avec des rangées dentaires arrondies et la longueur du bord libre des incisives est peu différenciée.

Tout ceci amène à conclure que ***P. minor* devait être adapté à un régime alimentaire de type mixte, se nourrissant encore de feuillages tendres mais peut-être aussi d'herbages fibreux et relativement coriaces ("folivore B" in Janis 1995), soit par opportunisme, soit en raison de changements environnementaux, saisonniers par exemple.**

Cette hypothèse se trouve confortée par le type d'usure de l'ectolophe des molaires supérieures suivant l'analyse d'usure ("mesowear analysis") proposée par Fortelius et Solounias (2000). *P. minor* se range dans le groupe à haut relief occlusal avec une faible angulation entre postpara- et prémétacrista, et des sommets de cuspidés arrondies, morphologie qui correspond principalement au type d'animaux adoptant une alimentation mixte ("mixed feeders").

Le cou relativement allongé de ces animaux leur permettait d'ailleurs de s'attaquer à différents strates de la végétation, mode alimentaire compatible avec ce régime mixte, tandis que le surplomb et la puissance des crêtes nuchales suggèrent la possibilité de puissants mouvements de la tête vers l'arrière pour arracher une portion de bol alimentaire.

Evolution de la diète du genre Plagiolophus au cours de son histoire

Le régime alimentaire des espèces les plus anciennes, *P. cartieri*, *lugdunensis*, *casasecaensis*... peut être déduit de leur morphologie dentaire, la documentation ostéologique les concernant étant par ailleurs des plus réduites, sinon nulle. Les dents jugales ont une faible hauteur de couronne chez *P. cartieri*, on a vu qu'elles étaient parfois à peine moins brachyodontes que celles des *Propalaeotherium*. Il n'y a pas de

⁴⁹ Quant au développement du cément coronaire, je pense qu'il est lié plus directement au développement de l'hypsodontie qu'au régime alimentaire ou à des conditions environnementales particulières (Remy 1998 : 96).

⁵⁰ Janis (1979) préfère le terme de "shredding" (de shred, déchirer en lambeaux) pour qualifier la phase II de la mastication chez les ongulés herbivores. Cependant, le polissage et le caractère arrondi des crêtes internes des molaires de *P. minor* évoquent plutôt un malaxage.

cément coronaire. La dentition est moins hétérodonte que chez *Plagiolophus minor*, les dernières molaires moins allongées et les prémolaires moins réduites. La lophodontie est moins prononcée et l'échancrure de l'ectolophe entre para- et métacône est plus accentuée. Enfin, les molaires supérieures ont des faces occlusales moins resserrées avec des crêtes transverses moins obliques.

Le schéma dentaire correspond au type trilophodonte selon la terminologie de Fortelius (1985). Associé à la faible hauteur de couronne, il indique des animaux typiquement brouteurs de feuilles ("browsers") que Janis (1995) classe dans la catégorie des "folivores A". Leur régime alimentaire devait être composé principalement de feuillages et peut-être encore de fruits, avec une proportion peu importante d'éléments fibreux. C'est un régime sans doute voisin de celui qu'on a pu retrouver fossilisé dans le caecum des *Propalaeotherium* de Messel (Franzen 1995).

Des différences spécifiques ont pu cependant intervenir. Les dents de *Plagiolophus lugdunensis* sont plus lophodontes et semble-t-il un peu plus hautes que celles de *cartieri*, ce qui a pu avoir une incidence sur la diète. A l'Eocène supérieur, *P. annectens* présente une morphologie assez voisine de celle de *minor*. Les caractères osseux du système masticateur, insertions musculaires et ATM, sont très proches, le museau présente une largeur équivalente. Cependant la dentition est un peu moins hypsodonte et les cuspidés des molaires moins allongées et moins resserrées dans le plan frontal, ce qui correspond sur le plan fonctionnel à un état qui se rapprocherait un peu de celui des espèces de l'Eocène moyen. Mais on sait aussi, au contraire, que dès le niveau MP 16, *P. mamertensis* n.sp. a acquis précocement une forte hypsodontie et des faces occlusales très étroites sur les molaires supérieures.

Quant aux formes oligocènes, elles montrent conformément aux gradients allométriques mis en évidence précédemment, de nouveaux progrès comparativement à *P. minor*. Progrès dans le taux d'hypsodontie qui s'accompagne de dépôts de ciment coronaire plus épais; accroissement de taille des dernières molaires où s'exercent les pressions masticatoires les plus fortes; accentuation de l'allongement et de l'alignement des cuspidés des molaires supérieures parallèlement à l'ectolophe, avec une étroitesse accrue des faces occlusales, ce qui est une structure originale favorable au travail de cisaillement du bol alimentaire sur les dents neuves, en orientant les crêtes perpendiculairement au mouvement masticatoire, comme chez les "grazers" (Fortelius 1985 : 19). Progrès de la musculature masticatrice aussi, tendance globale à l'allongement des DPC et un certain aplatissement de la rangée des incisives chez *P. huerzeleri*.

Ces nouveaux acquis me paraissent correspondre à une aptitude à déchiqueter des végétaux plus fibreux et plus coriaces, avec une moindre sélectivité, une accentuation de l'orientation vers l'exploitation d'un environnement végétal plus ingrat, vers une diète à base de plantes herbacées plutôt que de feuillages.

Ainsi, au cours de sa longue histoire, le genre *Plagiolophus* serait passé du statut de brouteurs de feuilles ("browsers") à celui de tondeurs d'herbes ("grazers"). Etant entendu que cette tendance globale a pu s'accompagner de variations spécifiques et de décalages chronologiques, eu égard aux conditions de milieux rencontrées localement. Il serait souhaitable à ce propos qu'une étude fonctionnelle plus particulièrement centrée sur l'espèce *ministri*, si abondamment représentée à

Villebramar, soit entreprise.

ORGANES DES SENS ET VIE DE RELATION

Dimensions de l'orbite et foramen optique

La taille de l'orbite et la section du foramen optique constituent des critères importants d'évaluation du rôle de la vision dans la vie de relation.

Le genre *Palaeotherium* est caractérisé par une orbite proportionnellement très petite et peu profonde avec une pente d'allométrie particulièrement faible, et par un canal optique de faible section (Remy 1992). Il me paraît donc judicieux d'exclure ce genre des données comparatives pour apprécier la taille relative de l'orbite des *Plagiolophus*.

Les autres *Palaeotheriidae* associés aux *Equidae* présentent une pente d'allométrie négative de $SOR^{0.5}/LBNC$ de 0,78 avec le matériel à ma disposition (tabl. 39), ce qui correspond en surface de l'orbite / volume du corps ($SOR / LBNC^3$) à une pente d'allométrie de 0,52, bien loin d'une pente géométrique ($b = 2/3$), ce qui montre que dans un même groupe, dont on peut penser qu'il conserve dans l'ensemble des aptitudes physiologiques inchangées, la taille de l'orbite (et par hypothèse, de l'œil) n'a pas tendance à s'aligner sur l'accroissement de la stature générale.

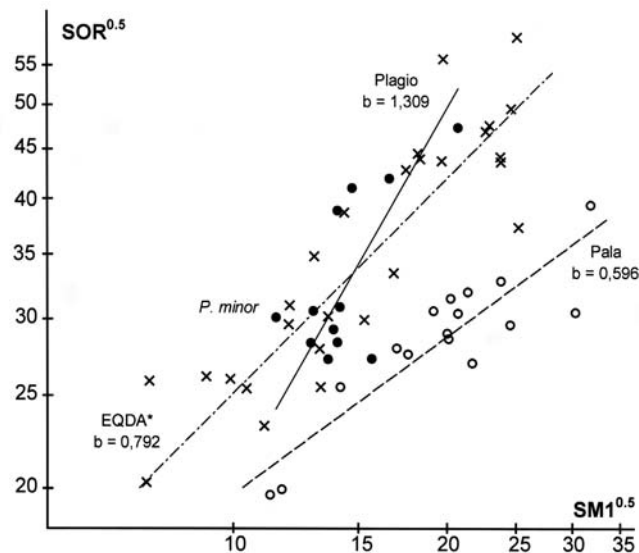


Fig. 63.— Relations allométriques entre la surface de l'orbite (SOR) et la surface de $M1$ ($SM1^{0.5}$), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

EQDA* = EQDA sauf *Palaeotherium* et *Plagiolophus*. Voir tabl. 39.

Or *Plagiolophus* s'écarte notablement de cette norme en présentant une allométrie nettement positive (1,31 à 1,33 selon le paramètre de référence, SM1 ou SMST⁽⁵¹⁾). Et cela avec un taux de corrélation assez élevé malgré un échantillon réduit à 10 spécimens ($r =$ respect. 0,684 et 0,651) (tabl. 39, fig. 64). Alors que les petites formes ont une orbite plutôt en-dessous de la moyenne des Equoidea, les grandes espèces ont une orbite notablement plus grande.

Corrélativement à cette grande surface de l'orbite on observe aussi que la section du foramen optique est plus grande chez *Plagiolophus* que chez *Palaeotherium* (jusqu'à 4 x 6 mm chez *Plagiolophus annectens* contre 2 x 2 chez *Palaeotherium magnum*). Les deux genres suivent enfin une évolution tout à fait divergente. Tandis que la petite orbite des *Palaeotherium* devient encore plus petite au cours du temps, celle des *Plagiolophus* a tendance à s'amplifier (fig. 65). Le taux d'évolution moyen reste néanmoins modéré chez ces derniers, d'environ 0,05 darwin.

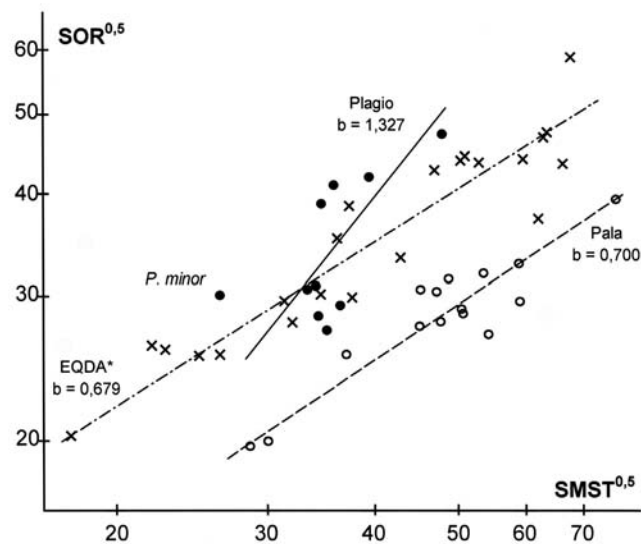


Fig. 64.— Relations allométriques entre la surface de l'orbite (SOR) et la surface masticatoire (SMST), représentative de la stature générale, chez les Equoidea.

EQDA* = EQDA sauf *Palaeotherium* et *Plagiolophus*. Voir tabl. 39.

⁵¹ Et même de 1,389 par rapport à LBNC, mais dans ce cas, l'échantillon est réduit à 5 spécimens.

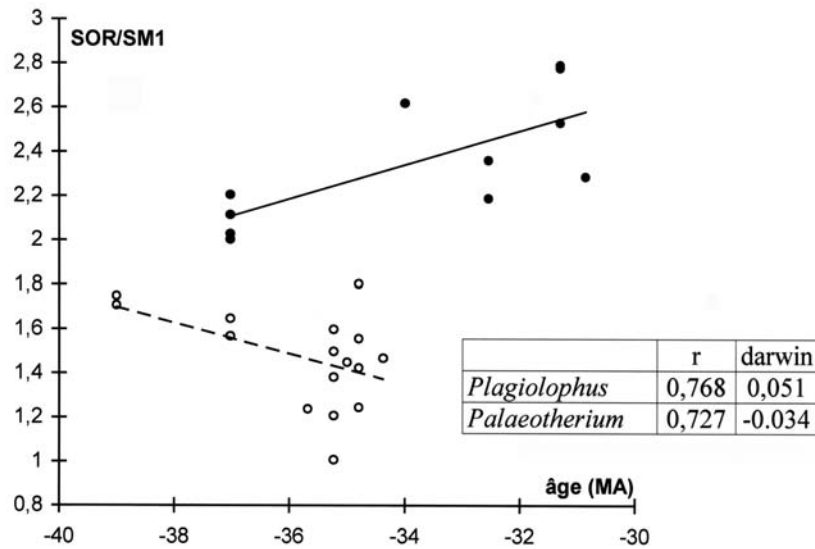


Fig. 65.— Evolution comparée de la surface relative de l'orbite chez *Plagiolophus* et *Palaeotherium*.
Voir données au tabl. 38.

Ces observations sont l'indice d'un bon développement de la vision chez *Plagiolophus*, à l'inverse de *Palaeotherium*, et du rôle croissant de ce sens pour la vie de relation.

Annexes de l'audition

Aucune espèce de *Plagiolophus* ne semble avoir possédé d'ectotympanique ossifié, même rudimentaire.

Par contre, on a observé le développement au cours du temps d'une structure originale. Le recessus excavant le toit du méat auditif externe, connu chez d'autres Palaeothériidés, *Palaeotherium* (Remy 1992) et *Leptolophus* (Remy 1998), et présent chez *Plagiolophus annectens* sous la forme d'une petite cavité, s'est transformé progressivement chez les *Plagiolophus* oligocènes en un vaste sinus épitympanique excavant toute l'apophyse post-glénoïde, entièrement inclus dans le squamosal⁽⁵²⁾, extérieur à l'anneau tympanique et donc appartenant à l'oreille externe. Il s'agit en conséquence d'une structure tout à fait différente des cavités décrites sous ce même nom chez divers autres mammifères et qui sont intégrées à l'oreille moyenne (Remy 1999a).

L'expansion de cette structure particulière pourrait avoir joué un rôle dans les progrès de l'appareil auditif. Elle pourrait avoir agi comme une **caisse de résonance permettant une certaine amplification des sons avant leur transmission au tympan.**

⁵² Sans toutefois provoquer de gonflement de l'écaille du squamosal comme chez un autre taxon encore innommé (Remy 1999a).

Données complémentaires

Conjointement à ces notations sur la vue et l'ouïe, un faisceau de données concernant le développement cérébral est accessible à partir de l'étude du moulage endocrânien. Mais on ne dispose pour cela que de celui du crâne de *Plagiolophus minor* Ma-PhQ-349. Le niveau de développement fonctionnel qu'il dénote est celui d'un animal supposé vivre au début de l'Oligocène. On n'a hélas pour le moment aucun accès aux phénomènes évolutifs qui ont pu intervenir en ce domaine au cours de l'histoire du genre.

A considérer le volume relatif et la morphologie externe de l'encéphale, *P. minor* se révèle assez remarquable et précoce. Le coefficient d'encéphalisation est supérieur à la moyenne des quotients des ongulés contemporains, et en particulier à celui des Equidés à l'Oligocène inférieur (*Mesohippus*), plus élevé que celui des Cératomorphes actuels.

Le rhinencéphale resté volumineux présente une structure relativement progressive (p. 49), comparable à celle des Equidés du début du Miocène (*Merychippus*). Ce qui révèle un certain développement des facultés olfactives, peut-être à la manière des tapirs ou des rhinocéros chez qui le sens de l'odorat est largement mis à contribution, notamment pour la détection à distance des prédateurs (Bourdelle 1955).

Le neopallium présente un degré de fissuration avancé, un plissement complexe, plus accentué que chez la plupart des ongulés ou des carnivores oligocènes, accompagné d'une expansion relativement importante du lobe frontal.

La signification fonctionnelle de cette dernière particularité est évidemment incertaine en l'absence de descendants actuels de cette famille. On sait toutefois que la région frontale correspond essentiellement, en dépit de variations systématiques dans la localisation et la délimitation des différents champs, aux aires somatiques sensibles et motrices. Son développement précoce pourrait correspondre à un **contrôle accru des stimuli sensoriels extéroceptifs et/ou de la mobilité volontaire**.

D'après l'importance de la représentation des lèvres dans le cortex sensoriel des ongulés actuels, liée sans doute à leurs comportements alimentaires, Radinsky a suggéré en effet que l'expansion du lobe frontal, d'ailleurs plus précoce chez les Périssodactyles que chez les Artiodactyles, pourrait avoir été en relation au moins en partie avec une augmentation de la sensibilité du museau (Radinsky 1976b, 1976c). Il a pu en être de même pour les Palaeothériidés évolués. Dans cette hypothèse, on peut imaginer que là se trouverait l'origine du caractère tapiroïde de la partie antérieure du cerveau et que, par référence à la biologie du tapir, cette morphologie aurait effectivement correspondu à l'acquisition par eux d'une grande sensibilité et peut-être d'une grande mobilité du museau et spécialement de la lèvre supérieure. Mais ceci reste purement spéculatif et cette configuration pourrait tout aussi bien avoir été en relation avec l'intégration corticale de stimuli extéroceptifs différents (vue, ouïe ou odorat) et/ou le contrôle de la mobilité volontaire d'autres régions somatiques comme les membres.

Conclusion

Les *Plagiolophus* étaient ainsi, semble-t-il, des animaux à l'odorat bien développé, mais chez qui le sens de la vision a pu jouer un rôle progressivement accru et qui ont connu aussi des améliorations fonctionnelles de l'audition. En ce qui concerne le caractère progressif de l'encéphale, que révèle le moulage endocrânien, on doit se borner à dire, en l'absence de représentants actuels de ce groupe de Périssodactyles, qu'il a pu correspondre à une amélioration du contrôle des stimuli sensoriels et/ou moteurs.

En dehors du rôle qu'elles ont pu jouer dans la recherche de la nourriture et d'un éventuel rôle social, ces aptitudes, à mettre en relation avec les progrès de la cursorialité, ont pu contribuer à améliorer la promptitude de détection des prédateurs éventuels et à perfectionner les comportements défensifs à leur opposer.

LE GENRE *PLAGIOLOPHUS* ET SON EVOLUTION DANS LE CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL

En conclusion, malgré quelques décalages chronologiques dans les tendances évolutives et un très large éventail de taille et de poids, l'analyse fonctionnelle a confirmé l'unité fondamentale de ce genre tout en mettant en lumière l'existence de dérives fonctionnelles importantes au cours de sa longue histoire.

Le genre *Plagiolophus* manifeste une certaine originalité par rapport aux autres Equoidea, dans la morphologie et l'histologie dentaires, le développement facial, les particularités de la musculature masticatrice et la répartition des forces de mastication, les organes des sens ainsi que par les caractères du squelette post-crânien. Il se révèle notamment plus précoce que les Equidés au niveau du développement de l'encéphale (Edinger 1948), mais aussi de l'évolution de la dentition et du système masticatoire puisque le statut de "mixed feeder" de *Plagiolophus minor* n'a pas été atteint par eux avant le début du Néogène (Janis 1995).

L'évolution globale des différents taxons s'est traduite

- par un changement de régime alimentaire qui les a, dans l'ensemble, fait passer progressivement d'un statut de brouteurs de feuillages (browsers) à celui de tondeurs d'herbes (grazers),
- par le développement de tendances cursoriales même si des formes tardives lourdes ont quelque peu abandonné cette orientation,
- par un rôle accru de la vision,
- par de probables perfectionnements de l'audition et de l'olfaction,
- et plus globalement par une amélioration du contrôle comportemental.

Cette évolution témoigne d'un changement progressif dans les biotopes exploités; les *Plagiolophus*, dont la domination numérique dans certaines faunes laisse supposer qu'ils vivaient en grands troupeaux, ont été d'abord inféodés à des milieux fermés; ils se

sont ensuite orientés au cours du temps vers des milieux moins protégés, jusqu'à occuper préférentiellement des environnements ouverts et a priori plus ingrats.

Ces changements de régime alimentaire et de comportement au cours du temps sont à mettre en parallèle avec les modifications environnementales générales liées à une dégradation du climat et des biotopes régionaux qui sont intervenus à la fin de l'Eocène et au cours de l'Oligocène et sont maintenant attestés par de nombreuses observations (synthèse in Berggren & Prothero 1992).

Les faunes de mammifères dans leur ensemble reflètent ces changements. On constate ainsi que l'Eocène moyen correspond en Europe occidentale à un maximum de diversité faunique, tandis que l'Eocène supérieur est marqué par un début d'appauvrissement spécifique généralisé et par des modifications faunistiques globales amenant le remplacement des formes brachyodontes chez les herbivores (Rongeurs et Ongulés) par des formes hypsodontes ou semi-hypsodontes (Hartenberger 1971; Garimond *et al.* 1975; Vianey-Liaud 1976).

Legendre (1989) de son côté, a montré à l'aide de "cénogrammes", par comparaison avec les faunes actuelles, que celles des gisements voisins du niveau MP 16 correspondaient à des faunes de forêt tropicale, aussi bien à partir de la séquence des Phosphorites du Quercy, que des gisements anglais et allemands contemporains. Par contre, dès le Ludien (comme à Perrière et la Débruge), les milieux sont qualifiés de savane tropicale, tandis qu'après la "Grande Coupure" (Ronzon, Itardies...), Legendre fait état de milieux arides ou même subdésertiques. Des variations locales existent toutefois, les faunes allemandes restant tardivement un peu plus humides, de même que les anglaises après un épisode précoce d'aridité (Hooker 1992). D'un autre côté, Casanovas et Santafé (1981) concluent à une plus grande sécheresse des biotopes espagnols ludiens, comparativement à ceux du Sud de la France. Quoiqu'il en soit, une altération générale des conditions environnementales en Europe occidentale vers une aridité accrue apparaît indiscutable.

L'accroissement concomitant de la saisonnalité a joué également un rôle important dans la modification des couverts végétaux avec l'apparition d'arbres à feuilles caduques. Au régime de larges feuillages et de gros fruits tendres dont pouvaient disposer les herbivores du début de l'Eocène se sont substitués pour une large part des broussailles et des herbages plus ou moins coriaces, au moins durant la saison froide (Janis 1993).

Les *Plagiolophus* se sont révélés les Palaeothériidés les mieux adaptés à ces nouvelles conditions environnementales. Alors que la plupart des genres disparaissaient dès l'Eocène supérieur, bien avant la "Grande Coupure" et qu'une seule espèce de *Palaeotherium* (*P. medium*) la franchissait (et encore pour peu de temps), les *Plagiolophus* ont continué à proliférer en conservant une place non négligeable dans les faunes de macromammifères, avec un nombre certes limité de lignées mais avec encore de nombreux individus dans la plupart des localités jusqu'à la fin de l'Oligocène inférieur.

Les espèces pourvues d'un cerveau plus développé que celui des autres mammifères du même groupe sont réputées posséder de meilleures chances de survie ("loi de Marsh", Edinger, Radinsky, op. cit.). Les progrès neurophysiologiques

développés par les *Plagiolophus* ont probablement joué un rôle dans ce sens, notamment face à la pression de prédation des premiers carnivores fissipèdes. Mais la modernisation de l'appareil masticateur (structures morphologiques et histologiques dentaires et rééquilibrage de la musculature) a été aussi, sans nul doute, un facteur de leur survie, en réponse aux nouvelles conditions de vie imposées par le milieu, et à la concurrence des nouveaux herbivores immigrants.

REMERCIEMENTS

Je remercie chaleureusement les nombreuses personnes qui m'ont donné la possibilité de mener à bien ce travail et plus particulièrement les scientifiques et/ou conservateurs qui m'ont ouvert l'accès aux collections dont ils avaient la charge, ou avec qui j'ai pu échanger utilement des idées et des informations. Je dois citer ainsi (par ordre alphabétique): L. de Bonis et M. Brunet (FPO, Poitiers), M.L. Casanovas-Cladellas, Ll. Checa-Soler et J.V. Santafé-Llopis (IPS, Sabadell), E. Cregut (MAV, Avignon), M.A. Cuesta (STUS, Salamanque), M. Dufrenne (MMA, Marseille), F. Duranthon (MTO, Toulouse), B. Engesser (NMB, Bâle), G. Escarguel (FSL, Lyon), J. L. Franzen (Institut Senckenberg, Frankfurt a. M.), L. Ginsburg (MNHN, Paris), E. Heizmann (SMNS, Stuttgart), M. Hellmund (GMH, Halle), J.J. Hooker (BMNH, Londres), E. Ladier (MTB, Montauban), S. Legendre (FSL, Lyon), E. Magne (MPU, Le Puy), H. Pfretzschner et M. Maisch (ITÜ, Tübingen), A. Prieur (FSL, Lyon), C. Sudre (MTO, Toulouse), P. Tassy (MNHN, Paris) et M. Weidmann (MGL, Lausanne).

Je n'oublierai pas l'excellent accueil que m'avait réservé J. Huerzeler à Bâle et la confiance que m'avait accordée M. Cavaillé, ancien conservateur du Musée de Montauban, en me confiant le splendide crâne de *P. minor* du Quercy pour le dégager et l'étudier. J'ai bénéficié aussi du don de quelques spécimens par M. Ringeade que je remercie vivement. Je ne veux pas manquer de rappeler toute la gratitude que je dois à R. Lavocat et au regretté L. Thaler qui m'ont associé à l'équipe du Laboratoire de Paléontologie de Montpellier depuis sa création. Je remercie enfin les rapporteurs, J. Sudre et E. Heizmann qui ont accepté de lire le manuscrit et m'ont fait bénéficier de leurs critiques judicieuses et constructives.

Contribution ISE-M n° 2004-141.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANTHONY R., 1972. — Le névraxe des Mammifères. *In Traité de Zoologie*. GRASSE P.P. éd., Paris, Masson. **16** (4) : 1-275. Grzybowski
- ANTHONY R. & GRZYBOWSKI J. de, 1930. — Le neopallium des Equidés. Etude du développement de ses plissements. *Journal d'Anatomie*, **64** (2) : 147-169, 1 pl.
- AYMARD A., 1846. — Essai monographique sur un nouveau genre de mammifère fossile trouvé dans la Haute-Loire et nommé *Entéلودon*. *Annales de la Société d'Agriculture du Puy*, (12) : 227-267.
- BARONE R., 1966. — *Anatomie comparée des Mammifères domestiques*. Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon éd., 811 pp., 423 fig.
- BERGGREN W. A. & PROTHERO D. R., 1992. — Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution: An Overview. *In Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Prothero D. R. & Berggren W. A. ed., Princeton, Princeton University Press: 1-24.
- Biochrom'97, 1997. — Synthèses et Tableaux de corrélations. Actes du Congrès Biochrom'97,

- Montpellier, Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. éd., *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*. **21** : 769-805.
- BLAINVILLE H. M. Ducrotay de, 1839-1864. — *Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles*. Baillière éd. (Paris.), t. 4 : Quaternatès - Maldentés.
- BOURDELLE E., 1955. — Ordre des Périssodactyles (Perissodactyla Owen, 1848). In *Traité de Zoologie*. GRASSE P.P. éd., Paris, Masson. **17** (1) : 1002-1126.
- BOYDE A. & LESTER K. S., 1967. — An Electron Microscope Study of Fractured Dentinal Surfaces. *Calcified Tissues Research*, (1) : 122-136, 20 fig.
- BRADFORD E. W., 1967. — Microanatomy and histochemistry of dentine. In *Structural and chemical organization of teeth*. MILES A.E.W. ed., New-York, Academic Press. **2** : 3-34.
- BRUNET M., JEHENNE Y. & RINGEADE M., 1977. — Note préliminaire concernant la découverte d'une faune et d'une flore du niveau de Ronzon dans l'Oligocène inférieur du Bassin d'Aquitaine. *Géobios*, Lyon, **10** (1) : 109-112.
- BRUNET M. & JEHENNE Y., 1989. — Révision des genres *Plagiolophus* POMEL, 1847 et *Paloplotherium* OWEN, 1848, (Mammalia, Palaeotheriidae) du Paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, Paris, **75** (1) : 23-52, 13 fig.
- BUTLER P. M., 1952a. — The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the zoological Society*, London, **121** (4) : 777-817, 16 fig.
- BUTLER P. M., 1952b. — Molarization of the premolars in the Perissodactyla. *Proceedings of the zoological Society*, London, **121** (4) : 819-843, 93 fig.
- BUTLER P. M., 1978. — The ontogeny of mammalian heterodonty. *Journal de Biologie buccale*, (6) : 217-227, 4 fig.
- CASANOVAS CLADELLAS M. L. & SANTAFÉ LLOPIS J. V., 1981. — Descripción de elementos tarsales y metatarsales de *Plagiolophus annectens* y *Anchilophus dumasi* (Palaeotheriidae, Perissodactyla) del yacimiento de Roc de Santa (Area del Noguera Pallaresa. *Paleontologia i Evolució*, Sabadell, **16** : 29-37, 1 pl.
- CASANOVAS CLADELLAS M. L. & SANTAFÉ LLOPIS J. V., 1987. — *Cantabrotherium truyolsi* n.gen. n.sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le Paléogène espagnol. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, München, (A) **10** : 243-252, 3 fig., 1 tab., 1 pl.
- CASANOVAS CLADELLAS M. L., CHECA SOLER L. & SANTAFE LLOPIS J. V. 1992. — Eléments du squelette post-crânien du genre *Palaeotherium* (Perissodactyla) du Ludien de Roc de Santa (Province de Lérida, Espagne). *Géobios*, **25** (4): 535-552, 19 fig., 4 pl.
- CASANOVAS CLADELLAS M. L., CHECA SOLER L. & SANTAFÉ LLOPIS J. V., 1993. — Esqueleto postcranial de los Equoidea de talla media del yacimiento ludiense de Roc de Santa (Area del Noguera Pallaresa, Lleida, España). *Revista española de Paleontología*, **8** (1) : 37-55, 4 pl.
- CHECA-SOLER L., 1993. — Avance descriptivo de un nuevo Paleotérido (Mammalia, Perisodactyla) del yacimiento eoceno de Sant Jaume de Frontanyà 3 (Fm. Bellmunt, Prepirineo català). *Treballs del Museu de Geologia de Barcelona*, (3) : 91-116, 3 fig., 6 tabl. , 2 pl.
- CHECA-SOLER L., 1997. — Los perisodàctilos (Mammalia, Ungulata) del eoceno català. *Paleontologia i Evolucio*, Sabadell, **30-31** : 149-234, 15 pl.
- CROCHET J.-Y., HARTENBERGER J.-L., HUGUENEY M., GODINOT M., LEGENDRE S., REMY J.-A., SIGE B., SUDRE J. & VIANEY-LIAUD M., 1984. — 1.3. Echelles stratigraphiques. Mammifères. In *Synthèse géologique du Sud-Est de la France*. Cavelier, C., chap. Paléogène. éd., , Mémoires du BRGM, n° 125. **1** : 392-396, 1 tab.
- CUESTA RUIZ-COLMENARES M. A., 1991. — *Perisodàctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero*.

- Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias biológicas, Universidad de Salamanca : 1-322 + 50 fig., 28 pl., 43 tab., 28 graph.
- CUESTA RUIZ-COLMENARES M. A., 1992. — Perisodactilos del Paleógeno de Castilla y León. *In Vertebrados fosiles de Castilla y León*. Jiménez E. éd., Museo de Salamanca : 111-120, 11 fig.
- CUESTA RUIZ-COLMENARES M. A., 1994. — Los Plagiolophinae (REMY, 1976) nuevo rango (Perissodactyla, Mammalia) del eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, España). *Estudios Geologicos*, Madrid, **50** (3-4) : 253-279, 7 fig., 3 pl.
- CUVIER G., 1804. — Sur les espèces d'animaux dont proviennent les os fossiles répandus dans la pierre à plâtre des environs de Paris. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, 1er Mém., 1ère Sect. : 275-303, pl.I (23) à VI (29); 2ème Mém. : 364-387, pl. VIII (31) à XIII (36); 3è Mém. : 442-472, pl. I (38) à VI (43).
- CUVIER G., 1835-1836. — *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. : **5** : 687 p., Paris 1835; Atlas, **1** : 161 pl., Paris 1836.
- DECHASEAUX C., 1969. — Moulages endocrâniens d'Artiodactyles primitifs. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, Paris, **5** : 195-248.
- DEPÉRET C., 1894. — Sur un gisement sidérolithique de mammifères de l'Eocène moyen, à Lissieu, près Lyon. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, **118** : 822-823.
- DEPÉRET C., 1917. — Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Annales de l'Université de Lyon*, n. sér., I Sciences, Médecine, **40** : 228 p., 2 fig., 2 + 25 pl.
- DEPÉRET C. & CARRIERE G., 1901. — Sur un nouveau gisement de mammifères de l'Eocène moyen à Robiac, près Saint-Mamert (Gard). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, Paris, (133) : 616-618.
- DIETRICH W. O., 1936. — Die Huftiere aus dem Obereozän von Mähringen auf der Ulmer Alb. *Palaeontographica*, Stuttgart, **83 A** : 163-209, 4 pl.
- DUERST J. U., 1926. — Vergleichende Untersuchungsmethoden am Skelett bei Saugern. *In Handbuch biologischer Arbeitsmethoden* éd., Berlin. **Abt. 7, H.2**: 125-530, fig. 23-249.
- EDINGER T., 1929. — Die fossilen Gehirne. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte*, Berlin, **28** : 1-249.
- EDINGER T., 1948. — Evolution of the horse brain. *Memoirs of the Geological Society of America*, **25** : 1-177, 24 fig., 4 pl.
- EDINGER T., 1956. — Objets et résultats de la paléoneurologie. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, Paris, (42) : 97-116.
- EISENMANN V. 1998. — Folivores et tondeurs d'herbe: forme de la symphyse mandibulaire des Equidés et des Tapiridés (Perissodactyla, Mammalia). *Géobios*, Villeurbanne, **31** (1): 113-123, 5 fig.
- ESCARGUEL G., 1997. — Implications phylétiques et applications biochronologiques de l'"analyse mandibulaire". Etudes de cas pour différents ordres: Marsupiaux, Insectivores, Rongeurs, Périssodactyles. Actes du Congrès Biochrom'97, Montpellier, Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. éd., *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*. **21**: 83-96, 7 fig.
- ESCARGUEL G., MARANDAT B. & LEGENDRE S., 1997. — Sur l'âge numérique des faunes de mammifères du Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. Actes du Congrès Biochrom'97, Montpellier, Aguilar J.-P., Legendre S. & Michaux J. éd., *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*. **21** : 443-460, 2 fig.
- FILHOL H., 1877. — Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Etude des fossiles qu'on y rencontre et spécialement des Mammifères. *Annales des Sciences géologiques*, Paris, **8** (art. 1): 1-340, 28 pl.

- FILHOL H., 1880. — Mémoire relatif à quelques mammifères fossiles provenant des dépôts de phosphorite du Quercy. *Bull. Soc. Sci. Phys. Nat., Toulouse*, **5** : 19-156, 10 pl.
- FILHOL H. 1881., — *Etude sur les mammifères fossiles de Ronzon (Haute-Loire)*. Bibliothèque Ecole des Hautes Etudes. Section Sciences Naturelles, Masson éd. (Paris), T. 24, art. 4: 1-270, 26 pl.
- FORTELIUS M., 1985. — Ungulate cheek teeth : developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, Helsinki, (180) : 1-76, 43 fig.
- FORTELIUS M. & SOLOUNIAS N., 2000. — Functional Characterization of Ungulate Molars Using the Abrasion-Attrition Wear Gradient : A New Method for Reconstructing Paleodiets. *American Museum Novitates*, New-York, (3301) : 36 pp, 26 fig., 4 tabl.
- FRANZEN J. L., 1968. — *Revision der Gattung Palaeotherium CUVIER, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia)*. Inaugural-Dissertation, Albert-Ludwigs Universität zu Freiburg i. Br. : I:1-181, 20 fig.; II :35 fig., 15 tab.
- FRANZEN J. L., 1972. — Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senckenbergiana Lethaea*, Frankfurt am Main, **53** (5) : 333-352, 3 fig.
- FRANZEN J. L., 1980. — Das Skelett eines juvenilen *Propalaeotherium isselanum* (Mammalia, Equidae) aus dem mitteleozänen Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt. *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaftliche Mitteilungen*, (14) : 85-102.
- FRANZEN J. L., 1983. — Das Gebiss der Gattung *Palaeotherium* CUVIER, 1804. Morphologie und Konstruktion. *Actes du symposium paléontologique G. Cuvier*, Montbéliard 1982: 197-207, 6 fig.
- FRANZEN J. L., 1989. — 7. Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. In *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press ed., New York, Prothero, D.R. & Schoch, R.M. ed. : 102-108.
- FRANZEN J. L., 1990. — *Hallensia* (Mammalia, Perissodactyla) aus Messel und dem Pariser Becken sowie Nachträge aus dem Geiseltal. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Sciences de la Terre)*, **60** : 175-201.
- FRANZEN J. L., 1995. — Die Equoidea des europäischen Mitteleozäns (Geiseltalium). *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, Halle (Saale), Reihe B (17) : 31-45, 17 fig.
- FREUDENTHAL M., 1997. — Paleogene Rodent faunas from the Province of Teruel (Spain). Actes du Congrès Biochrom'97, Montpellier, J.-P. Aguilar, S. Legendre & J. Michaux éd., *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*. **21** : 397-415.
- FROEHLICH D. J., 1991. — Reanalysis of the Phylogeny of early Eocene Perissodactyls : Implications for the taxonomic status of *Hyracotherium*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **11** (supplement to Number 3) : 31A.
- FROEHLICH D. J., 1999. — Phylogenetic Systematics of Basal Perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19** (1) : 140-159, 5 fig., 4 tab.
- FROEHLICH D. J., 2002. — Quo vadis eohippus? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **2002** (134) : 141-256, 84 fig.
- GARIMOND S., REMY J. A. & SUDRE J., 1975. — Nouvelles données sur le renouvellement des faunes de Mammifères à l'Eocène supérieur d'après les gisements de Fons (Gard). *Colloque international du C.N.R.S. 218, (4-9 juin 1973)*, Paris : 611-625, 7 fig.
- GAUDRY A., 1865. — Remarques sur les *Paloplotherium*. *Nouvelles Archives du Muséum*, Paris, **1** : 15-24, 1 pl.
- GERVAIS P., 1848-1852 - *Zoologie et Paléontologie françaises*. Arthus Bertrand éd. (Paris), 1ère éd.: 544 p., 51 fig., 84 pl.
- GERVAIS P., 1859. — id. 2ème éd.

- GINGERICH, P. D., 1974. — Size variability of the teeth of living mammals and the diagnosis of closely related sympatric fossil species. *Journal of Paleontology* **48** (5) : 895-903, 3 fig.
- 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. *American Journal of Physical Anthropology*, **58** : 81-100, 6 fig.
- GREGORY W. K. 1920. — Studies in comparative Myology and Osteology, N° 5. On the anatomy of the preorbital fossae of Equidae and other Ungulates. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York, **42** : 265-284, 26 fig., 1 pl.
- HARTENBERGER J.-L., 1971. — *Les Rongeurs de l'Eocène d'Europe : leur évolution dans leur cadre biogéographique*. Thèse de Doctorat ès Sciences Naturelles, CNRS n° 5721, Université Montpellier II : 1-70, 11 fig.
- HAUPT, O., 1925. — Die Paläohippiden der eocänen Süßwasserablagerungen von Messel bei Darmstadt. *Abhandlungen der hessischen geologischen Landesanstalt* **6**(4) : 1-159, 29 pl.
- HEISSIG K., 1978. — Fossilführende Spaltenfüllungen Süddeutschlands und die Ökologie ihrer oligozänen Huftiere. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, München, (18): 237-288, 7 fig.
- HELLMUND M. 2000. — Erstnachweis von *Plagiolophus cartieri* STEHLIN (Palaeotheriidae, Perissodactyla) in der unteren Mittelkohle (uMK, MP 12) des Geiseltales bei Halle (Sachsen-Anhalt, Deutschland). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, Stuttgart, **2000** (4): 205-216, 1 fig.
- HILDEBOLT C. F., BATE G., McKEE J. K. & CONROY G. C., 1986. — The Microstructure of Dentine in Taxonomic and Phylogenetic Studies. *American Journal of Physical Anthropology*, (70) : 39-46, 3 fig., 3 tabl.
- HOCHBERGER D., 1994. — *Versuch einer Rekonstruktion des Huftieres Palaeotherium magnum CUVIER 1804 im Vergleich mit rezenten laufangepassten Säugetieren*. Diplomarbeit, Ruprecht-Karls-Universität, Heidelberg: 1-97, 31 fig. (non publié).
- HOOKE J. J., 1986. — Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology)*, London, **39** (4) : 191-478, 71 fig., 35 pl., 39 tab.
- HOOKE J. J., 1989. — 6. Character polarities in early Perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In *The Evolution of Perissodactyls*. Prothero, D.R. & Schoch, R.M. éd., New York, Oxford Univ. Press : 79-101, 6 fig.
- HOOKE J. J., 1992. — 25. British Mammalian Paleocommunities across the Eocene-Oligocene Transition and their Environmental Implications. In *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Prothero D.R. & Berggren W.A. ed., , Princeton University Press: 494-515, 4 fig.
- HOOKE J. J., 1994. — The beginning of the equoid radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, (112) : 29-63, 26 fig.
- JANIS C. M., 1979. — Mastication in the *Hyrax* and its relevance to ungulate dental evolution. *Paleobiology*, **5** (1) : 50-59, 6 fig.
- JANIS C. M., 1988. — 29. An Estimation of Tooth Volume and Hypsodonty Indices in Ungulate Mammals, and the Correlation of these Factors with Dietary Preference. In *Teeth Revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology*, 1986, Paris, Russell D. E., Santoro J.-P. & Sigogneau-Russell D. éd., *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris. sér. C*, **53** : 367-387.
- JANIS C. M., 1993. — Tertiary mammal evolution in the context of changing climates, vegetation, and

- tectonic events. *Annual Review of Ecology and Systematics*, (24): 467-500, 4 fig.
- JANIS, C. M., 1995. — 5. Correlations between craniodental morphology and feeding behaviour in ungulates : reciprocal illumination between living and fossil taxa. In *Functional morphology in vertebrate paleontology*. J. J. Thomason ed. New York, Cambridge University Press : 76-98, 6 fig., 1 tabl.
- JANIS, C. M. & EHRHARDT D., 1988. — Correlation of relative muzzle width and relative incisor width with dietary preference in ungulates. *Zoological Journal of the Linnean Society* (92) : 267-284, 7 fig.
- JERISON H. J., 1973. — *Evolution of the brain and intelligence* Academic Press éd. (New York, London.), 456 p.
- JERNVALL J. & FORTELIUS M., 2002. — Common mammals drive the evolutionary increase of hypsodonty in the Neogene. *Nature*, **417** (30 may 2002) : 538-540, 2 fig.
- JIMÉNEZ E., CUESTA M. A., MARTIN S., MULAS E., PEREZ E. & JIMÉNEZ S., 1989. — Primera nota sobre los vertebrados del Eoceno Superior de Mazaterón y Deza (Soria). *Studia Geologica Salamanticensia*, (5) : 59-66.
- KAYE H. & HEROLD R. C., 1966. — Structure of human dentine. Phase contrast, polarization, interference and bright field microscopic observations on the lateral branch system. *Archives of Oral Biology*, (11) : 355-368.
- KITTS D. B., 1956. — American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **110** (1) : 1-60, 18 tab., 10 fig., 7 pl.
- KOENIGSWALD W. v., 1980. — Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft*, Frankfurt, (539) : 1-129, 136 fig.
- KOENIGSWALD W. v. & CLEMENS W. A., 1992. — Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microscopy*, Chicago, **6** (1) : 195-218, 29 fig.
- KOENIGSWALD W. v., MARTIN T. & PFRETZSCHNER H. U., 1993. — 21 - Phylogenetic Interpretation of Enamel Structures in Mammalian Teeth : Possibilities and Problems. In *Mammal Phylogeny. Placentals*. Szalay F. S., Novacek M. J. & McKenna M. C. éd., New York, Springer - Verlag : 303-314, 8 fig.
- LAVELLE C. L. B., SHELLIS R. P. & POOLE D. F. G., 1977. — *Evolutionary Changes to the Primate Skull and Dentition*. Thomas, Charles C. ed., Springfield, Ill., XX + 285 pp, 79 fig., 19 tabl.
- LAVOCAT R., 1951. — *Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay*, Sciences et Avenir éd. (Paris), 1-153, 26 pl., 1 carte.
- LEGENDRE S., 1989. — Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Münchener geowissenschaftliche Abhandlungen*, **A** (16): 1-110.
- LEGENDRE, S. & BACHELET B., 1993. — The numerical ages : A new method of datation applied to Paleogene mammalian localities from Southern France. *Newsletters on Stratigraphy*, **29** (3) : 137-158, 10 fig., 4 tab.
- MATTHES, H. W., 1977. — Die Equiden aus dem Eozän des Geiseltales. In *Eozäne Wirbeltiere des Geiseltales*. H. W. Matthes and B. Thaler eds., Halle (Saale), Martin-Luther-Universität Halle, Wittenberg. *Wissenschaftliche Beiträge 1977/2* : 5-39, 2 fig., pl. 1-159, 176.
- MEYER H. v., 1852. — Mitteilungen an Professor Bronn gerichtet, vom 13 Sept. 1852. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie*, Stuttgart, : 831-833.
- MONTANÉ L. & BOURDELLE E., 1913. — *Anatomie régionale des animaux domestiques - I Cheval*,

- Baillière éd. (Paris).
- NIKOLOV I. v. & HEISSIG K., 1985. — Fossile Säugetiere aus dem Obereozän und Unteroligozän Bulgariens und ihre Bedeutung für die Palaeogeographie. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, (25) : 61-79, 2 pl.
- OSBORN, H. F., 1929. — The Titanotheres of ancient Wyoming Dakota and Nebraska. *United States Geological Survey Memoirs*, Washington, **55** : 953 p., 797 fig., 236 pl.
- OWEN R., 1848. — On the fossil remains of Mammalia referable to the genus *Palaeotherium*, and to two genera, *Paloplotherium* and *Dichodon*, hitherto undefined from the Eocene sand at Hordle, Hampshire. *Quarterly Journal of the Geological Society*, London, **IV** : 17-42.
- PFRETZSCHNER H. U., 1993. — Enamel microstructure in the phylogeny of the Equidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **13** (3) : 342-349, 3 fig.
- PFRETZSCHNER H. U., 1994. — Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Grossäußern. *Palaeontographica*, Stuttgart, Abt. A (234) : 1-88, 56 fig., 15 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. *Paléontologie Suisse*, **5** (2), Supplément : 121-197, pl. 14-28.
- POMEL A., 1847. — Note critique sur le genre *Palaeotherium*. *Bulletin de la Société géologique de France*, **2** (4) : 584-587.
- POMEL A., 1853. — *Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire*. Baillière, J.B. éd., Paris : 1-140.
- POOLE D. F. G., 1967. — Phylogeny of tooth tissues : enameloid and enamel in recent Vertebrates, with a note on the history of cementum. In *Structural and Chemical Organization of Teeth*. A.E.W. Miles éd., New York, Academic Press. **1** : 111-149.
- PREISWERK G., 1895a. — *Beiträge zur Kenntnis der Schmelzstruktur bei Säugetieren mit besonderer Berücksichtigung der Ungulaten*. Inaugural Dissertation, Basel: 1-121, 9 pl.
- PREISWERK G., 1895b. — Schmelzstruktur und Phylogenie. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft*, Jena, (9): 227-231.
- RADINSKY L. B., 1967. — Relative brain size : a new measure. *Science*, **155** (3764) : 836-838.
- RADINSKY L. B., 1969 - The early evolution of the Perissodactyla. *Evolution*, **23** (2) : 308-328, 11 fig.
- RADINSKY L. B., 1976a. — The brain of *Mesonyx*, a middle Eocene mesonychid condylarth. *Fieldiana, Geology*, **33** (18) : 323-337.
- RADINSKY L. B., 1976b. — Oldest horse brains : more advanced than previously reported. *Science*, **194** (4265) : 626-627.
- RADINSKY L. B., 1976c. — New evidence on ungulate brain evolution. *The American Zoologist*, **16** (2): Abstract, p. 207.
- RADINSKY L. B., 1977a. — Early Primate Brains : Facts and Fiction. *Journal of Human Evolution*, **1977** (6) : 79-86, 1fig., 1 tabl.
- RADINSKY L. B., 1977b. — Brains of early carnivores. *Paleobiology*, **3** : 333-349, 7 fig.
- RADINSKY L., 1984. — Ontogeny and Phylogeny in Horse Skull Evolution. *Evolution*, **38** (1) : 1-15, 6 fig.
- REMY J. A., 1967. — Les Palaeotheridae (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. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie*, 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, Université Strasbourg I, n° 3 : 207 p., 32 fig., 14 pl.
- REMY J. A., 1978. — Description d'un moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* (Palaeotheriidae, Perissodactyla). *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*, **5** : 17 p., 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 A*, Stuttgart, (189) : 171-225, 11 fig., 11 pl.
- REMY J. A., 1992. — Observations sur l'anatomie crânienne du genre *Palaeotherium* (Perissodactyla, Mammalia); mise en évidence d'un nouveau sous-genre, *Franzenitherium*. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **21** (3-4) : 103-224, 40 fig., 15 pl.
- REMY J. A., 1994. — Une faunule de vertébrés sous la base des Grès de Célas (Eocène supérieur) à St-Dézéry (Gard). *Palaeovertebrata*, Montpellier, **23** (1-4) : 211-216.
- REMY J. A., 1995. — Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 8. Périssodactyles : Palaeotheriidae. *Palaeontographica A*, Stuttgart., (236) : 151-155, 4 fig., 1 pl.
- REMY J. A., 1998. — Le genre *Leptolophus* (Perissodactyla, Mammalia) : morphologie et histologie dentaires, anatomie crânienne, implications fonctionnelles. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **27** (1-2) : 45-108, 22 fig., 5 pl.
- REMY J. A., 1999a. — Un nouveau genre de ?Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) décelé dans les Phosphorites du Quercy (Eocène supérieur ou Oligocène) d'après un arrière-crâne sans dents. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **28** (1) : 75-87, 2 pl.
- REMY J. A., 1999b. — Deux nouveaux gisements de Vertébrés fossiles dans la formation de Célas (Eocène supérieur du Gard). *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Nîmes et du Gard*, Nîmes, **62** : 16-22, 2 fig., 2 tabl.
- REMY J. A., 2000. — *Plagiolophus huerzeleri*, une nouvelle espèce de Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène inférieur (Rupélien, MP 23), à Murs (Vaucluse, France). *Géobios*, **33** (4) : 489-503, 7 fig., 6 tabl.
- REMY J. A., 2001. — Sur le crâne de *Propalaeotherium isselanum* (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) de Pépieux (Minervois, Sud de la France). *Géodiversitas*, Paris, **23** (1) : 105-127, 4 tabl. , 6 fig.
- RENSBERGER J. M. & KOENIGSWALD W. v., 1980. — Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology*, **6** (4) : 477-495, 19 fig.
- RICHARD M., 1946. — Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société Géologique de France*, n. sér., **34** (52) : 1-380, 52 fig., 7 tab.
- ROMAN F., 1903. — Contribution à l'étude des bassins lacustres de l'Eocène et de l'Oligocène du Languedoc. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, **4** (3) : 546-616.
- RUSSELL D. E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, Sér. C, Sciences de la Terre, tome 13 : 1-324, 16 pl., 74 fig.
- RUSSELL D. E., HARTENBERGER J.-L., POMEROL C., SEN S., SCHMIDT-KITTLER N. & VIANEY-LIAUD M., 1982. — Mammals and Stratigraphy : the Paleogene of Europe. *Palaeovertebrata*, Montpellier, Mém. extraord. : 1-77, 23 fig.
- RUSSELL D. E. & SIGOGNEAU D., 1965. — Etude de moulages endocrâniens de Mammifères

- paléogènes. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, Sér. C, Sciences de la Terre, **16** (1) : 1-36, 3 pl.
- RÜTIMEYER L., 1862. — Eocaene Säugethiere aus dem Gebiet des Schweizerischen Jura. *Neue Denkschrift der schweizerischer Gesellschaft für die Naturwissenschaften*, Zürich, **19** : 1-98, 5 pl.
- RÜTIMEYER L., 1891. — Die eocaene Säugethiere-Welt von Egerkingen. Gesamtdarstellung und dritter Nachtrag zu den "Eocänen Säugethieren aus dem Gebiet des schweizerischen Jura" (1862). *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, **18** : 1-153, 3 fig.
- SAVAGE D. E., RUSSELL D. E. & LOUIS P., 1965. — European Eocene Equidae (Perissodactyla). *University of California Publications in Geological Sciences*, Berkeley & Los Angeles, **56** : 1-94, 42 fig., 1 pl.
- SCHMIDT W. J. & KEIL A., 1971. — *Polarizing microscopy of dental tissues*. ed. Pergamon Press, ed. (Oxford.).
- SCHMIDT-KITTLER N., 1987. — European Reference Levels and Correlation Tables. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen*, München, **A** (10) : 13-31.
- SCHMIDT-KITTLER N., VIANEY-LIAUD M., MÖDDEN C. & COMTE B., 1997. — New data for the correlation of Mammal localities in the European Oligocene : Biochronological relevance of the Theridomyidae. Actes du Congrès Biochron'97, Montpellier, Aguilar J.-P., S. Legendre & J. Michaux éd., *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*. **21** : 375-395, 9 fig.
- SIMPSON G. G., 1952. — Notes on British hyracotheres. *Zoological Journal of the Linnean Society*, London, (42) : 195-206.
- STEHLIN H. G., 1902. — Faune de mammifères découverts dans le Sidérolithique du Mont de Chamblon près d'Yverdon. *Compte Rendus de la Société helvétique des Sciences naturelles*, Lausanne, **85** : 121-122.
- STEHLIN H. G., 1904a. — Sur les mammifères des Sables bartoniens du Castrais. *Bulletin de la Société géologique de France*, Paris, **4** (4) : 445-475, 2 fig., 2 pl.
- STEHLIN H. G., 1904b. — Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalog der Materialien. 2er Teil. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, Zürich, **31** : 154-445, 25 fig., 6 pl.
- STEHLIN H. G., 1905. — Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critisher Catalog der Materialien. 3er Teil. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, Zürich, **32** : 447-595, 64 fig., 2 pl.
- STEHLIN, H. G., 1938. — Zur Charakteristik einiger *Palaeotherium*arten des oberen Ludien. *Eclogae geologicae Helvetiae*, **31** (2) : 263-292, 17 fig., 1 pl.
- TOBIEN H., 1960. — Zur Geschichte der pferdeartigen Unpaarhufer im Tertiär Europas. *Zeitschrift deutscher geologischer Gesellschaft*, **112** : 580-581.
- TURNBULL W. D., 1970. — Mammalian Masticatory Apparatus. *Fieldiana, Geol.*, **18** (2) : 149-356, 48 fig.
- VIANEY-LIAUD M., 1972. — L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, **3e sér.** (98) : 295-372, 27 fig., 5 tab., 4 pl.
- VIANEY-LIAUD M., 1976. — Les Issiodoromyinae (Rodentia, Theridomyidae) de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur en Europe occidentale. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **7** (1-2) : 1-115, 60 fig., 25 tab.
- VIRET J., 1958. — Perissodactyla. In *Traité de Paléontologie*. PIVETEAU Jean éd., Paris, Masson. **6-2** : 368-475, 112 fig.
- WALKER E. P., 1968. — *Mammals of the World*. Johns Hopkins Press ed. (Baltimore), 2nd ed. : vol. I,

- XLVIII + pp. 1-644; vol. II, VIII + pp. 645-1500.
- WEINBERG R., 1903. — Fossile Hirnformen. I. *Anchilophus Desmaresti*. *Zeitschrift für Wissenschaft Zoologie*, **74** : 491-500, 1 pl.
- ZIEGLER A. C., 1971. — A theory of the evolution of therian dental formulas and replacement patterns. *The Quarterly Review of Biology*, **46** (3) : 226-249, 4 fig.

ADI	Indice d'anisodontie (d'après Fortelius 1985) = l_{M1}/l_{M1} .
AGI	Indice d'anisognathie ou rapport entre la largeur des rangées dentaires supérieure et inférieure au niveau des M1: (diamètre externe maxillaire- l_{M1})/(diamètre externe mandibule - l_{M1}) (Fortelius 1985).
APG	Apophyse post-glénoïde.
ATM	Articulation squamoso-mandibulaire
DP	Dentine péricanaliculaire.
DPC	Diastème post-canin (maxillaire ou mandibulaire).
EDJ	Limite amélo-dentinaire.
EQ	Coefficient d'encéphalisation (Jerison 1973); EQA: variante proposée par Radinsky (1976a).
EQDA	Ensemble des Equoidea.
EqdB	Équidés brachyodontes.
EqdH	Équidés hypsodontes.
ERI	Émail radial intermédiaire.
FIO	Foramen infra-orbitaire
HSB	Bandes de Hunter Schreger.
I _{DP}	Taux de dentine péricanaliculaire (= surface DP / surface totale de la dentine × 100, sur coupes transversales aux canalicules). Ce taux varie en fonction de la localisation. C'est la valeur maximale, observée dans la partie moyenne de la dentine, qui est retenue pour caractériser une espèce.
I _H	Indice d'hypsodontie des dents jugales supérieures : hauteur de la couronne / largeur de la dent. La hauteur prise en compte est la distance entre le sommet des cuspides labiales et le plan du collet, mesurée sur des coupes virtuelles en élastomère ou d'après la longueur du paracône depuis le collet jusqu'au bord libre H_{Pa} , rectifiée par l'angle α de cette mesure par rapport au plan du collet : $H = H_{Pa} \times \sin \alpha$. (Cet indice des dents jugales supérieures n'est pas directement comparable avec celui dont on a fait état chez <i>Palaeotherium</i> et chez <i>Leptolophus</i> [Remy 1992, 1998], car la hauteur avait été rapportée à la longueur de l'ectolophe et non à la largeur de la dent).
I' _H	Indice d'hypsodontie des dents jugales inférieures : indice de Janis 1988 : hauteur labiale du protoconide prise du collet à la pointe du bord libre / largeur du trigonide. Janis emploie cet indice uniquement à partir des M/3, mais le même calcul appliqué aux autres dents jugales inférieures, comme je l'ai fait, donne des résultats comparables.
IPM	Matière interprismatique de l'émail. À ne pas confondre avec l'indice IPM de Cuesta.
LRDJ	Longueur totale de la rangée dentaire jugale , de P2 à M3, mesurée du côté labial au maxillaire (= L_{aw} in Franzen, 1968) ou de la rangée mandibulaire.
MA	Million d'années.
MAE	Méat auditif externe.
MAI	Méat auditif interne
MEB	Microscopie électronique à balayage.
MEC	Moulage endocrânien.
MRE	Émail radial modifié.
Pa-Pr	Distance entre les sommets du paracône et du protocône, en projection dans le plan frontal.
PMI	Rapport de longueur entre le secteur prémolaire et le secteur molaire ($L_{P2-P4} / L_{M1-M3} \times 100$)
U	Niveau d'usure des dents (voir tabl. 2)

Tabl. 1.— Abréviations utilisées dans le texte et paramètres dentaires.

	Supérieures	Inférieures
0	Absence totale d'usure (germe ou dent encore non fonctionnelle).	
1	Dentine exposée au niveau du paracône, du paraconule et de la prémétacrista.	Dentine exposée sur le trigonide; début d'usure du talonide sans exposition de la dentine.
2	Dentine exposée sur le métacône, le métalophe et l'hypocône; cingulum postérieur intact.	Croissant de dentine exposée sur tout le talonide.
3	Perte de 2/5 de hauteur	
	Larges plages d'usure, reliant paraconule et protocône; la facette d'usure du lophe postérieur reste allongée et oblique; usure du cingulum postérieur.	Usure de l'hypoconulide.
4	Dent réduite au 1/3 de sa hauteur	
	Les lophes internes sont pratiquement transverses, les faces d'usure du protocône et de l'hypocône rondes; perte d'individualité du paraconule.	Disparition de l'hypoconulide sur M/1 et M/2.
5	Dent usée presque jusqu'au collet	
	Coalescence de toutes les surfaces d'usure dentinaire; seuls subsistent 1 ou 2 îlots d'émail	Large surface de dentine à peine indentée au niveau de la vallée médiane

Tabl. 2.— Définition des stades d'usure (U) des dents jugales chez *Plagiolophus*.

AMMI	Distance oblique, en projection sagittale, de la pointe du métaconide de M/1 au bord postérieur du condyle mandibulaire..
DPC	Longueur du diastème post-canine maxillaire ou mandibulaire, mesurée au niveau osseux du bord postérieur de la C au bord antérieur de P2 (Franzen, 1972).
%DPC	DPC / LRDJ × 100 (maxillaire ou mandibule).
EQ	Coefficient d'encéphalisation (Jerison 1973): rapport entre le poids de l'encéphale mesuré sur un individu et le poids théorique qu'impliquerait l'équation $E = 0,12 * P^{2/3}$ (E: poids de l'encéphale, P: poids de l'animal).
EQA	Coefficient d'encéphalisation de Radinsky (1965): id. basé sur la surface du foramen magnum (A) selon la formule $E = 22,4 A^{1,48}$.
HAPO	Hauteur du crâne à l'aplomb des apophyses post-orbitaires.
HFIO	Distance entre le plancher du foramen infra-orbitaire 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 alvéolaire.
LABZ	Largeur bizygomatique maximale.
LBCT	Longueur basicrânienne totale, du prosthion au bord postérieur des condyles occipitaux.
LBI	Longueur du métapode / largeur minimale × 10 (Franzen 1968)
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 des apophyses post-orbitaires et l'arrière du crâne.
LIMS	Longueur d'insertion du masséter superficiel, du bord antérieur de l'apophyse post-glénôïde au point le plus antérieur de l'insertion du muscle.
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	Évaluation du bras de résistance (sur le crâne): distance entre le bord antérieur de l'apophyse post-glénôïde et le contact P ⁴ -M ¹ , au niveau des faces occlusales.
SM1	Surface réelle mesurée de la M1/, comme référence de la stature générale.
SMST	Évaluation conventionnelle de la surface masticatoire des dents jugales maxillaires, comme référence de la stature générale: $= L_{P2-M3} \times (l_{p2} + l_{p3} + \dots + l_{M3}) \div 6$.
SOR	Évaluation de la surface de l'orbite: longueur de l'orbite (mesurée parallèlement au zygoma) × diamètre perpendiculaire.

Tabl. 3.— Définition des paramètres osseux (Voir fig. 1 et Remy, 1992, fig. 2).

Casaseca	-43,00 (1)	Montans	-33,00
Creechbarrow	-38,49	Montespieu	-39,00 (9)
Egerkingen	-41,68	Montmartre	-34,79
Escamps	-34,44	Mormoiron	-35,68
Euzet	-37,03	Mormont-Eclepens	-37,78
Faveirol	-35,23 (2)	Murs	-30,86 (10)
Fons 1	-37,68	Pech Crabit	-30,63
Fons 2	-37,68 (3)	Perrière	-36,52
Fons 3	-37,68 (3)	Peyregoux	-39,00 (9)
Fons 4	-37,38	Robiac	-38,39
Fons 5	-37,50 (4)	Roc de Santa	-38,00
Fons 6	-37,50 (5)	Roche Ragot	-37,50
Frohnstetten	-33,96	Ronzon	-31,79
Garouillas	-28,25	Roqueprune 2	-31,13
Geiseltal oMK-Ce-4	-44,64	Ruch	-32,54
Geiseltal UMK-22	-45,16	San Jaume	-41,00
Hordwell	-36,91	Sossis	-37,18
Itardies	-30,56	Soumailles	-33,00
Jumencourt	-42,63 (6)	St-Capraise d'Eymet	-34,37
La Débruge	-35,50	St-Maximin	-43,05
La Défense	-42,63	Ste-Croix	-35,23
Lascours	-35,23 (7)	Ste-Néboule	-35,06
Le Bretou	-38,05	Tabarly	-33,23
Le Saillant	-36,00	Villebramar	-31,30 (11)
Lissieu	-41,60		
Mähringen	-35,00	Quercy	-34,37 (12)
Mazateron	-38,50 (8)	Quercy	-34,00 (13)
Montalban	-30,90	Quercy	-28,25 (14)

Tabl. 4.— Estimation de l'âge des différents gisements cités dans le texte (en MA). d'après les données de Escarguel et al. 1997 (avec quelques modifications, voir ci-dessous).

- 1 - "Bioâge" (Escarguel *et al.*) supposé, intermédiaire entre MP 13 et 14.
- 2 - assimilé à Ste-Croix.
- 3 - assimilé à Fons 1.
- 4 - intermédiaire entre F1 et F4 (et non -38 comme in Escarguel *et al.*).
- 5 - intermédiaire entre F1 et F4.
- 6 - assimilé à La Défense.
- 7 - assimilé à SCX, bien que Escarguel *et al.* donnent -34.66 à partir des rongeurs (voir Remy 1985).
- 8 - bioâge intermédiaire entre MP 16 et 17.
- 9 - bioâge.
- 10 - assimilé à Les Chapelins. Le bioâge donnerait -31 (et non -32 comme in Escarguel *et al.*, car ce gisement est rapproché de MP 23 et non de MP 22).
- 11 - pour respecter la position intermédiaire entre Murs et Ronzon, l'âge retenu est la moyenne entre ces 2 localités.
- 12 - âge supposé de MNHN Qu-16372 (*P. major*), assimilé à St-Capraise.
- 13 - âge supposé de MTB Ma-PhQ-349 (*P. minor*), en fonction du meilleur alignement du spécimen sur différents graphiques.
- 14 - âge supposé de MNHN Qu-16516 (type de *P. javali*), assimilé au Garouillas.

aor	Apophyse post-orbitaire	fpa	Fenêtre palatine antérieure (<i>fissura palatina</i>)
apg	Apophyse post-glénoïde (<i>processus retro-articulare</i>)	fpg	Foramen post-glénoïdien (<i>for. retro-articulare</i>)
		fr	Frontal
apj	Processus (apophyse) jugulaire	fr / fro	Fenêtre ronde (<i>fenestra cochleae</i>)
apo	Apophyse paroccipitale	fsm	Foramen stylo-mastoïdien
apt	Apophyse post-tympanique du squamosal	fsp	Foramen (canal) sphéno-palatin
apz	Apophyse zygomatique du squamosal	ft	Fenêtre temporale
aqc	Aqueduc de la cochlée	fv / fov	Fenêtre ovale (<i>fenestra vestibuli</i>)
as	Alisphénoïde	gg	Logement du ganglion géniculé
at	Canal (anastomose transverse) sous-sphénoïdal	gt	Gouttière temporale
bs	Basisphénoïde	h	Hiatus pétro-sphénoïdal (<i>fissura petro-sphenoidalis</i>)
ca	Canal alisphénoïdal (<i>foramen alare anterius, posterius</i>)	hF	Hiatus de Fallope (<i>canalis facialis</i>)
		hp	Crochet ptérygoïdien (<i>hamulus pterygoideus</i>)
cf	Crête frontale (<i>linea temporalis</i>)	ipr	Inter-pariétal
cfr	Canal frontal	jg	Jugal
cg	Cavité glénoïde (<i>fossa mandibularis</i>)	la	Lacrymal
cl	Canal lacrymal	mae	Méat auditif externe
cn	Crête nuchale et lambdoïde (ou temporale)	mai	Méat auditif interne
co	Cochlée	mx	Maxillaire
cot	Crête orbito-temporale	na	Nasal
cp	Crête ptérygoïdienne	os	Orbitosphénoïde
cpp	Canal palatin postérieur	p	Pétreux (<i>pars petrosa</i> du périotique)
cs	Crête sagittale	pa	Palatin
cta	Crête temporale antérieure	pm	<i>Pars mastoidea</i> du périotique
eca	Échancrure carotidienne	pmx	Apophyse dorsale du prémaxillaire (<i>processus nasalis</i>)
efa	Échancrure faciale (<i>impressio vasculosa</i>)		
ena	Épine nasale antérieure	pr	Pariétal
eov	Échancrure ovale	pro	Promontoire (<i>promontorium</i>)
ese	Échancrure sphéno-épineuse	r	Recessus sus-méatique
eso	Échancrure sus-orbitaire	rfl	Recessus floculaire (<i>fossa subarcuata</i>)
fc	Foramen condylien (<i>canalis nervi hypoglossi</i>)	spp	Fosse ou sillon ptérygo-palatin
fe	Foramen ethmoïdal	sq	Squamosal
fio	Foramen infra-orbitaire antérieur (<i>for. infra-orbitale</i>) ou postérieur (<i>for. maxillare</i>)	t	Tympanique
		ta	Condyle du squamosal (<i>tuberculum articulare</i>)
fj	Trou déchiré postérieur (<i>foramen jugulare</i>)	tda	Trou déchiré antérieur (<i>fissura orbitalis</i>)
fl	Foramen lacrymal	th	Tympano-hyal (<i>processus styloideus</i>)
fm	Foramen mastoïdien	tl	Tubercule lacrymal
fo	Foramen optique	tmx	Tubérosité maxillaire (<i>tuber maxillae</i>)
foa	Fosse orbitaire antérieure	tr	Trou grand-rond (<i>foramen rotundum</i>)
fos	Secteur interne du MAI (fossettes cochléaire et sacculaire).	z	Arcade zygomatique
		zmd	Fosse zygomatoco-mandibulaire

Tabl. 5.— Symboles utilisés pour les illustrations.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
Gypse: N	1	1	1	1	3	2	2	2	4	3	4	3
L - V					7,0-7,8	9,4-9,5	10,6-11,0	9,2-9,7	9,1-10,5	10,8-11,0	11,2-12,6	11,2-12,6
\bar{X}	6,2	6,6	7,8	7,0	7,5	9,5	10,8	9,5	9,8	10,9	12,0	11,7
s									0,7024		0,5972	
V									7,2		5,0	
La Débruge: N	3	3	3	3	16	16	16	16	25	24	23	25
L - V	7,0-7,6	6,4-7,5	7,6-9,1	6,4-8,0	6,3-8,9	8,8-10,7	9,7-12,2	8,5-11,1	8,4-11,9	10,8-13,4	11,6-14,2	10,8-13,3
\bar{X}	7,3	6,8	8,2	6,9	8,0	9,9	10,9	10,1	10,2	12,0	13,1	12,4
s					0,6928	0,6429	0,7057	0,7346	0,7731	0,6322	0,6895	0,6503
V					8,7	6,5	6,5	7,3	7,6	5,3	5,3	5,2
Frohnstetten: N	5	4	5	4	16	16	16	16	28	28	28	28
L - V	6,8-8,1	6,4-7,2	7,8-9,2	6,6-7,4	7,0-9,0	9,2-10,4	10,2-11,2	9,1-10,3	8,8-11,2	10,9-13,1	11,7-14,0	11,1-12,8
\bar{X}	7,4	6,8	8,5	6,9	8,1	9,7	10,7	9,8	9,9	12,0	12,8	12,0
s	0,4690	0,3304	0,5771	0,3775	0,5954	0,3872	0,3008	0,3229	0,6096	0,5311	0,4814	0,4894
V	6,3	4,9	6,8	5,5	7,4	4,0	2,8	3,3	6,2	4,4	3,8	4,1

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
Gypse: N	4	3	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
L - V	11,4-13,5	11,9-14,0	14,6-16,3	12,8-14,8	13,0-16,6	13,3-15,2	16,2-18,4	14,0-16,5	16,5-18,9	13,9-15,1	17,6-19,2	13,8-16,8
\bar{X}	12,9	12,9	15,6	13,9	14,9	14,1	17,3	15,3	17,7	14,5	18,5	15,1
s	0,9950		0,7136	0,8539								
V	7,7		4,6	6,1								
La Débruge: N	26	26	27	27	32	33	33	33	36	35	36	35
L - V	10,3-14,9	11,5-14,8	14,0-17,7	12,5-15,4	12,6-17,7	13,3-16,5	15,6-19,8	12,8-18,3	15,6-21,9	13,7-18,0	16,9-22,8	14,3-18,2
\bar{X}	12,4	13,6	16,0	14,3	15,1	15,2	18,2	15,8	18,8	15,6	19,6	16,5
s	1,2014	0,6412	0,7791	0,6357	1,2106	0,8657	0,9411	1,3047	1,6752	0,9411	1,5062	0,9956
V	9,7	4,7	4,9	4,4	8,0	5,7	5,2	8,2	8,9	6,0	7,7	6,0
Frohnstetten: N	31	31	31	31	41	40	40	41	27	26	26	27
L - V	9,3-14,1	11,8-13,6	13,9-16,5	11,8-14,5	11,6-15,7	13,0-15,7	15,5-18,9	13,4-17,1	15,7-19,0	13,9-17,1	17,2-21,8	14,5-18,9
\bar{X}	11,8	12,6	14,9	13,2	13,9	14,4	17,2	15,1	17,4	15,2	19,7	16,4
s	1,2746	0,4871	0,7020	0,6379	0,9531	0,5918	0,6659	0,7715	0,8700	0,8842	1,1857	0,9527
V	10,8	3,9	4,7	4,8	6,9	4,1	3,9	5,1	5,0	5,8	6,0	5,8

Tabl. 6.— Mesures dentaires chez 3 populations de *Plagiolophus minor* (dents supérieures).

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
Gypse: N	3	1	1	2	2	2	3	2	2
L - V	5,5-6,0			6,4-8,3	5,0-5,5	5,5-5,8	8,8-9,3	6,3-6,7	7,0-7,4
\bar{X}	5,8	4,1	4,1	7,4	5,3	5,7	9,1	6,5	7,2
La Débruge: N	8	8	5	20	21	13	22	21	22
L - V	5,3-7,3	3,6-5,2	3,6-4,6	6,8-9,7	4,5-6,9	4,9-6,1	8,3-11,3	5,7-7,9	6,2-7,8
\bar{X}	6,6	4,4	4,0	8,0	5,4	5,5	9,8	6,7	7,2
s	0,6824	0,6357	0,3674	0,8168	0,6314	0,3982	0,8146	0,4632	0,4329
V	10,4	14,4	9,2	10,2	11,8	7,3	8,3	7,0	6,1
Frohnstetten: N				12	13	12	17	17	17
L - V				7,2-8,8	4,6-6,0	4,9-6,3	8,3-10,4	5,5-7,0	6,5-7,7
\bar{X}				8,2	5,1	5,6	9,6	6,3	7,0
s				0,4871	0,3825	0,3934	0,4964	0,4285	0,3022
V				6,0	7,6	7,0	5,2	6,8	4,3

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
Gypse: N	3	2	2	3	3	3	2	3	2	2
L - V	10,3-11,2	7,5-7,9	7,6-7,6	12,6-13,5	7,9-8,7	7,7-8,4	20,4-21,3	8,1-8,4	7,2-7,6	5,8-6,0
\bar{X}	10,7	7,7	7,6	13,0	8,2	8,1	20,9	8,3	7,4	5,9
La Débruge: N	27	26	26	36	36	36	38	37	32	31
L - V	9,6-13,2	6,9-8,6	7,2-8,6	11,7-15,4	7,7-9,6	7,5-9,5	18,4-23,2	7,4-9,5	6,1-8,3	4,4-7,0
\bar{X}	10,8	7,7	7,9	13,2	8,5	8,5	20,7	8,4	7,6	5,9
s	0,8525	0,4257	0,3926	0,9957	0,5201	0,5013	1,1299	0,5218	0,4465	0,6308
V	7,9	5,5	5,0	7,5	6,1	5,9	5,5	6,2	5,9	10,8
Frohnstetten: N	11	11	11	8	7	7	15	17	16	14
L - V	9,4-11,7	6,1-7,4	6,5-7,5	11,4-14,1	7,1-8,4	7,1-8,8	17,9-21,0	7,2-8,8	6,3-8,0	3,9-6,1
\bar{X}	10,4	6,7	7,0	12,4	7,7	7,7	19,4	7,8	7,1	5,3
s	0,9023	0,3924	0,3177	0,8915	0,4298	0,5318	0,9477	0,4298	0,4829	0,6134
V	8,7	5,9	4,5	7,2	5,6	6,9	4,9	5,5	6,8	11,5

Tabl. 7.— Mesures dentaires chez 3 populations de *Plagiolophus minor* (dents inférieures).

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
Plagiolophus minor, tous gisements confondus												
N	15	14	16	14	46	45	45	45	70	68	70	69
L-V	6,2-8,3	5,8-8,7	7,5-9,2	5,8-8,0	6,2-9,1	8,8-11,6	9,7-12,6	8,4-11,7	8,4-11,9	10,7-13,4	11,1-14,2	10,4-13,3
\bar{X}	7,2	6,9	8,2	6,9	7,9	9,8	10,8	9,9	9,9	11,9	12,8	12,1
s	0,6459	0,6841	0,6139	0,6225	0,7400	0,6465	0,6524	0,6859	0,7266	0,6374	0,6626	0,6472
V	9,0	9,9	7,5	9,0	9,4	6,6	6,0	7,0	7,3	5,4	5,2	5,3
Plagiolophus ovinus												
N									2	2	2	2
L-V									11,1-11,5	11,2-12,2	13,1-14,5	12,3-13,0
\bar{X}									11,3	11,7	13,8	12,7
s									0,2828	0,7071	0,9899	0,4950
V									2,5	6,0	7,2	3,9
comparaison ovinus/minor												
t									2,2698	-0,282	1,6443	0,9145
degrés liberté									70	68	70	69
signification									0,95	NS	NS	NS

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
Plagiolophus minor, tous gisements confondus												
N	82	79	80	80	104	103	103	103	106	104	105	105
L-V	9,3-14,9	11,5-14,8	13,9-17,8	11,8-15,4	11,6-17,7	13,0-16,5	15,5-20,4	12,8-18,3	15,6-23,1	13,0-18,0	16,9-22,9	13,8-18,9
\bar{X}	12,1	13,1	15,6	13,8	14,7	14,7	17,8	15,5	18,7	15,3	19,8	16,6
s	1,2995	0,7547	0,9330	0,8178	1,1779	0,7925	0,9560	1,0343	1,6110	0,9312	1,3660	0,9994
V	10,7	5,8	6,0	5,9	8,0	5,4	5,4	6,7	8,6	6,1	6,9	6,0
Plagiolophus ovinus												
N	5	5	5	5	3	3	3	3				
L-V	14,0-17,6	13,1-15,3	15,6-18,8	15,2-16,7	15,8-16,6	14,7-15,4	18,3-19,1	15,9-17,4				
\bar{X}	15,3	14,2	17,1	15,8	16,3	15,1	18,7	16,5				
s	1,4353	0,9301	1,2157	0,6042	0,4163	0,3512	0,4000	0,7767				
V	9,4	6,5	7,1	3,8	2,6	2,3	2,1	4,7				
comparaison ovinus/minor												
t	6,0141	2,6954	3,4671	4,8040	2,4727	0,6116	1,6401	1,7389				
degrés liberté	85	82	83	83	105	104	104	104				
signification	0,999	0,99	0,999	0,999	0,98	NS	NS	0,9				

Tabl. 8.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus minor* et *P. ovinus* (dents supérieures).

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
Plagiolophus minor, tous gisements confondus									
N	14	12	9	43	43	35	56	54	54
L - V	5,3-7,4	3,6-5,2	3,6-4,6	6,4-9,7	4,5-6,9	4,9-6,3	8,3-11,3	5,5-7,9	6,0-7,8
\bar{X}	6,4	4,3	4,0	8,1	5,2	5,5	9,7	6,5	7,1
s	0,7195	0,5807	0,3162	0,7273	0,5127	0,3822	0,7712	0,4729	0,3970
V	11,3	13,5	7,9	9,0	9,8	6,9	7,9	7,2	5,6
Plagiolophus ovinus									
N	2		2	5	5	5	6	6	6
L - V	7,3-7,5		4,5-4,5	7,5-8,5	4,1-5,3	5,0-5,5	9,2-11,3	6,1-6,6	6,5-7,5
\bar{X}	7,4		4,5	8,1	4,9	5,3	10,1	6,4	7,0
s	0,1414		0,0000	0,3899	0,4615	0,2302	0,7483	0,2066	0,3834
V	1,9		0,0	4,8	9,5	4,3	7,4	3,2	5,5
comparaison ovinus/minor									
t	1,9189		2,1453	0,0329	-1,5701	-1,1655	1,1239	-0,8870	-0,6306
degrés de liberté	14		9	46	46	38	60	58	58
signification	0,9		0,9	NS	NS	NS	NS	NS	NS

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
Plagiolophus minor, tous gisements confondus										
N	58	56	56	69	68	69	82	85	77	73
L - V	9,2-13,2	6,1-8,9	6,5-8,8	11,1-15,4	7,1-9,8	7,0-9,9	17,9-23,6	7,2-9,5	6,1-8,3	3,9-7,0
\bar{X}	10,8	7,4	7,7	13,1	8,4	8,3	20,6	8,2	7,4	5,6
s	0,9300	0,5784	0,5275	0,9665	0,5768	0,5849	1,2567	0,5655	0,4801	0,6659
V	8,6	7,8	6,8	7,4	6,9	7,0	6,1	6,9	6,5	11,9
Plagiolophus ovinus										
N	6	6	6	7	8	7	5	3	2	1
L - V	10,9-13,2	7,0-8,3	7,5-8,6	13,7-16,7	7,6-9,1	8,0-9,1	18,0-24,4	7,8-8,5	7,4-7,4	
\bar{X}	12,4	7,6	8,0	15,3	8,5	8,5	21,6	8,2	7,4	6,3
s	0,8779	0,4167	0,4535	1,0242	0,5445	0,4472	2,5753	0,3606	0,0000	
V	7,1	5,5	5,7	6,7	6,4	5,3	11,9	4,4	0,0	
comparaison ovinus/minor										
t	4,0497	0,6920	1,1526	5,7042	0,7886	0,7943	1,6112	0,0071	0,0418	1,0339
degrés de liberté	62	60	60	74	74	74	85	86	77	72
signification	0,999	NS	NS	0,999	NS	NS	NS	NS	NS	NS

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
Plagiolophus minor tous gisements confondus						
N	11	12	12	13	12	12
L - V	18,6-34,0	59,5-69,8	28,0-52,1	19,8-24,6	40,4-47,8	44,7-56,9
\bar{X}	25,6	64,6	39,4	21,8	43,6	49,9
s	4,8511	3,2342	7,2943	1,8322	2,0138	4,2179
V	18,9	5,0	18,5	8,4	4,6	8,4
Plagiolophus ovinus						
N	2	2	2	3	3	3
L - V	28,8-39,5	70,7-73,2	40,7-54,0	22,8-28,5	48,5-52,5	47,0-54,3
\bar{X}	34,2	72,0	47,3	25,6	50,2	50,9
s	7,5660	1,7678	9,3524	2,8513	2,0817	3,6720
V	22,2	2,5	19,8	11,1	4,1	7,2
comparaison ovinus/minor						
t	2,1521	3,0560	1,3870	2,9780	4,9934	0,3783
degrés de liberté	11	12	12	14	13	13
signification	0,9	0,99	NS	0,99	0,999	NS

Tabl. 9.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus minor* et *P. ovinus* (dents inférieures).

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
FPO RU-1 d	9,3	9,4	11,3	9,3	9,4	11,5	12,8	11,4	12,4	13,5	15,4	14,1
FPO RU-2 g	7,3	8,4	9,3	8,4	8,2	11,9	13,7	12,5	9,9	14,5	15,6	15,3
moyenne	8,3	8,9	10,3	8,9	8,8	11,7	13,3	12,0	11,2	14,0	15,5	14,7

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
FPO RU-1 d	15,2	15,9	18,9	16,4	19,1	17,2	21,8	19,6	23,2	17,4	23,9	17,9
FPO RU-2 g	11,7	16,1	19,7	17,0	15,0	18,1	22,1	18,4	22,9	17,7	22,8	20,1
37-3 (Ringade)									24,4	17,1	24,9	20,9
moyenne	13,5	16,0	19,3	16,7	17,1	17,7	22,0	19,0	23,5	17,4	23,9	19,6

SUP	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
FPO RU-1 d	37,5	82,5	45,5	31,7	54,7	58,0
FPO RU-2 g	32,0	77,8	41,1	27,1	49,4	54,9
moyenne	34,8	80,2	43,3	29,4	52,1	56,4

INF	P/2 L	P/3 L	P/4 L	M/1 L	M/2 L	M/3 L
FPO Ru-3	7,3	9,0	10,2	12,3	15,6	25,6

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
FPO Ru-3	39,3	80,3	48,9	26,4	53,6	49,3

Tabl. 10.— Mesures dentaires chez *Plagiolophus ringeadei* n.sp.

SUP	P4/				M1/				M2/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
t	-0,1185	3,2527	2,4042	2,9512	-1,3045	2,5788	2,3125	1,8783	0,5024	6,0718	10,207	3,3718
degrés de liberté	2	2	2	2	5	5	5	5	3	3	3	3
signification	NS	0,9	0,8	0,9	NS	0,95	0,9	0,8	NS	0,99	0,999	0,95

INF	P/2 L	P/3 L	P/4 L	M/1 L	M/2 L	M/3 L
t	-0,5774	2,1541	0,1237	-0,07	0,3001	1,4108
degrés de liberté	1	4	5	5	6	4
signification	NS	0,9	NS	NS	NS	NS

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
t	0,5558	3,8567	0,1391	0,243	1,4284	-0,397
degrés de liberté	1	1	1	2	2	2
signification	NS	0,8	NS	NS	NS	NS

Tabl. 11.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus ringeadei* n.sp. et *P. ovinus*.
À partir des données des tableaux 8, 9 et 10.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	7	7	7	7	6	6	6	6	8	8	8	8
L - V	7,7-9,8	7,4-10,8	11,3-13,0	6,7-11,1	9,1-10,8	12,9-14,4	14,5-15,9	12,3-14,7	11,3-14,1	14,7-16,4	16,3-18,7	14,8-16,9
\bar{X}	9,0	9,7	11,9	9,3	9,9	13,5	15,0	13,3	12,7	15,5	17,5	15,7
s	0,7740	1,1385	0,6336	1,4351	0,7259	0,5586	0,5089	0,7941	1,0474	0,5768	0,6749	0,7166
V	8,6	11,8	5,3	15,4	7,4	4,1	3,4	6,0	8,2	3,7	3,9	4,6

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	8	7	7	8	10	9	10	9	9	9	9	9
L - V	13,3-18,5	14,9-18,7	20,0-22,0	16,5-20,3	16,8-23,3	16,8-19,9	22,2-26,0	19,4-23,1	24,1-28,4	18,4-20,3	25,5-27,6	20,9-23,9
\bar{X}	15,6	17,1	21,2	18,1	20,1	18,5	24,6	20,8	25,8	19,5	26,1	22,3
s	1,9405	1,4201	0,6503	1,1307	2,1516	1,1314	1,1285	1,2155	1,4134	0,7860	0,7211	1,0277
V	12,5	8,3	3,1	6,3	10,7	6,1	4,6	5,8	5,5	4,0	2,8	4,6

SUP	L _{DPC}	L _{6M}	% _{DPC}	L _{3P}	L _{3M}	PMI
N	3	4	3	4	4	4
L - V	34,8-37,6	84,5-93,6	37,2-43,0	27,8-30,6	57,4-64,2	47,2-52,5
\bar{X}	36,6	88,2	41,0	29,8	59,6	50,0
s	1,5620	3,8353	3,3083	1,3077	3,1160	2,5854
V	4,3	4,3	8,1	4,4	5,2	5,2

INF	P/2		P/3			P/4		
	L	l	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
N	5	5	8	8	8	11	10	10
L - V	8,2-8,6	5,0-5,4	10,5-11,4	5,8-6,9	6,8-7,8	12,4-14,3	7,9-9,1	8,7-10,2
\bar{X}	8,4	5,3	11,0	6,3	7,5	13,4	8,4	9,6
s	0,1517	0,1673	0,3335	0,3399	0,4504	0,6618	0,3665	0,5043
V	1,8	3,2	3,0	5,4	6,0	4,9	4,4	5,3

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
N	12	12	11	13	13	13	9	10	9	9
L - V	12,6-16,3	7,9-10,1	8,8-10,8	16,4-21,2	8,8-11,8	9,7-12,1	26,9-31,0	9,9-11,3	8,1-10,6	6,5-8,9
\bar{X}	14,9	9,5	9,7	19,0	10,7	10,8	28,9	10,4	9,4	7,4
s	1,2817	0,6387	0,6297	1,1919	0,8262	0,6772	1,3601	0,4458	0,8031	0,8100
V	8,6	6,7	6,5	6,3	7,7	6,3	4,7	4,3	8,6	10,9

INF	L _{DPC}	L _{6M}	% _{DPC}	L _{3P}	L _{3M}	PMI
N	10	11	10	9	9	9
L - V	43,8-52,3	75,0-93,8	48,1-58,4	29,1-41,5	59,5-64,5	47,0-68,8
\bar{X}	47,3	89,9	52,9	31,7	61,6	51,4
s	2,8312	5,3322	3,0578	3,8396	1,6280	6,8033
V	6,0	5,9	5,8	12,1	2,6	13,2

Tabl. 12.— Mesures dentaires de quelques spécimens de *Plagiolophus ministri*.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
t	0,9367	0,8684	2,5370	0,4553	1,7197	4,2167	3,9115	2,0375	1,6870	3,2174	3,9696	1,7654
degrés de liberté	7	7	7	7	6	6	6	6	8	8	8	8
signification	NS	NS	0,95	NS	0,8	0,99	0,99	0,9	0,8	0,98	0,99	0,8

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
t	1,3261	1,0426	3,7929	1,6430	1,5218	1,2087	4,6480	1,8565	2,3791	4,1574	3,9539	3,2329
degrés de liberté	8	7	7	8	8	8	8	8	9	9	9	9
signification	NS	NS	0,99	0,8	0,8	NS	0,99	0,8	0,95	0,99	0,99	0,98

SUP	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
t	-0,7848	-2,5106	0,77931	-0,2039	-2,6449	2,96815
degrés de liberté	3	4	3	4	4	4
signification	NS	0,9	NS	NS	0,9	0,95

INF	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3
	L	L	L	L	L	L
t	-6,3805	-5,5473	-4,6293	-1,9115	-2,7737	-2,2785
degrés de liberté	4	8	10	10	12	9
signification	0,99	0,999	0,999	0,9	0,98	0,95

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
t	-2,6942	-1,7188	-1,2419	-1,3013	-4,6878	-0,3045
degrés de liberté	9	10	9	8	8	8
signification	0,95	0,8	NS	NS	0,99	NS

Tabl. 13.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus ringeadei* n.sp. et *P. ministri*.
A partir des données des tableaux 10 et 12.

INF	P/2		P/3		P/4		
	L	l	L	l	L	l ₁	l ₂
Qu-16516	11 ⁽¹⁾	5,5 ⁽¹⁾	13 ⁽¹⁾	8 ⁽¹⁾	17,6	10,8	11,5

INF	M/1			M/2			M/3	
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁
Qu-16516	22,8	12,4	13,5	27,8	13,4	13,7	34 ⁽²⁾	12 ⁽³⁾

INF	DPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
Qu-16516	52,0	121,2 ⁽⁴⁾	42,9	39,2 ⁽⁴⁾	80,0 ⁽⁴⁾	49,0

SUP	M3/			
	L	l	D	d
Ma-PhQ-364	35,9	25,6	36,8	28,5

Tabl. 14.— Mesures dentaires chez *P. javali*.
1) estimations (données de Filhol)
2) dent en cours d'éruption: estimation
3) estimation
4) estimations Brunet & Jehenne 1989

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
Castrais: N					1	1	1	1	2	2	2	2
L - V									9,4-10,7	12,3-13,3	12,7-13,4	13,3-13,5
\bar{X}					8,5	10,5	11,2	10,9	10,1	12,8	13,1	13,4
Robiac: N	3	3	3	3	5	5	5	5	7	7	7	7
L - V	7,8-8,6	8,4-9,4	9,6-10,0	7,9-9,4	8,0-9,1	10,8-12,1	11,0-12,5	10,1-12,2	9,5-11,5	12,5-14,5	13,7-14,8	12,1-15,0
\bar{X}	8,1	8,8	9,8	8,6	8,5	11,4	12,0	11,1	10,6	13,3	14,2	13,5
Roc Santa: N	6	6	6	6	5	5	5	5	9	8	8	8
L - V	7,9-9,6	8,9-10,4	10,0-11,6	8,9-10,1	8,8-11,0	11,4-13,0	12,1-14,1	11,7-13,2	10,9-13,7	13,5-15,1	15,1-16,3	13,6-15,6
\bar{X}	9,0	9,8	10,8	9,5	9,6	12,2	13,2	12,5	12,1	14,3	15,9	14,6
Hordle: N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
X	8,5	8	9,7	8,1	9,4	11,9	12,8	11,8	12,2	13,7	14,2	13,9
Fons (sauf F4): N	8	8	16	15	20	17	15	18	40	42	37	42
L - V	7,3-10,0	8,1-11,2	9,2-12,3	8,2-12,2	7,6-10,7	10,9-14,0	11,8-15,2	11,2-14,5	8,4-13,5	11,2-18,3	11,8-19,4	11,0-17,3
\bar{X}	8,8	9,7	10,6	9,4	9,2	12,3	13,2	12,5	11,0	14,3	15,2	14,4
Fons 4: N					3	2	3	3	2	2	2	2
L - V					8,3-10,5	12,6-13,4	12,4-14	11,9-13,6	10,3-12,1	14,7-15,0	15,6-15,8	14,5-15,6
\bar{X}					9,3	13,0	13,1	12,9	11,2	14,9	15,7	15,1
Euzet: N	2	2	18	19	24	22	21	22	27	23	21	24
L - V	7,8-9,4	9,6-10,6	9,4-12,5	8,3-11,1	8,0-11,1	11,6-14,2	12,3-14,8	11,3-14,0	8,7-13,6	13,7-15,3	14,5-16,8	12,8-15,8
\bar{X}	8,6	10,1	10,9	9,6	9,2	12,6	13,5	12,5	11,0	14,6	15,6	14,5
tous gisements confondus												
N	20	20	44	44	59	53	51	55	88	85	78	86
L - V	7,3-10,0	8,0-11,2	9,2-12,5	7,9-12,2	7,6-11,1	10,5-14,2	11,0-15,2	10,1-14,5	8,4-13,7	11,2-18,3	11,8-19,4	11,0-17,3
\bar{X}					9,2	12,3	13,1	12,4	11,1	14,3	15,2	14,4
s	0,7768	0,8462	0,8242	0,8302	0,7589	0,8690	0,9640	0,9588	1,1555	0,9740	1,0881	1,0387
V	8,9	8,9	7,7	8,8	8,3	7,0	7,3	7,8	10,4	6,8	7,1	7,2

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
Castrais: N	10	9	10	10	9	7	7	7	8	20	19	19
L - V	10,6-15,9	13,3-16,3	15,0-18,4	13,1-16,7	13,5-18,3	15,2-17,2	17,5-20,3	15,7-17,7	17,9-21,1	15,0-17,9	17,4-22,2	15,6-19,7
\bar{X}	13,5	14,5	16,6	15,2	16,2	16,2	19,1	16,9	19,7	16,4	19,7	17,3
Robiac: N	9	10	10	9	5	5	5	4	9	9	9	8
L - V	11,6-16,4	13,8-16,2	16,1-18,8	15,0-18,3	15,8-17,0	15,0-18,7	17,3-21,9	15,5-18,3	19,1-24,3	17,3-18,6	20,6-24,3	18,2-21,4
\bar{X}	13,5	15,1	17,6	16,2	16,3	16,9	20,2	17,2	21,0	17,9	22,0	19,7
Roc Santa: N	9	7	8	7	10	9	10	9	9	9	9	9
L - V	12,2-15,6	14,7-17,9	16,6-20,1	14,8-17,3	16,2-19,6	16,5-18,5	19,2-23,6	17,3-20,7	20,1-23,3	15,5-18,6	20,9-23,9	17,7-20,1
\bar{X}	14,1	15,9	18,3	16,2	17,9	17,7	21,4	18,6	21,6	17,7	22,2	18,7
Hordle: N	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
X	14,3	15,4	18,6	16,4	17,1	17,4	21,3	17,2	22,7	17,0	21,5	18,5
Fons (sauf F4): N	49	43	43	44	45	42	43	43	40	40	38	40
L - V	11,5-16,5	14,3-19,7	17,1-22,6	14,6-18,7	14,3-19,4	15,9-21,9	19,3-24,6	16,6-21,6	16,1-25,5	15,6-20,4	19,7-26,3	17,9-22,3
\bar{X}	13,9	15,9	18,5	16,5	16,6	17,9	21,5	18,8	19,3	18,1	22,5	19,9
Fons 4: N	4	3	3	3	6	4	5	4	3	3	3	3
L - V	13,3-14,6	15,1-16,6	18,6-19,5	16,8-17,1	15,0-20,2	17,4-19,7	21,3-22,8	17,1-19,9	18,4-19,7	17,6-19,0	22,3-23,6	19,5-20,1
\bar{X}	13,8	16,1	19,0	16,9	17,7	18,6	22,1	18,9	19,2	18,3	22,9	19,7
Euzet: N	45	39	38	40	47	42	43	45	32	31	30	30
L - V	11,0-17,6	14,5-17,9	17,0-21,3	15,0-19,1	13,7-20,0	16,2-20,3	20,0-24,4	16,5-20,5	15,7-23,7	16,5-19,5	21,4-26,3	17,8-21,2
\bar{X}	13,8	16,2	18,9	16,7	16,6	17,9	21,8	18,8	19,0	18,2	23,1	19,6
tous gisements confondus												
N	127	112	113	114	123	110	114	113	102	113	109	110
L - V	10,6-17,6	13,3-19,7	15,0-22,6	13,1-19,1	13,5-20,2	15,0-21,9	17,3-24,6	15,5-21,6	15,7-25,5	15,0-20,4	17,4-26,3	15,6-22,3
\bar{X}	13,8	15,8	18,4	16,4	16,7	17,8	21,4	18,6	19,6	17,7	22,1	19,2
s	1,2316	1,0613	1,1738	1,0041	1,3714	1,1312	1,2758	1,1953	2,2152	1,1617	1,6806	1,3489
V	8,9	6,7	6,4	6,1	8,2	6,4	6,0	6,4	11,3	6,5	7,6	7,0

Tabl. 15.— Mesures dentaires chez quelques populations de *Plagiolophus annectens* (dents supérieures).

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
Castrais: N				3	2	3	8	7	8
L - V				7,0-9,4	5,0-5,9	5,1-6,0	8,5-12,4	5,8-7,6	6,2-7,8
\bar{X}				7,8	5,5	5,5	9,9	6,6	7,0
Robiac: N	4		3	10	10	10	9	7	7
L - V	6,6-7,7		4,6-4,9	7,8-10,1	4,5-6,7	5,0-7,5	9,5-12,0	7,2-8,1	7,3-9,0
\bar{X}	7,2		4,8	9,1	5,9	6,4	10,8	7,5	8,2
Roc Santa: N	4	4	4	8	8	7	14	13	14
L - V	7,4-8,9	4,5-5,2	4,6-5,8	8,8-10,8	5,6-6,7	4,8-7,1	10,3-12,6	6,5-8,3	7,0-9,1
\bar{X}	8,3	5,0	5,1	9,5	6,1	6,4	11,6	7,6	8,3
Fons (sauf F4): N	13	11	2	36	29	34	42	42	42
L - V	7,3-10,0	5,2-6,6	4,8-5,1	7,8-11,8	5,5-7,1	6,0-7,9	9,6-13,9	7,0-8,8	7,1-9,4
\bar{X}	8,5	5,8	5,0	9,6	6,4	6,9	11,5	7,9	8,4
Fons 4: N	1		1	1	1	1	1	1	1
L - V									
\bar{X}	9,2		6,3	9,7	5,9	6,2	13,2	8,1	8,9
Euzet: N	8	7		11	11	12	16	16	16
L - V	6,6-8,7	4,8-5,9		8,5-11,1	6,0-7,0	7,2-7,7	10,2-13,1	7,3-8,8	8,0-9,2
\bar{X}	7,5	5,6		9,7	6,5	7,4	11,4	8,2	8,7
tous gisements confondus									
N	31	23	10	69	61	67	90	86	88
L - V	6,6-10,0	4,5-6,6	4,6-6,3	7,0-11,8	4,5-7,1	4,8-7,9	8,5-13,9	5,8-8,8	6,2-9,4
\bar{X}	8,1	5,6	5,1	9,5	6,3	6,8	11,3	7,8	8,3
s	0,8796	0,5315	0,5473	0,9411	0,4932	0,6548	1,0160	0,6133	0,6674
V	10,9	9,6	10,8	9,9	7,9	9,6	9,0	7,9	8,0

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
Castrais: N	13	10	11	19	18	18	10	11	11	10
L - V	10,0-13,7	6,6-9,0	7,0-8,8	11,5-16,5	7,0-9,4	6,9-9,3	19,6-22,5	8,0-8,8	6,9-8,5	4,8-6,6
\bar{X}	11,6	7,4	7,6	13,6	8,2	8,2	20,6	8,3	7,5	5,9
Robiac: N	18	12	13	20	18	19	14	14	15	14
L - V	9,2-15,9	6,5-9,7	6,7-9,6	12,1-16,6	7,5-10,6	7,8-10,4	20,4-24,3	8,8-10,6	7,8-9,0	6,2-7,8
\bar{X}	12,3	8,0	8,4	14,7	9,3	9,4	22,9	9,8	8,6	6,9
Roc Santa: N	25	25	22	23	22	20	9	15	12	10
L - V	10,9-14,9	7,4-9,5	7,9-10,1	12,8-18,1	8,8-10,8	8,4-10,0	21,3-25,0	8,6-10,3	7,8-9,6	6,4-7,5
\bar{X}	13,0	8,3	8,6	15,9	9,8	9,3	23,7	9,5	8,5	6,9
Fons (sauf F4): N	43	40	46	55	55	57	37	41	37	30
L - V	10,5-15,3	7,5-10,2	7,7-10,6	13,3-19,4	8,1-11,1	8,3-11,0	20,6-26,3	8,7-11,0	7,3-9,7	5,6-8,2
\bar{X}	13,1	8,7	9,1	15,9	9,7	9,7	23,7	9,7	8,6	7,0
Fons 4: N	3	3	3	4	4	4	4	5	5	2
L - V	12,5-16,1	8,0-10,1	8,4-10,6	15,2-19,1	9,1-11,2	8,9-11,3	22,9-26,8	9,0-10,9	7,9-10,0	5,9-6,5
\bar{X}	14,4	9,1	9,5	17,5	10,2	10,3	25,1	9,9	8,9	6,2
Euzet: N	17	17	17	16	16	16	13	15	14	14
L - V	10,8-14,3	8,1-10,1	8,5-10,1	14,1-17,3	9,1-10,9	9,3-10,8	22,1-25,1	8,9-11,0	8,5-9,6	6,1-7,9
\bar{X}	12,5	9,0	9,3	15,5	9,9	10,1	23,7	9,8	8,9	7,1
tous gisements confondus										
N	119	107	112	137	133	134	87	101	94	80
L - V	9,2-16,1	6,5-10,2	6,7-10,6	11,5-19,4	7,0-11,2	6,9-11,3	19,6-26,8	8,0-11,0	6,9-10,0	4,8-8,2
\bar{X}	12,7	8,4	8,8	15,4	9,5	9,5	23,3	9,6	8,5	6,8
s	1,3451	0,8060	0,8069	1,4701	0,8411	0,8254	1,5250	0,6765	0,6235	0,6323
V	10,6	9,6	9,1	9,5	8,9	8,7	6,6	7,1	7,3	9,3

Tabl. 16.— Mesures dentaires chez quelques populations de *Plagiolophus annectens* (dents inférieures).

SUP	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
Roc Santa: N		4		4	4	4
L - V		71,7-80,4		27,2-31,8	45,7-52,1	57,6-61,2
\bar{X}		76,7		29,2	49,4	59,1
Hordle: N		1		1	1	1
X		78,3		27,9	52,2	53,4
Fons (sauf F4): N	1	2	1	5	10	4
L - V		87,0-87,2		27,0-33,0	48,5-57,2	51,6-58,5
\bar{X}	26,0	87,1	29,9	30,3	52,4	56,1
Euzet: N	4	7	4	7	7	7
L - V	15,0-24,3	74,1-83,1	19,2-29,2	25,6-31,5	49,0-55,0	50,7-63,1
\bar{X}	21,0	79,1	25,9	29,1	51,5	56,6
tous gisements confondus						
N	8	19	8	22	27	22
L - V	15,0-26,0	71,7-87,2	19,2-32,1	25,6-33,0	45,7-57,2	49,8-63,1
\bar{X}	21,4	79,2	26,4	29,3	51,7	56,6
s	3,8731	4,4098	4,3778	2,1083	2,9908	3,4326
V	18,1	5,6	16,6	7,2	5,8	6,1

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
Robiac: N				4	7	4
L - V				24,7-29,0	43,5-51,9	53,9-59,1
\bar{X}				26,7	47,9	55,6
Roc Santa: N	2	2	2	2	2	2
L - V	23,0-25,4	73,9-75,0	30,7-34,4	22,5-26,4	48,0-48,1	46,9-54,9
\bar{X}	24,2	74,5	32,5	24,5	48,1	50,9
Fons (sauf F4): N	5	6	5	6	6	6
L - V	25,9-29,6	71,3-87,0	31,4-41,2	23,6-29,3	48,8-57,5	48,4-55,5
\bar{X}	28,5	80,1	36,4	27,8	53,3	52,1
Euzet: N	4	5	4	5	5	5
L - V	14,6-26,3	75,3-87,9	19,4-33,7	26,7-32,2	49,4-56,9	52,5-57,2
\bar{X}	22,7	81,3	28,1	29,1	52,4	55,4
tous gisements confondus						
N	12	16	12	17	20	17
L - V	14,6-30,5	70,3-87,9	19,4-41,2	22,5-32,2	43,5-57,5	46,9-59,1
\bar{X}	26,0	78,8	33,3	27,5	50,7	53,7
s	4,2884	5,4050	5,8940	2,4970	3,7462	3,1478
V	16,5	6,9	17,7	9,1	7,4	5,9

Tabl. 17.— Mesures dentaires chez quelques populations de *Plagiolophus annectens* (séries dentaires).

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	4	4	4	4	5	5	5	5	11	11	11	11
L - V	7,6-8,3	9,3-11,4	10,3-12,2	9,2-11,6	9,1-10,1	11,6-14,0	11,7-14,4	10,7-14,3	9,6-13,1	12,9-15,6	12,8-16,1	12,1-15,7
\bar{X}	8,0	10,5	11,3	10,4	9,6	12,8	13,3	12,5	11,2	14,5	14,9	14,2
s	0,3304	0,8737	0,9215	0,9798	0,4438	1,0710	1,2174	1,5502	1,1149	0,9218	1,0277	1,0783
V	4,1	8,4	8,1	9,4	4,6	8,4	9,2	12,4	9,9	6,3	6,9	7,6

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	9	9	9	9	12	14	13	12	13	13	13	13
L - V	11,9-16,4	15,8-17,2	16,9-18,6	15,6-17,2	15,3-18,2	17,3-20,6	18,7-21,7	17,0-20,3	18,0-21,1	17,8-20,2	19,8-22,3	17,4-20,8
\bar{X}	14,6	16,6	17,9	16,5	16,3	18,6	20,2	18,7	19,5	19,2	21,3	19,3
s	1,2197	0,4807	0,5357	0,5454	0,9995	0,9269	1,0789	0,9709	0,7685	0,8623	0,6976	0,9628
V	8,4	2,9	3,0	3,3	6,2	5,0	5,3	5,2	3,9	4,5	3,3	5,0

SUP	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
N	2	2	2	1	1	1
L - V	14,5-20,5	70,5-79,5	20,6-25,8			
\bar{X}	17,5	75,0	23,2	29,5	49,5	59,6
s	4,2426	6,3640	3,6902			
V	24,2	8,5	15,9			

INF	P/3			P/4		
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
N	5	5	5	4	4	4
L - V	9,6-10,7	6,0-7,2	6,7-7,3	11,3-12,2	8,5-8,9	9,0-9,3
\bar{X}	9,9	6,6	6,9	11,7	8,7	9,2
s	0,4528	0,5310	0,2881	0,3873	0,1915	0,1732
V	4,6	8,0	4,2	3,3	2,2	1,9

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
N	9	11	11	15	15	15	17	17	18	17
L - V	10,9-14,0	8,6-9,6	8,5-9,7	13,0-17,6	8,8-11,8	9,4-11,0	19,1-23,8	9,4-11,6	8,0-9,6	6,0-7,7
\bar{X}	13,1	9,1	9,3	14,8	10,4	10,2	22,0	10,4	8,8	6,9
s	1,2005	0,3901	0,3744	1,2873	0,6889	0,5434	1,1861	0,5788	0,4705	0,5130
V	9,2	4,3	4,0	8,7	6,6	5,3	5,4	5,6	5,4	7,5

Tabl. 18.— Mesures dentaires chez *Plagiolophus cartieri*.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
<i>P. lugdunensis</i>												
N	5	5	5	5	5	4	3	4	9	9	8	9
L - V	7,7-8,5	9,5-10,7	10,1-10,7	9,2-10,3	8,6-10,3	12,1-12,7	12,6-12,9	12,1-12,6	9,5-11,3	12,8-14,8	13,1-15,0	11,0-14,2
\bar{X}	8,2	10,1	10,4	9,8	9,1	12,4	12,7	12,2	10,4	13,8	14,2	13,0
s	0,3130	0,4637	0,2588	0,4506	0,7797	0,3000	0,1732	0,2500	0,7132	0,6442	0,6312	0,9347
V	3,8	4,6	2,5	4,6	8,5	2,4	1,4	2,0	6,9	4,7	4,4	7,2
rapport (1)	1,023	0,967	0,917	0,946	0,954	0,966	0,956	0,981	0,927	0,953	0,952	0,912
t	0,8602	-0,7778	-2,2212	-1,1495	-1,0966	-0,7695	-0,7950	-0,2961	-1,9061	-1,8806	-1,7358	-2,7490
degrés de liberté	7	7	7	7	8	7	6	7	18	18	17	18
signification	NS	NS	0,9	NS	NS	NS	NS	NS	0,9	0,9	0,8	0,98

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
<i>P. lugdunensis</i>												
N	2	2	2	2	7	6	7	7	8	8	8	8
L - V	13,7-14,6	14,8-15,8	16,8-17,5	15,3-16,1	16,1-18,7	16,7-19,6	18,6-21,3	16,4-19,6	16,5-20,8	17,5-20,6	20,2-23,2	16,9-20,3
\bar{X}	14,2	15,3	17,2	15,7	17,0	18,1	19,9	18,1	18,7	19,1	21,4	18,4
s	0,6364	0,7071	0,4950	0,5657	0,9658	1,2127	1,2394	1,1884	1,4152	0,9914	0,9380	1,2750
V	4,5	4,6	2,9	3,6	5,7	6,7	6,2	6,6	7,6	5,2	4,4	6,9
rapport (1)	0,972	0,921	0,957	0,952	1,044	0,972	0,984	0,969	0,962	0,991	1,003	0,952
t	-0,4436	-3,2830	-1,8593	-1,8684	1,5053	-1,0630	-0,7022	-1,1555	-1,5450	-0,4223	0,1750	-1,8954
degrés de liberté	9	9	9	9	17	18	18	17	19	19	19	19
signification	NS	0,99	0,9	0,9	0,8	NS	NS	NS	0,8	NS	NS	0,9

SUP	surf P2/	surf P3/	surf P4/	surf M1/	surf M2/	surf M3/	surf P / M
<i>P. cartieri</i>							
N	4	4	4	3	3	1	
L - V	56,36-86,43	81,90-127,27	129,35-155,47	184,61-195,02	248,93-254,44		0,451
\bar{X}	73,06	109,02	142,70	190,16	251,69	277,62	
s	13,0158	19,5703	11,4866	5,2373	3,8923		
V	17,8	18,0	8,0	2,8	1,5		
<i>P. lugdunensis</i>							
N	3	4	5	1	2	3	
L - V	58,78-72,35	99,94-116,38	99,11-143,23		198,21-206,60	214,66-244,51	0,514
\bar{X}	66,75	106,06	127,41	156,19	202,41	225,99	
s	7,0936	7,2629	18,1338		5,9273	16,1719	
V	10,6	6,8	14,2		2,9	7,2	
rapport (1)	0,914	0,973	0,893	0,821	0,804	0,814	1,138
t	-0,7483	-0,2828	-1,4586	-5,6164	-11,5590	-2,7650	
degrés de liberté	5	6	7	2	3	2	
signification	NS	NS	0,8	0,95	0,99	0,8	

INF	M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
<i>P. lugdunensis</i>							
N	7	7	7	1	1	1	1
L - V	13,8-15,5	8,7-10,4	8,9-10,5				
\bar{X}	14,7	9,7	9,8	23,1	11,4	9,9	7,6
s	0,7274	0,5062	0,4826				
V	4,9	5,2	4,9				
rapport (1)	0,995	0,930	0,953	1,049	1,096	1,130	1,105
t	-0,136	-2,469	-1,978	0,882	1,6791	2,3562	1,3707
degrés de liberté	20	20	20	16	16	17	16
signification	NS	0,95	0,9	NS	0,8	0,95	0,8

Tabl. 19.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus lugdunensis* et *P. cartieri*.

Pour les données concernant *P. cartieri*, voir tabl. 18.

(1) rapport des moyennes *P. lugdunensis* / *P. cartieri*.

SUP	P2/				P3/				P4/				M1/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
MAM-2002-103	9,0	10,2	11,5	9,7	9,2	13,7	14,1	10,2	12,7	15,4	16,5	14,6	14,6	17,4	20,5	18,2

Tabl. 20.— Mesures dentaires du type de *Plagiolophus cartailhaci*.

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	4	4	4	4	3	3	3	3	2	2	2	2
L - V	16,5-18,3	16,2-19,2	19,2-20,7	17,2-21,8	18,3-21,5	19,2-20,4	23,3-24,4	18,1-20,9	25,5-28,9	21,1-25,1	27,5-32,3	20,3-25,4
\bar{X}	17,4	17,5	19,9	19,2	19,8	19,9	23,7	19,8	27,2	23,1	29,9	22,9
s	0,7890	1,2490	0,6351	1,9253	1,6166	0,6429	0,6351	1,4742				
V	4,5	7,1	3,2	10,0	8,2	3,2	2,7	7,5				
comparaison <i>mamertensis</i> / <i>annectens</i>												
t	1,8450	1,4997	1,3227	1,2805	2,4812	1,8793	1,7507	1,5295	2,4728	3,9282	3,8282	1,5717
degrés de liberté	11	12	12	11	6	6	6	5	9	9	9	8
signification	0,9	0,8	NS	NS	0,95	0,8	0,8	0,8	0,95	0,99	0,99	0,8

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂
N			2	4	4	4	5	5	5
L - V			7,8 - 8,4	13,5 - 15,2	9,0 - 9,9	8,1 - 9,8	15,2 - 17,1	9,5 - 10,6	9,1 - 10,2
\bar{X}			8,1	14,1	9,4	9,1	16,1	10,1	9,7
s				0,7805	0,4425	0,7089	0,8573	0,4037	0,3962
V				5,5	4,7	7,8	5,3	4,0	4,1
comparaison <i>mamertensis</i> / <i>annectens</i>									
t			4,0690	2,5645	3,3428	1,7878	2,1964	1,7551	0,9581
degrés de liberté			10	71	63	69	93	89	91
signification			0,99	0,98	0,99	0,9	0,95	0,9	NS

INF	M/1			M/2		
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂
N	3	3	3	3		
L - V	23,9 - 28,9	9,7 - 10,0	8,2 - 9,1	5,9 - 7,3		
\bar{X}	25,6	9,8	8,8	6,7		
s						
V						
comparaison <i>mamertensis</i> / <i>annectens</i>						
t	5,6366	1,0155	-0,0438	-3,4688		
degrés de liberté	120	108	113	138		
signification	0,999	NS	NS	0,999		

Tabl. 21.— Mesures dentaires de *Plagiolophus mamertensis* n.sp. et comparaison avec *P. annectens* de Robiac.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	2	3	2	2	3	3	3	3	5	5	5	5
L - V	7,5-8,8	9,3-10,5	9,8-10,2	8,5-9,4	8,1-9,6	12,5-13,0	12,2-13,7	11,9-13,7	11,2-13,4	15,0-15,8	15,5-16,9	14,8-16,5
\bar{X}	8,2	9,8	10,0	9,0	8,6	12,8	13,1	12,5	12,2	15,2	16,0	15,3
s									0,8497	0,3347	0,5568	0,6693
V									7,0	2,2	3,5	4,4

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	8	7	8	8	14	13	14	14	13	13	13	13
L - V	12,6-17,1	16,6-17,4	19,6-20,8	15,4-18,0	14,5-20,3	17,4-19,8	20,7-23,3	18,1-20,7	22,0-26,4	18,0-21,2	23,1-26,1	19,3-21,8
\bar{X}	15,0	17,1	20,1	17,3	17,7	18,8	22,0	19,7	23,9	19,4	24,8	20,4
s	1,5427	0,3039	0,4209	0,9396	1,7801	0,6537	0,6958	0,8228	1,4214	0,9074	1,0638	0,8637
V	10,3	1,8	2,1	5,4	10,1	3,5	3,2	4,2	5,9	4,7	4,3	4,2

INF	P2			P3			P4		
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂
N	3	2	1	5	6	4	11	10	10
L - V	7,7-8,2	4,8-5,1	5,3	8,2-10,9	5,4-6,7	5,5-7,1	11,5-13,3	7,6-10,1	8,4-9,8
\bar{X}	8,0	5,0		9,5	6,0	6,3	12,3	8,5	9,1
s				1,1887	0,4792	0,7703	0,6294	0,7749	0,4533
V				12,5	8,0	12,2	5,1	9,1	5,0

INF	M1			M2			M3			
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	I ₃
N	10	10	8	12	12	12	5	5	5	5
L - V	12,3-15,2	8,4-10,2	9,2-11,3	14,5-18,3	8,9-11,6	9,4-11,1	21,5-27,0	9,5-11,2	7,7-9,8	6,7-8,1
\bar{X}	13,8	9,6	10,1	17,1	10,5	10,2	25,0	10,5	9,1	7,5
s	0,9897	0,6183	0,6364	1,2273	0,8419	0,4864	2,1730	0,6950	0,8815	0,5339
V	7,2	6,5	6,3	7,2	8,0	4,8	8,7	6,6	9,7	7,1

Tabl. 22.— Mesures dentaires chez *Plagiolophus oweni*.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
rapport (1)	0,896	0,697	0,817	0,775	0,922	0,770	0,832	0,803	0,833	0,787	0,817	0,810
t (<i>minor/oweni</i>)	-1,5930	-6,0004	-2,9329	-2,6331	-1,5125	-7,6621	-4,8760	-5,0719	-5,3182	-11,0180	-8,8272	-9,1016
degrés de liberté	3	4	3	3	17	17	17	17	28	27	26	28
signification	NS	0,99	0,9	0,9	0,8	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
rapport (1)	0,826	0,794	0,796	0,827	0,855	0,809	0,825	0,803	0,785	0,805	0,790	0,809
t (<i>minor/oweni</i>)	-5,0184	-13,9875	-14,1825	-10,4418	-5,6786	-13,4576	-13,7871	-10,2555	-9,8350	-12,4914	-11,4560	-12,4739
degrés de liberté	32	31	33	33	44	44	45	45	47	46	47	46
signification	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999

SUP	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
rapport (1)	0,938	0,801	1,158	0,878	0,811	1,082
t (<i>minor/oweni</i>)	-1,1932	-5,5722	2,5824	-2,5607	-4,4950	2,3317
degrés de liberté	5	7	5	5	5	5
signification	0,8	0,999	0,95	0,9	0,99	0,9

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂
rapport (1)	0,822	0,891	0,755	0,841	0,895	0,869	0,802	0,780	0,787
t (<i>minor/oweni</i>)	-3,4112	-1,1344	-3,2299	-3,3942	-2,2566	-2,9051	-8,6510	-8,4754	-11,5847
degrés de liberté	9	8	4	23	25	15	31	29	30
signification	0,99	NS	0,95	0,99	0,95	0,98	0,999	0,999	0,999

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	I ₃
rapport (1)	0,783	0,802	0,786	0,774	0,812	0,828	0,828	0,805	0,834	0,781
t (<i>minor/oweni</i>)	-9,0921	-10,5278	-11,6834	-10,9562	-9,6715	-10,5799	-7,1331	-7,8984	-6,0753	-5,4939
degrés de liberté	35	34	32	46	46	46	41	40	35	34
signification	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999	0,999

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
rapport (1)	0,890	0,808	1,160	0,783	0,811	0,994
t (<i>minor/oweni</i>)	-1,1745	-7,0685	1,1581	-5,2541	-6,7271	-0,1362
degrés de liberté	9	8	8	9	8	8
signification	NS	0,999	NS	0,999	0,999	NS

Tabl. 23.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus minor* et *P. oweni* de la Débruge.

Voir les tableaux de mesure 6-9 et 22.

(1) Rapport des moyennes *P. minor* / *P. oweni*.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	15	15	15	15	15	15	15	15	17	18	18	17
L - V	8,2-10,0	8,8-11,4	9,6-12,0	8,7-11,7	9,0-12,4	13,1-15,3	12,8-16,0	12,9-15,0	13,2-16,7	16,3-19,4	17,2-20,3	17,1-19,5
\bar{X}	9,4	10,1	11,1	9,9	10,9	14,4	15,2	14,0	14,9	18,0	18,6	18,2
s	0,5055	0,7580	0,6951	0,7350	0,8707	0,6209	0,8543	0,5178	1,1678	1,0468	0,8873	0,8859
V	5,4	7,5	6,3	7,4	8,0	4,3	5,6	3,7	7,8	5,8	4,8	4,9

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	20	21	21	21	29	30	29	30	39	38	39	38
L - V	14,8-21,3	17,7-22,3	21,2-25,2	19,1-22,3	17,4-26,3	20,9-24,4	23,7-27,9	21,1-25,5	23,7-29,6	20,6-24,5	24,8-30,8	21,1-26,2
\bar{X}	19,0	19,9	23,0	20,5	21,7	22,5	26,2	22,9	25,9	23,0	27,9	24,1
s	1,9258	1,0442	1,0224	0,8111	1,8030	0,8170	1,0067	1,1418	1,4446	0,8765	1,5480	1,0297
V	10,2	5,3	4,4	4,0	8,3	3,6	3,8	5,0	5,6	3,8	5,6	4,3

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
N	5	5	5	11	11	11	11	11	11
L - V	8,2-9,1	5,0-5,7	5,3-6,5	10,4-12,4	6,6-7,8	7,4-8,3	13,6-15,7	8,4-9,8	9,1-10,9
\bar{X}	8,6	5,3	5,7	11,5	7,1	7,8	14,4	9,2	9,7
s	0,3962	0,2588	0,5339	0,6564	0,3075	0,3236	0,7627	0,4365	0,5818
V	4,6	4,9	9,4	5,7	4,3	4,2	5,3	4,7	6,0

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
N	14	14	14	18	18	18	17	20	19	17
L - V	13,5-17,7	8,8-12,4	10,0-12,1	17,5-21,3	10,2-12,6	10,8-12,8	25,2-29,6	10,0-12,3	9,4-10,8	6,0-8,9
\bar{X}	16,5	10,4	10,9	19,3	11,5	11,8	27,5	11,3	10,0	7,9
s	1,3122	0,7673	0,5754	1,0792	0,5749	0,5919	1,1810	0,5375	0,4302	0,6896
V	7,9	7,4	5,3	5,6	5,0	5,0	4,3	4,8	4,3	8,7

Tabl. 24.— Mesures dentaires chez *Plagiolophus fraasi*.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
<i>P. major</i> : N	2	2	2	2	3	2	2	2	3	3	2	3
L - V	9,5-10,6	9,6-11,1	10,7-12,4	10,0-11,0	10,1-12,8	14,1-15,6	14,8-15,8	13,8-14,4	12,6-16,0	17,4-19,5	18,5-19,4	17,1-19,5
\bar{X}	10,1	10,4	11,6	10,5	11,6	14,9	15,3	14,1	14,1	18,6	19,0	18,4
s	0,7778	1,0607	1,2021	0,7071	1,3650	1,0607	0,7071	0,4243	1,7349	1,0693	0,6364	1,2220
V	7,7	10,2	10,4	6,7	11,8	7,1	4,6	3,0	12,3	5,8	3,4	6,6
rapport (1)	1,071	1,023	1,039	1,058	1,058	1,030	1,003	1,005	0,944	1,032	1,021	1,012
t	1,6688	0,3908	0,7722	1,0508	1,0578	0,8797	0,08382	0,1730	-1,0801	0,8746	0,5961	0,3807
degrés de liberté	15	15	15	15	16	15	15	15	18	19	18	18
signification	0,8	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
<i>P. major</i> : N	5	5	5	5	7	7	7	6	5	5	5	5
L - V	16,5-23,5	20,8-23,3	24,4-26,9	21,3-25,3	21,2-25,0	22,7-24,7	26,2-30,2	23,4-26,4	23,7-31,0	22,2-25,2	27,9-32,5	21,7-28,3
\bar{X}	19,3	22,3	25,7	23,4	23,0	23,8	28,5	24,9	29,4	23,8	30,5	25,5
s	3,1501	0,9236	0,8871	1,6062	1,2164	0,7874	1,3146	1,0073	3,1770	1,2657	1,7068	2,4407
V	16,3	4,1	3,5	6,9	5,3	3,3	4,6	4,0	10,8	5,3	5,6	9,6
rapport (1)	1,020	1,120	1,116	1,141	1,058	1,057	1,087	1,089	1,132	1,037	1,092	1,058
t	0,3473	4,6920	5,3510	5,8729	1,7512	3,7944	5,0540	4,0551	4,2767	1,9540	3,4634	2,3525
degrés de liberté	23	24	24	24	34	35	34	34	42	41	42	41
signification	NS	0,999	0,999	0,999	0,9	0,999	0,999	0,999	0,999	0,9	0,99	0,95

INF	P/2		P/3			P/4		
	L	l	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
<i>P. major</i> : N	2	2	3	3	3	5	5	5
L - V	8,3-8,8	6,2-7,0	11,0-11,5	7,3-8,3	7,7-8,9	14,1-15,3	9,7-12,2	10,0-12,4
\bar{X}	8,6	6,6	11,2	7,7	8,3	14,8	10,4	10,7
s	0,3536	0,5657	0,2887	0,5292	0,6028	0,5070	1,0232	0,9581
V	4,1	8,6	2,6	6,9	7,2	3,4	9,8	8,9
rapport (1)	1,022	1,234	0,976	1,074	1,072	1,026	1,118	1,097
t	0,3779	4,3741	-0,6818	2,3358	2,3059	1,0535	3,0463	2,5261
degrés de liberté	6	6	13	13	13	15	15	15
signification	NS	0,99	NS	0,95	0,95	NS	0,99	0,95

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
<i>P. major</i> : N	4	3	3	4	4	4	3	3	3	3
L - V	15,1-19,0	12,1-12,3	12,4-13,4	18,7-23,1	12,9-14,6	12,4-13,9	29,9-34,8	12,6-13,6	11,8-12,7	8,6-10,0
\bar{X}	17,1	12,2	12,8	20,5	13,4	13,3	33,0	13,0	12,2	9,5
s	1,6008	0,1000	0,5508	1,8518	0,8347	0,6292	2,6963	0,5292	0,4726	0,7572
V	9,4	0,8	4,3	9,0	6,3	4,7	8,2	4,1	3,9	8,0
rapport (1)	1,030	1,164	1,162	1,064	1,153	1,118	1,195	1,144	1,202	1,198
t	0,6641	3,3071	4,1485	1,8767	4,6407	3,5746	5,0749	4,4224	4,9635	3,1850
degrés de liberté	17	17	16	21	21	21	15	18	18	15
signification	NS	0,99	0,999	0,9	0,999	0,99	0,999	0,999	0,999	0,99

Tabl. 25.— Comparaison des mesures dentaires de *Plagiolophus major* et *P. fraasi*.

Pour les données concernant *P. fraasi*, voir tabl. 24.

(1) Rapport des moyennes *P. major* / *P. fraasi*.

SUP	gisement	spécimen	L _{P2-P4}	L _{M1-M3}	PMI	moyenne
<i>P. (Paloplotherium)</i>						
<i>cartieri</i>	Egerkingen	NMB Eh-799	29,5	48,2	61,2	61,2
<i>curtisi</i>	Creechbarrow	BMNH M36181	24,6 ⁽¹⁾	39,8 ⁽¹⁾	61,9	61,9
<i>mazateronensis</i>	Mazateron	STUS 9232	35,5	65,9	53,9	53,9
<i>annectens</i>	Roc de Santa	IPS-12-947	31,8	52,0	61,2	57,7
		IPS-18	27,2	45,7	59,5	
		IPS-11	27,7	47,7	58,1	
		IPS-36	30,0	52,1	57,6	
	Fons5	FMO F5-50	32,8	56,1	58,5	
	Fons4	F4-3066	29,3	50,6	57,9	
	Euzet	NMB StH-755	28,3	49,7	56,9	
		FMO EUZ-5616	30,8	54,3	56,7	
		FMO UM-2521	27,2	49,0	55,5	
		FMO UM-5472	30,1	49,2	61,2	
		FMO EUZ-5618	28,4	52,3	54,3	
Pourrouyou	MNHN Qu-7355	32,7	55,6	58,8		
Hordwell	BMNH M29729	27,9	52,2	53,4		
<i>oweni</i>	La Débruge	MMA 1982-836	32,3	57,5	56,2	54,1
		MMA E-542	30,6	56,4	54,3	
	Faveirol	FMO FAV-1	28,1	54,3	51,7	
<i>major</i>	Quercy	MNHN Qu-16372	33,6	67,2	50,0	50,2
		MTB MaPhQ-350	34,7	68,9	50,4	
<i>P. (Plagiolophus)</i>						
<i>minor</i>	La Débruge	FMO UM-3137	27,8	45,0	61,8	57,4
		MNHN LDB-211	24,2	41,1	58,9	
		MMA sans n°	27,9	47,9	58,2	
	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	21,7	40,9	53,1	
	Ste-Croix	FMO SCX-100	27,8	47,7	58,3	
Soumailles	moyennes ⁽²⁾	23,0	42,7	53,9		
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO RU-1	31,7	54,7	58,0	56,5
		FPO RU-2	27,1	49,4	54,9	
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	30,3	64,2	47,2	50,0
		FPO VIL-1974-96	27,8	57,4	48,4	
		moyennes (mâles) ⁽²⁾	30,3	58,4	51,9	
		moyennes (femelles) ⁽²⁾	30,6	58,3	52,5	
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-155A	40,6	74,6	54,4	51,1
		NMB OV-124A	35,3	70,1	50,4	
		NMB OV-123	35,0	72,0	48,6	

Tabl. 26.— PMI de la dentition maxillaire chez *Plagiolophus*.

(1) à partir de la pl. de Hooker 1986.

(2) moyennes in Brunet & Jehenne 1989.

INF	gisement	spécimen	LP2-P4	LM1-M3	PMI	moyennes
<i>P. (Paloplotherium)</i>						
<i>casasecaensis</i>	Casaseca	STUS 8381	27,9	47,2	59,1	59,1
<i>cartieri</i>	Egerkingen	pl. Stehlin composite			57,7	57,7
<i>mazateronensis</i>	Mazateron	pl. Cuesta (estimé)			54,8	54,8
<i>mamertensis</i>	Robiac	FSL 5224	26,0	55,7	46,7	46,7
<i>annectens</i>	Roc de Santa	IPS-9	22,5	48,0	46,9	53,5
		IPS-12	26,4	48,1	54,9	
	Fons 1	FMO F1-152	23,1	48,9	47,2	
		FMO F1-151 (g)	30,0	55,6	54,0	
		FMO F1-5	27,1	52,1	52,0	
		FMO F1-334	28,6	51,5	55,5	
	La Roche Ragot	FPO LRR-80-11	29,3	51,7	56,7	
	Fons 6	FMO F6-310C	29,3	54,2	54,1	
		FMO F6-268C	28,9	57,5	50,3	
	Euzet	FMO UM-2537	30,7	53,7	57,2	
		FMO UM-2552	32,2	56,9	56,6	
		FMO UM-2551(g)	27,6	52,6	52,5	
		FMO UM-2549	26,7	49,4	54,0	
FMO UM-5226 (d)		28,1	49,5	56,8		
<i>oweni</i>	La Débruge	MNHN LDB-396	27,0	52,7	51,2	50,0
		FMO UM 3149	29,5	54,1	54,5	
		FMO UM 3282	25,0	56,5	44,2	
<i>major</i>	St Capraise	FPO SCE-137	34,0	68,5	49,6	49,6
<i>P. (Plagiolophus)</i>						
<i>minor</i>	La Débruge	MNHN LDB-278	20,7	42,7	48,5	49,2
MNHN LDB-274		19,8	44,3	44,7		
FMO 3306		20,1	44,0	45,7		
FMO 4329		22,5	47,8	47,1		
MNHN LDB-280		20,0	40,4	49,5		
MNHN LDB-275		21,5	45,4	47,4		
MNHN LDB-277		23,0	45,0	51,1		
St Capraise		moyenne (B & J)	21,4	44,6	48,0	
Soumailles		moyenne (B & J)	24,6	43,8	56,2	
Montans		MNHN AGN-638	24,5	43,8	55,9	
Quercy	MTB Ma-PhQ-349	20,7	43,7	47,4		
<i>ovinus</i>	Ronzon	MPU A-15	estimé		50,0	50,0
<i>ringadei</i>	Ruch	FPO RU-3	26,4	53,6	49,3	49,3
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1970-95	29,1	60,6	48,0	49,3
		FPO VIL-1974-344	30,4	60,8	50,0	
		FPO VIL-1973-197	30,0	61,7	48,6	
		FPO VIL-1973-168	29,5	59,5	49,6	
		FPO VIL-1971-81	30,3	64,5	47,0	
		FPO VIL-1971-58	30,4	63,2	48,1	
		FPO VIL-1973-189	30,9	63,1	49,0	
		FPO VIL-1974-349	32,9	61,1	53,8	
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-152	35,2	70,4	50,0	50,0
		NMB OV-134	35,3	69,7	50,6	
		NMB OV-132	38,0	70,0	54,3	
		NMB OV-76b	37,2	82,7	45,0	
<i>javali</i>	Quercy	MNHN Qu-16516	39,2	80,0	49,0	49,0
<i>P. (Fraasiolophus)</i>						
<i>fraasi</i>		B&J (estimé)			53,2	53,2

Tabl. 27.— PMI de la dentition mandibulaire chez *Plagiolophus*.

Espèce	Gisement	Spécimen	S_{P2-P4}	S_{M1-M3}	S_P/S_M
<i>P. (Paloplotherium)</i>					
<i>cartieri</i>	Egerkingen	moyennes (1)	324,8	719,5	0,451
<i>lugdunensis</i>	Lissieu	moyennes (1)	300,2	584,6	0,514
<i>mazateronensis</i>	Mazateron	STUS 9232	498,8	1167,5	0,427
<i>annectens</i>	Robiac	FMO RbS-561 -613	273,2	680,5	0,402
	Roc de Santa	IPS-10 (RS-169)	298,5	781,4	0,382
		IPS-12-947	281,5	553,5	0,509
		IPS-18 (RS 511)	287,7	646,9	0,445
		IPS-11 (RS 395)	262,3	613,2	0,428
	Fons 1	moyennes (1)	289,7	663,3	0,437
	Fons 5	FMO F5-50(d)	367,8	928,0	0,396
		FMO F5-45	377,9	830,3	0,455
	Euzet	FMO EUZ-5616(d)	339,2	750,0	0,452
		FMO EUZ-5618(g)	310,6	710,6	0,437
		FMO UM-2521	293,1	691,3	0,424
FMO UM-5472		288,1	709,7	0,406	
Hordwell	BMNH M29729	278,4	653,1	0,426	
<i>oweni</i>	Faveirol	FMO FAV-1	291,8	787,5	0,371
<i>major</i>	Quercy	MNHN Qu-16372	384,5	1209,5	0,318
<i>P. (Plagiolophus)</i>					
<i>minor</i>	La Débruge	moyennes (1)	199,7	473,0	0,422
	Ste-Croix	FMO SCX-100	268,1	597,9	0,448
	Frohnstetten	moyennes (1)	182,1	467,2	0,390
	Soumailles	coll. Ringeade sans n°	200,1	509,7	0,393
	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	172,3	511,1	0,337
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO Ru-1	314,6	715,5	0,440
		FPO Ru-2	225,7	581,0	0,388
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	371,4	984,9	0,377
		FPO VIL-1974-96	321,0	794,3	0,404
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-123	489,4	1393,0	0,351
		NMB OV-124	465,2	1299,8	0,358
<i>P. (Fraasiolophus)</i>					
<i>fraasi</i>	Frohnstetten	moyennes (1)	398,8	1106,8	0,360

Tabl. 28.— Surface relative du secteur des prémolaires supérieures comparativement au secteur molaire chez *Plagiolophus*.

(1) à partir des moyennes de mesures individuelles des dents chez les populations pour lesquelles je ne disposais pas de séries dentaires complètes.

SUP	Surfaces					
	P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3/
<i>cartieri</i> : N	4	4	4	3	3	1
L - V	56,4-86,4	81,9-127,3	129,3-155,5	184,6-195,0	248,9-254,4	
\bar{X}	73,1	109,0	142,7	190,2	251,7	277,6
s	13,016	19,570	11,487	5,237	3,892	
<i>lugdunensis</i> : N	3	4	5	1	2	3
L - V	58,8-72,4	99,9-116,4	99,1-143,2		198,2-206,6	214,7-244,5
\bar{X}	66,8	106,1	127,4	156,2	202,4	226,0
s	7,094	7,263	18,134			16,172
<i>cartailhaci</i>	77,8	121,7	156,2	245,5		
<i>mazateronensis</i>	112,7	170,8	215,2	320,4	415,4	431,8
<i>annectens</i> : N	15	18	23	26	23	17
L - V	51,3-90,3	75,5-120,5	105,5-128,5	152,9-236,9	187,9-360,6	190,1-353,0
\bar{X}	65,0	95,5	135,7	186,5	250,2	262,4
s	11,142	13,351	15,711	23,399	37,022	38,369
<i>oweni</i>	54,4	97,5	139,9	211,1	265,1	311,2
<i>major</i> : N	2	2	1	2	3	3
L - V	65,8-95,7	128,2-172,4		315,4-386,1	422,0-505,7	444,4-544,7
\bar{X}	80,8	150,3	190,4	350,7	459,5	487,1
s					42,498	51,787
<i>minor</i> : N	5	8	9	11	9	8
L - V	31,1-50,4	49,1-92,7	79,4-125,0	109,8-183,2	135,7-191,2	140,0-223,6
\bar{X}	41,9	65,3	96,4	138,8	167,8	190,6
s	7,338	13,360	15,084	23,610	18,062	26,535
<i>ringedei</i> :	2	2	2	2	2	2
L - V	40,8-68,9	75,6-98,2	109,2-147,5	148,5-210,0	196,4-259,8	236,2-245,8
\bar{X}	54,8	86,9	128,4	179,2	228,1	241,0
<i>ministri</i> : N	2	2	2	3	3	3
L - V	52,3-64,2	111,5-131,0	157,2-176,2	196,3-282,9	275,9-361,3	320,8-383,7
\bar{X}	58,2	121,3	166,7	225,6	317,2	348,4
s				49,629	42,742	32,147
<i>huerzeleri</i> : N	3	3	3	3	3	2
L - V	96,9-119,4	150,3-212,3	215,5-294,9	333,4-423,9	451,1-507,9	515,3-526,6
\bar{X}	105,3	173,3	248,5	376,3	484,6	520,9
s	12,320	33,997	41,346	45,472	29,724	
<i>fraasi</i> : N	2	2	1	3	4	2
L - V	68,6-91,8	123,6-141,1		275,3-354,4	347,1-404,3	396,1-445,0
\bar{X}	80,2	132,3	186,3	308,2	378,1	420,5
s				41,211	23,493	

Tabl. 29.— Mesures de la surface occlusale des dents jugales supérieures chez diverses espèces de *Plagiolophus*.
Mesures du plus grand contour des couronnes.

SUP	mesures adimensionnelles (1)						rapports		
	P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3/	P2/M3	P / M	P / M1
<i>cartieri</i> : N	4	4	4	3	2	1			
L - V	0,296-0,455	0,431-0,669	0,680-0,818	0,971-1,026	1,309-1,338				
\bar{X}	0,384	0,573	0,750	1,000	1,324	1,460	0,263	0,451	1,708
s	0,068	0,103	0,060	0,028	0,020				
<i>lugdunensis</i> : N	3	4	5	1	2	3			
L - V	0,376-0,463	0,640-0,745	0,635-0,917		1,269-1,323	1,374-1,565			
\bar{X}	0,427	0,679	0,816	1,000	1,296	1,447	0,295	0,514	1,922
s	0,045	0,047	0,116		0,038	0,104			
<i>cartailhaci</i>	0,317	0,496	0,636	1,000					1,449
<i>mazateronensis</i>	0,352	0,533	0,672	1,000	1,297	1,348	0,261	0,427	1,557
<i>annectens</i> : N	15	18	23	26	23	17			
L - V	0,268-0,417	0,409-0,592	0,617-0,854	0,827-1,206	1,099-1,664	1,031-1,629			
\bar{X}	0,340	0,504	0,726	1,001	1,325	1,365	0,249	0,425	1,568
s	0,042	0,051	0,056	0,104	0,136	0,145			
<i>oweni</i>	0,258	0,462	0,663	1,000	1,256	1,474	0,175	0,371	1,382
<i>major</i> : N	2	2	1	2	3	3			
L - V	0,188-0,273	0,366-0,491		0,899-1,101	1,203-1,442	1,267-1,553			
\bar{X}	0,230	0,429	0,543	1,000	1,310	1,389	0,166	0,325	1,202
s					0,121	0,148			
<i>fraasi</i> : N	2	2	1	3	4	2			
L - V	0,223-0,298	0,401-0,458		0,893-1,150	1,126-1,312	1,285-1,444			
\bar{X}	0,260	0,429	0,604	1,000	1,227	1,364	0,191	0,360	1,294
s				0,134	0,076				
<i>minor</i> : N	5	8	9	11	9	8			
L - V	0,224-0,364	0,347-0,533	0,561-0,772	0,776-1,186	1,004-1,545	0,989-1,830			
\bar{X}	0,302	0,463	0,683	1,000	1,229	1,411	0,214	0,398	1,448
s	0,061	0,069	0,063	0,104	0,159	0,285			
<i>ringeadei</i> : N	2	2	2	2	2	2			
L - V	0,228-0,384	0,422-0,548	0,610-0,823	0,829-1,171	1,096-1,449	1,318-1,371			
\bar{X}	0,306	0,485	0,716	1,000	1,272	1,344	0,228	0,417	1,507
s									
<i>ministri</i> : N	2	2	2	3	3	3			
L - V	0,232-0,285	0,494-0,581	0,697-0,781	0,870-1,254	1,223-1,602	1,422-1,701			
\bar{X}	0,258	0,538	0,739	1,000	1,406	1,545	0,167	0,388	1,535
s				0,220	0,189	0,143			
<i>huerzeleri</i> : N	3	3	3	3	3	2			
L - V	0,258-0,317	0,399-0,564	0,573-0,784	0,886-1,127	1,199-1,350	1,369-1,399			
\bar{X}	0,280	0,460	0,660	1,000	1,288	1,384	0,202	0,381	1,401
s	0,033	0,090	0,110	0,121	0,079	0,021			

Tabl. 30.— Mesures adimensionnelles de surface des dents jugales supérieures chez diverses espèces de *Plagiolophus*.

(1) Données individuelles rapportées à la valeur moyenne de la surface de M1/ dans la population concernée. (Voir tabl. 29).

INF	mesures adimensionnelles ⁽¹⁾						rapports ⁽²⁾		
	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3	P2/M3	P / M	P / M1
<i>cartieri</i> : N L - V \bar{X}		2 0,550-0,579 0,565	2 0,852-0,904 0,878	5 0,869-1,130 1,000	5 1,165-1,507 1,310	8 1,674-2,234 1,919	---	---	---
<i>annectens</i> Robiac: N L - V \bar{X}	3 0,291-0,346 0,318	8 0,394-0,695 0,519	9 0,654-0,991 0,829	19 0,770-1,290 1,000	25 0,966-1,557 1,323	19 1,688-2,545 2,105	0,183 0,151	0,405 0,376	1,759 1,666
Roc Santa: N L - V \bar{X}	4 0,303-0,460 0,379	8 0,455-0,683 0,557	13 0,704-0,964 0,851	24 0,767-1,304 1,000	21 1,174-1,616 1,366	9 1,746-2,275 2,000	0,189	0,409	1,787
Fons: N L - V \bar{X}	14 0,313-0,545 0,405	35 0,411-0,704 0,553	43 0,579-0,970 0,802	44 0,711-1,409 1,000	57 1,010-1,782 1,312	39 1,613-2,412 1,917	0,211	0,416	1,760
Euzet: N L - V \bar{X}	7 0,271-0,429 0,362	11 0,530-0,703 0,612	16 0,733-0,976 0,847	17 0,850-1,199 1,000	16 1,142-1,497 1,343	13 1,740-2,363 1,995	0,182	0,420	1,822
<i>major</i> : N L - V \bar{X}	2 0,241-0,257 0,249	3 0,375-0,433 0,412	5 0,636-0,822 0,702	3 0,949-1,050 1,000	4 1,108-1,318 1,241	3 1,666-2,063 1,899	0,131	0,329	1,363
<i>oweni</i> : N L - V \bar{X}	2 0,303-0,323 0,313	5 0,383-0,550 0,463	8 0,717-0,899 0,826	7 0,885-1,233 1,000	9 1,239-1,575 1,395	4 1,866-2,244 2,058	0,152	0,360	1,602
<i>fraasi</i> : N L - V \bar{X}	5 0,240-0,320 0,271	11 0,462-0,526 0,493	11 0,697-0,850 0,782	14 0,776-1,214 1,000	18 1,045-1,508 1,261	16 1,394-2,013 1,712	0,158	0,389	1,546
<i>minor</i> La Débruge: N L - V \bar{X}	8 0,225-0,448 0,348	19 0,394-0,767 0,545	19 0,735-1,044 0,849	22 0,845-1,238 1,000	32 1,114-1,745 1,343	34 1,672-2,414 2,058	0,172 0,169	0,399 0,396	1,719 1,742
Grès Célas: N L - V \bar{X}	1 0,373	1 0,545	4 0,797-0,924 0,851	4 0,873-1,127 1,000	4 1,158-1,431 1,251	4 1,970-2,199 2,094	0,178	0,407	1,769
Frohnstetten: N L - V \bar{X}		12 0,533-0,749 0,626	17 0,793-0,979 0,907	11 0,897-1,182 1,000	7 1,199-1,560 1,343	15 1,760-2,428 2,079	---	---	---
Soumailles: N L - V \bar{X}	1 0,307	4 0,457-0,622 0,519	7 0,645-0,901 0,768	8 0,831-1,114 1,000	11 1,104-1,364 1,254	18 1,522-2,192 1,888	0,162	0,385	1,594
Quercy	0,257	0,458	0,721	1,000	1,320	2,129	0,178	0,407	1,769
<i>ovinus</i>		0,397	0,783	1,000	1,449		---	---	---
<i>ministri</i> : N L - V \bar{X}	5 0,276-0,313 0,297	8 0,481-0,600 0,551	11 0,780-0,931 0,861	11 0,858-1,077 1,000	11 1,194-1,542 1,407	7 1,836-2,332 2,016	0,147	0,386	1,709
<i>huerzeleri</i> : N L - V \bar{X}	3 0,277-0,311 0,292	6 0,456-0,548 0,516	6 0,762-0,917 0,837	6 0,895-1,205 1,000	6 1,265-1,710 1,398	5 1,643-2,180 1,954	0,150	0,378	1,645

Tabl. 31.— Mesures adimensionnelles de surface des dents jugales inférieures chez diverses espèces de *Plagiolophus*.

Surfaces estimées d'après le produit $L \times l_{\max}$

(1) Données individuelles rapportées à la valeur moyenne de la surface de M/1 dans la population concernée.

(2) Rapports d'après les moyennes pour chaque population; en gras moyennes spécifiques.

	hypso M/	moyennes ⁽¹⁾		hypso M/	moyennes ⁽¹⁾
<i>cartieri</i> : N	11		<i>minor</i>		0,77
L - V	0,44-0,70		La Débruge: N	7	
\bar{X}	0,58	0,58	L - V	0,70-0,86	
s	0,0728		\bar{X}	0,76	
			s	0,0593	
<i>lugdunensis</i> : N	7		Ste-Croix: N	3	
L - V	0,56-0,64		L - V	0,73-0,77	
\bar{X}	0,60	0,60	\bar{X}	0,75	
s	0,0325		s	0,0176	
<i>curtisi</i>	0,66	0,66	Frohnstetten	0,74	
<i>annectens</i>		0,68	Soumailles: N	2	
Robiac: N	4		L - V	0,86-0,86	
L - V	0,58-0,66		<i>ministri</i>	0,88	0,88
\bar{X}	0,63		<i>huerzeleri</i>	0,90	0,90
s	0,0321		<i>javali</i>	1,00	1,00
Fons 1: N	11				
L - V	0,61-0,77				
\bar{X}	0,69				
s	0,0475				
Fons 4	0,56		<i>fraasi</i> : N	37	
Fons 5	0,63		L - V	0,66-0,94	
Euzet: N	37		\bar{X}	0,80	0,80
L - V	0,56-0,85		s	0,0626	
\bar{X}	0,68				
s	0,0607				
Hordwell: N	2				
L - V	0,63-0,76				
<i>oweni</i>	0,81	0,81			
<i>mamertensis</i> : N	2				
L - V	0,76-0,81	0,79			

Tabl. 32.— Taux d'hypsodontie des molaires supérieures (I_H) vierges ou peu usées ($U \leq 1,5$), chez le genre *Plagiolophus*.

(1) moyennes spécifiques.

	hypso /M	moyennes ⁽¹⁾		hypso /M	moyennes ⁽¹⁾		
<i>cartieri</i> : N	5	1,07	<i>minor</i>	2	1,63		
L - V	0,98-1,21		La Débruge: N			L - V	1,73-1,75
\bar{X}	1,07		Frohnstetten: N	3		L - V	1,58-1,67
s	0,0996		\bar{X}	1,63		s	0,0434
<i>lugdunensis</i> : N	3	1,03	Ste-Néboule	1,53			
L - V	0,93-1,09		<i>ministri</i>	1,83	1,83		
\bar{X}	1,03		<i>huerzeleri</i> : N	2	L - V	1,49-1,88	
s	0,0892		\bar{X}	1,69	1,69		
<i>casasecaensis</i>	1,07	1,07					
<i>mazateronensis</i>	1,18	1,18					
<i>annectens</i>		1,38	<i>fraasi</i> : N	15	1,59		
Rb, Brt ⁽²⁾ : N	4		L - V	1,39-1,73			
L - V	1,36-1,55		\bar{X}	1,59			
\bar{X}	1,48		s	0,1004			
Fons: N	4						
L - V	1,21-1,45						
\bar{X}	1,33						
s	0,1029						
Euzet: N	5						
L - V	1,22-1,46						
\bar{X}	1,35						
s	0,0877						
<i>major</i>	1,70	1,70					

Tabl. 33.— Taux d'hypsodontie des molaires inférieures (I_H) vierges ou peu usées (U≤1,5), chez le genre *Plagiolophus*.

(1) moyennes spécifiques.

(2) Robiac et Le Bretou.

		<i>P. annectens</i> Robiac	<i>P. annectens</i> Fons	<i>P. annectens</i> Euzet	<i>P. minor</i> La Débruge	<i>P. minor</i> autres gisements
Forme générale de P4/	<i>N</i>	11	49	39	22	16
rectangle transverse ($L/l < 0,76$)	0	36,4	30,6	25,6	9,1	6,3
largeur moyenne ($L/l < 0,83$)	1	27,3	36,7	25,6	45,5	50,0
presque carrée ($L/l > 0,83$)	2	36,4	32,7	48,7	45,5	43,8
Mésostyle de P4/	<i>N</i>	8	41	37	7	6
totalement absent	0	12,5	9,8	0,0	0,0	0,0
petite pointe occlusale	1	0,0	0,0	2,7	0,0	0,0
amorce cervicale distale ou faible Mes	2	37,5	14,6	16,2	0,0	0,0
Mes complet distalé	3	50,0	65,9	54,1	57,1	83,3
Mes complet presque centré	4	0,0	9,8	27,0	42,9	16,7
Parastyle de P4/	<i>N</i>	8	34	35	7	6
faible et/ou - proéminent que le Mes	0	50,0	55,9	34,3	28,6	33,3
modéré	1	50,0	41,2	51,4	57,1	33,3
fort et/ou + proéminent que Mes	2	0,0	2,9	14,3	14,3	33,3
Paraconule de P4/	<i>N</i>	6	32	29	7	5
arrondi, aligné avec le protolophe (Prl)	0	16,7	40,6	10,3	0,0	20,0
allongé, aligné avec le Prl	1	66,7	50,0	51,7	28,6	40,0
allongé, débordant arrière du Prl	2	16,7	9,4	37,9	71,4	40,0
Métaconule de P4/	<i>N</i>	8	39	35	6	6
Mec indépendant arrondi ou faible	0	0,0	2,6	2,9	0,0	0,0
Mec indépendant allongé	1	0,0	28,2	14,3	16,7	16,7
rattaché au protocône en "crochet"	2	100,0	61,5	77,1	66,7	50,0
métalophe complet	3	0,0	7,7	5,7	16,7	33,3
Hypocône de P4/	<i>N</i>	8	39	36	6	6
totalement absent	0	0,0	7,7	0,0	0,0	0,0
Protocône allongé ou raccord au Mec renflé	1	62,5	59,0	41,7	50,0	50,0
renflement attaché au Pr	2	37,5	25,6	52,8	33,3	33,3
Hypocône indépendant	3	0,0	7,7	5,6	16,7	16,7
Cingulum lingual de P4/	<i>N</i>	6	39	39	6	6
épais (bord net ou gros bourrelet)	0	16,7	17,9	28,2	16,7	16,7
mince (bord net ou bourrelet) continu	1	50,0	33,3	48,7	16,7	16,7
mince interrompu au protocône	2	33,3	43,6	23,1	66,7	66,7
presque absent	3	0,0	5,1	0,0	0,0	0,0
Forme de M3/	<i>N</i>	4	44	58	14	16
triangulaire courte	0	0,0	9,1	12,1	14,3	0,0
trapézoïdale courte	1	50,0	54,5	62,1	64,3	50,0
rectangulaire allongée avec hypoconule	2	0,0	13,6	3,4	7,1	6,3
très allongée avec lobe métastylaire	3	50,0	22,7	22,4	14,3	43,8
Bord distal de M3/	<i>N</i>	4	42	59	13	16
presque vertical	0	25,0	21,4	25,4	23,1	18,8
oblique	1	50,0	50,0	49,2	69,2	68,8
très oblique distalement et allongé	2	25,0	28,6	25,4	7,7	12,5
Forme du paraconule de M3/	<i>N</i>	3	43,0	47,0	12,0	15
arrondi, aligné avec Prl	0	0,0	7,0	4,3	0,0	0,0
allongé, aligné avec le Prl	1	66,7	60,5	48,9	16,7	53,3
allongé débordant arrière du Prl	2	0,0	32,6	46,8	83,3	46,7
id., débordant mésialement	3	33,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Forme des cuspidés internes de M3/	<i>N</i>	2	43,0	47,0	13,0	11
bunodontes très coniques	0	0,0	7,0	2,1	0,0	0,0
aplatis au niveau occlusal	1	0,0	51,2	42,6	0,0	0,0
aplatis allongés parasagitt.	2	100,0	41,9	55,3	46,2	54,5
très aplatis parallèles à l'Ecl	3	0,0	0,0	0,0	53,8	45,5
Cément coronaire	<i>N</i>	4	48,0	57,0	15,0	16
pas de ciment	0	50,0	70,8	66,7	13,3	12,5
un peu de ciment extérieur	1	50,0	29,2	29,8	13,3	6,3
ciment pourtour de la dent	2	0,0	0,0	1,8	13,3	31,3
vallées comblées de ciment	3	0,0	0,0	1,8	60,0	50,0

Tabl. 34.— Exemples de variations morphologiques intraspécifiques chez *Plagiolophus*: variations des P4/ et M3/ observées dans la lignée *P. annectens* - *P. minor*.

	Pa-Pr/l	moyennes⁽¹⁾		Pa-Pr/l	moyennes⁽¹⁾	
<i>cartieri</i> : N	11	33,5	<i>minor</i>	23,3		
L - V	27,5-41,6		La Débruge: N			10
\bar{X}	33,5		L - V			17,7-32,6
s	4,3045		\bar{X}			24,7
<i>lugdunensis</i> : N	8	35,8	s	4,3720		
L - V	28,8-41,8		Ste-Croix	3		
\bar{X}	35,8		L - V	17,9-20,9		
s	4,7990		\bar{X}	19,6		
<i>annectens</i>		28,4	s	1,5231		
Robiac: N	4		Frohnstetten	22,7		
L - V	28,9-37,0		Soumailles: N	2		
\bar{X}	32,2		L - V	19,9-24,6		
s	3,5667		<i>ringeadei</i>	20,1	20,1	
Fons: N	13		<i>ministri</i>	19,6	19,6	
L - V	23,8-35,7		<i>huerzeleri</i> : N	3		
\bar{X}	29,5	L - V	14,0-23,9			
s	3,7745	\bar{X}	19,6	19,6		
Euzet: N	20		s	5,0785		
L - V	18,9-39,3		<i>javali</i>	17,4	17,4	
\bar{X}	26,6					
s	4,6211					
Hordwell: N	2		<i>fraasi</i> : N	38		
L - V	26,5-37,9		L - V	11,2-29,0		
<i>mamertensis</i> : N	2	20,7	\bar{X}	18,3	18,3	
L - V	16,7-24,6		s	4,6006		
<i>oweni</i>	18,2	18,2				

Tabl. 35.— Largeur relative des faces occlusales des molaires supérieures vierges ou peu usées ($U \leq 1,5$), symbolisée par le rapport Pa-Pr/l (voir texte), chez le genre *Plagiolophus*.

A

<i>P. annectens</i> S _c (mm ²)		
SUP	N	8
	L - V	36,18-104,92
	\bar{X}	73,77
	s	21,0380
	V	28,5
INF	N	11
	L - V	31,20-71,54
	\bar{X}	51,25
	s	11,8246
	V	23,1

B

	SC ² /SM1 ⁵			rapport mâles/femelles
	ensemble	mâles	femelles	
SUP				
N	15	8	7	
L - V	0,382-0,681	0,548-0,681	0,382-0,538	
\bar{X}	0,546	0,623	0,458	1,36
s	0,0980	0,0420	0,0580	
V	17,9	6,7	12,7	
INF				
N	13	7	6	
L - V	0,533-0,861	0,668-0,861	0,533-0,667	
\bar{X}	0,687	0,763	0,599	1,27
s	0,1094	0,0821	0,0571	
V	15,9	10,8	9,5	

Tabl. 36.— Variabilité dimensionnelle des canines (supérieures et inférieures) chez *Plagiolophus*.

A - Mesures de la section des canines chez *P. annectens*. La surface SC est le produit L × l.

B - D'après un échantillonnage de données individuelles collectées chez *P. annectens*, *P. minor*, *P. oweni*, *P. ringeadei* et *P. ministri*.

La mesure SC a été rendue a-dimensionnelle par rapport à la surface de M1.

Le classement des sexes est basé sur la médiane des valeurs.

SUP		S _C	S _{M1}	Usure M3	H _{M3} -H _{M1}	L _{M1-M3}	δ _H /L _{M1-M3}
<i>annectens</i>	F5-50	104,9	253,1	2,0	4,8	56,4	0,085
	F4-3066	91,8	218,7	1,0	5,3	50,3	0,105
	F2-18	36,2					
	UM-5472	81,9	215,2	3,5	3,1	49,2	0,063
	4999	78,0	212,2	1,5	7,4	51,3	0,144
	EUZ-5616	65,3	270,8	0,5	5,7	54,8	0,104
	EUZ-5617	58,5	202,0	2,0	4,7	50,1	0,094
	UM-2843	73,4	244,8	4,5	3,2	55,3	0,058
<i>oweni</i>	FAV-1	85,3	245,1	1,0	11,2	54,3	0,206
	MAM-2002-104	100,3		3,0	7,7	51,6	0,149
<i>minor</i>	Ma-PhQ-349	66,2	143,0	2,0	5,7	40,8	0,140
	LDB-211	42,4	166,6	0,0	4,2	40,9	0,103
	UM-3137	29,3	162,0	1,0	6,4	44,7	0,143
	SCX-100	44,3	202,0	0,0	5,1	46,9	0,109
<i>ringedi</i>	RU-02	30,2	189,6	4,0	4,1	49,0	0,084
<i>ministri</i>	VIL-1973-273	46,4	319,0	1,0	6,0	65,1	0,092
	VIL-1974-345	86,3	202,0	3,5	9,1	56,0	0,163

INF		S _C	S _{M1}	Usure M3	H _{M3} -H _{M1}	L _{M1-M3}	δ _H /L _{M1-M3}
<i>annectens</i>	F1-152	52,9	126,5	3,0	1,9	48,6	0,039
	F1-334	41,8	121,8	0,5	5,6	52,6	0,106
	F1-05	36,2	126,5	0,0	5,9	52,0	0,113
	F1-151 (alv.)	41,3	145,6	1,5	4,7	55,3	0,085
	F7-30	39,2					
	F7-40	50,8					
	UM 5209	71,5	108,9	2,5	5,3	51,0	0,104
	UM 2551	57,3	129,0	2,0	2,5	53,1	0,047
	UM 2552	64,9	145,5	0,0	4,1	56,6	0,072
	UM 5226	48,5	106,4	3,0	3,9	49,6	0,079
	UM 2549	45,1	114,8	3,0	5,2	49,1	0,106
<i>oweni</i>	UM 3149	61,2	119,0	2,5	3,1	54,0	0,057
	UM 3282	96,0	129,7	2,5	6,3	56,0	0,113
<i>minor</i>	UM 3306	41,0	73,2	3,5	1,9	43,3	0,044
	4329	48,0		4,0	2,3	47,8	0,048
	Ma-PhQ-349	57,6	77,8	2,0	3,8	43,8	0,087

Tabl. 37.— Mesures effectuées pour l'étude de la différenciation sexuelle.

<i>Plagiolophus</i>			AMM1	DPC (md)(2)	DPC (mx)(2)	HAPO	HFIO	HTMX	LABZ	LBCT	LBNC
<i>annectens</i>	1	Euzet	FSL 4999	94	30,5	26	62	16	14		206,5
	2	Euzet	FMO EUZ-5616			21,5		15	12		
	3	Euzet	FMO EUZ-5618			22	63,5	15	14		
	4	Euzet	FMO EUZ-5617				60	14	13,5		199 76,5
	5	Pourrouyou	MNHN Qu-7355			21,5	(55)	(15,5)		90*	(215)
	6	Roc de Santa	IPS-9 (RS-122)		23						
	7	Roc de Santa	IPS-12 (RS-236)		25,4						
	8	Euzet	NMB St-H-755			23,6	54,5	15			
<i>oweni</i>	1	Faveirol	FMO FAV-1			20,5	16	12	(122)	(238)	
<i>minor</i>	1	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	82	23,5	20	53,5	9	10	94	
<i>ringeadei</i>	1	Ruch	FPO Ru-1			37,5		10,5	11,5		247 100
	2	Ruch	FPO Ru-2			32		12	12	118	
	3	Ruch	FPO Ru-3	110							
<i>ministri</i>	1	Villebramar	FPO VIL-1973-273			37,5		16,5	14,5		270 94
	2	Villebramar	FPO VIL-1974-345			40		15	15,5	97	274,5
	3	Villebramar	FPO VIL-1973-146			30,5					
	4	Villebramar	FPO VIL-1974-35					16,5	20,5		100
	5	Villebramar	FPO VIL-1974-146								
	6	Villebramar	FPO VIL-1974-96			43		16	20,5	119	282,5 101,5
	7	Villebramar	FPO VIL-1970-95	121,5							
	8	Villebramar	FPO VIL-1974-344	114,5							
	9	Villebramar	FPO VIL-1973-197	125							
	10	Villebramar	FPO VIL-1973-168	114,5							
	11	Villebramar	FPO VIL-1973-41	106,5							
	12	Villebramar	FPO VIL-1973-101	122,5							
	13	Villebramar	FPO VIL-1971-68	120							
	14	Villebramar	FPO VIL-1971-81	127							
	15	Villebramar	FPO VIL-1971-96	99							
	16	Villebramar	FPO VIL-1973-189	118,5							
	17	Villebramar	FPO VIL-1974-275	119							
	18	Villebramar	FPO VIL-1974-88	111							
	19	Villebramar	FPO VIL-1974-143	112,5							
	20	Villebramar	FPO VIL-1974-139	120							
<i>huerzeleri</i>	1	Murs	NMB OV-155, A			35	91 ⁽¹⁾			174	350 (118)
	2	Murs	NMB OV-154	136	55,5						
	3	Murs	NMB OV-123			34					
	4	Murs	NMB OV-152		45,5						
	5	Murs	NMB OV-134		59,5						
	6	Murs	NMB OV-132		55,5						
	7	Murs	NMB OV-76b		68,5						

Tabl. 38.— Mesures effectuées sur les crânes de *Plagiolophus*.

*: mesures indirectes par projection sur un plan; (): estimations; #: mesures approximatives.

(1): mesure restituée d'après le crâne B.

(2): **md**, mesure mandibulaire; **mx**, mesure maxillaire.

(3): hauteur estimée d'après le crâne B.

(Voir suite page 263)

<i>Plagiolophus</i>		LCOR	LFAO	LFPO	LFT	LIMS	LRDJ (md)(2)	LRDJ (mx)(2)	LTMF	MMM	MMT	PGM1	SMST ^{0.5}	SM1 ^{0.5}	SOR ^{0.5}	
<i>annectens</i>	1	74,5	102	38	98	76	75,4	76	140	64,5	29,5	97		13,60	27,24	
	2	74,5	107					81,1					34,97	15,49		
	3	72		36				79,4					34,39	14,00	28,39	
	4			39,5	98,5	73						99		12,85	28,34	
	5	79	110	#40	88	(83)		85	#152			#108	35,17	15,67	27,28	
	6						75				34,5					
	7						73,9									
	8	71,5	96,5	39,5				76,4	134,5					36,50	13,84	29,27
<i>oweni</i>	1	#58	105			90		82				107	35,77	14,53		
<i>minor</i>	1	53	84	34,5		66	62,5	60,7	118,5		29	84	26,42	11,49	30,10	
<i>ringeadei</i>	1	85,5	121	48,5	117,5	88		82,5	164			107	34,17	14,11	30,89	
	2	86,5	126,5	47,5				77,8	169				33,41	12,96	30,58	
	3						80,3			86	35					
<i>ministri</i>	1	98	133,5	53,5	111	90		94	183,5			123	39,42	16,58	41,95	
	2	100	136,5	51,5	130	93,5		81,2	187,5			126,5	34,65	14,00	38,88	
	3							90,2					38,01			
	4				134,5	94,5						127				
	5				126	99						119				
	6	92,5	141,5	63,5	128	86,5		85,6	199			129	35,83	14,70	41,02	
	7						89,5			83	44,5					
	8						92,5			78,5	39					
	9						90			89	41					
	10						89,9			90	36					
	11						92,5			76,5	37,5					
	12									93	43					
	13									94	40,5					
	14						93,8			88,5	42					
	15									83	35					
	16						93,3			98,5	39					
	17									81	36					
	18									91	42					
	19									92,5	43					
	20						87,1			98,5	42					
<i>huerzeleri</i>	1	126	181	59	142	124		110	240			168	47,95	20,71	47,33 ⁽³⁾	
	2						116			108	52,5					
	3	99						103					44,33	18,6		
	4						104			110	48					
	5															
	6															
	7															

tabl. 38-2

Tabl. 38.2

Y	X		N	L - V	\bar{X}	s	cov	r	a	b	fig
DPC(MX)	L _{P2-M3}	<i>Plagiolophus</i>	25	x 61,0-110,0 y 14,5-37,6	4,374 3,187	0,1555 0,2810	0,0210	0,500	-4,715	1,807	51
		ss-g. <i>Paloplo.</i>	11	x 70,5-97,2 y 14,5-26,0	4,404 3,023	0,0836 0,1825	0,0054	0,388	-6,591	2,182	
		ss-g. <i>Plagio.</i>	14	x 61,0-110,0 y 18,1-37,6	4,350 3,321	0,1947 0,2771	0,0405	0,808	-2,869	1,423	
DPC(MD)	L _{P2-M3}	<i>Plagiolophus</i>	44	x 59,5-121,2 y 14,6-68,4	4,408 3,503	0,1728 0,3639	0,0445	0,711	-5,779	2,106	52
		ss-g. <i>Paloplo.</i>	17	x 71,5-101,5 y 14,6-31,0	4,383 3,238	0,0813 0,1838	0,0019	0,132	-6,675	2,262	
		ss-g. <i>Plagio.</i>	27	x 59,5-121,2 y 19,0-68,4	4,423 3,671	0,2114 0,3508	0,0648	0,851	-3,669	1,660	
HAPO	SM1 ⁵	<i>Plagiolophus</i>	7	x 11,49-20,71 y 53,5-91,0	2,665 4,124	0,1865 0,1833	0,0244	0,832	1,505	0,983	50
		autres EQDA		x 7,55-30,28 y 37,5-138,0	2,783 4,192	0,3687 0,3454	0,1098	0,891	1,584	0,937	
LCOR	SMST ⁵	<i>Plagiolophus</i>	13	x 26,42-47,95 y 53,0-126,0	3,585 4,409	0,1423 0,2357	0,0238	0,768	-1,531	1,657	48
		<i>Palaeotherium</i>	16	x 28,63-76,40 y 49,0-187,0	3,889 4,474	0,2607 0,3106	0,0630	0,829	-0,159	1,191	
		Équidés brachyo	8	x 17,69-62,10 y 38,5-260,0	3,631 4,476	0,3946 0,4394	0,1499	0,988	0,433	1,113	
		Équidés hypso.	6	x 47,0-67,64 y 130,0-260,0	4,043 5,148	0,1604 0,2941	0,0374	0,951	-2,265	1,833	
LIMS	SM1 ⁵	<i>Plagiolophus</i>	10	x 11,49-20,71 y 66-124	2,685 4,450	0,1581 0,1690	0,0220	0,915	1,580	1,069	56
		<i>Palaeotherium</i>	16	x 11,27-31,84 y 61-206	2,959 4,656	0,3074 0,3094	0,0808	0,906	1,678	1,006	
		Équidés brachyo	9	x 7,55-25,18 y 49-138	2,671 4,385	0,3683 0,3472	0,1079	0,950	1,866	0,943	
		Équidés hypso.	10	x 17,49-25,06 y 131-273	3,048 5,186	0,1356 0,2462	0,0198	0,658	-0,349	1,816	
LIMS	SMST ⁵	<i>Plagiolophus</i>	8	x 26,42-47,95 y 66,0-124,0	3,576 4,484	0,1650 0,1723	0,0236	0,949	0,748	1,045	57
		<i>Palaeotherium</i>	14	x 28,63-76,40 y 60,5-206,0	3,849 4,643	0,2731 0,3283	0,0784	0,942	0,016	1,202	
		Équidés brachyo	8	x 17,69-62,10 y 49,0-138,0	3,631 4,413	0,3946 0,3625	0,1177	0,941	1,078	0,919	
		Équidés hypso.	8	x 47,00-67,64 y 131,0-226,0	4,046 5,127	0,1433 0,2190	0,0269	0,980	-1,057	1,528	
LIMS	LFT	<i>Plagiolophus</i>	10	x 62-142 y 60-124	4,719 4,465	0,2427 0,1951	0,0385	0,903	0,671	0,804	58
		<i>Palaeotherium</i>	10	x 64-290 y 61-206	4,946 4,689	0,4296 0,3537	0,1354	0,990	0,618	0,823	
		Équidés brachyo.	10	x 49-165 y 49-138	4,498 4,392	0,3576 0,3281	0,1013	0,959	0,265	0,917	
		Équidés hypso.	11	x 114-183 y 131-273	4,946 5,196	0,1557 0,2359	0,0304	0,910	-2,296	1,515	

Tabl. 39.— Relations allométriques pour divers paramètres chez *Plagiolophus* et les groupes taxonomiques de référence. Voir définition des paramètres au tabl. 3.

N: nombre de couples de données; L-V: limites de variation des données, (moyenne), s (écart-type), et cov (covariance) calculés d'après les valeurs logarithmiques de x_i et y_i et exprimés en valeur logarithmique; r: coefficient de corrélation; a: ordonnée 0 et b: pente d'allométrie (axe principal réduit).

(Voir suite pages 265 et 266).

Y	X		N	L - V	\bar{X}	s	cov	r	a	b	fig
LTMF	SM1 ⁵	<i>Plagiolophus</i>	10	x 11,49-20,71 y 118,5-240,0	2,681 5,109	0,1584 0,2078	0,0234	0,789	1,592	1,312	46
LTMF	SMST ⁵	<i>Plagiolophus</i>	10	x 26,42-47,95 y 118,5-240,0	3,569 5,109	0,1475 0,2078	0,0218	0,790	0,081	1,409	47
		<i>Palaeotherium</i>	9	x 28,63-76,40 y 97,5-353,0	3,958 5,342	0,2879 0,3333	0,0775	0,909	0,761	1,157	
		Équidés brachyo.	8	x 17,69-62,10 y 84,5-260,0	3,631 5,103	0,3946 0,3607	0,1227	0,985	1,783	0,914	
		Équidés hypso.	6	x 47,00-67,64 y 230,0-413,5	4,043 5,673	0,1604 0,2502	0,0316	0,946	-0,634	1,560	
MMM	AMM1	<i>Plagiolophus</i>	17	x 94,0-136,0 y 64,5-108,0	4,750 4,471	0,0901 0,1177	0,0074	0,743	-1,731	1,306	60
		<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	0,076	0,941	
		Équidés brachyo.	5	x 60,0-168,0 y 38,0-138,0	4,593 4,358	0,3647 0,4715	0,1328	0,966	-1,581	1,293	
		Équidés hypso.	5	x 156,0-210,0 y 133,0-203,0	5,230 5,078	0,1385 0,1765	0,0180	0,918	-1,586	1,274	
MMT	AMM1	<i>Plagiolophus</i>	18	x 82,0-136,0 y 29,0-52,5	4,731 3,660	0,1191 0,1432	0,0140	0,870	-2,028	1,202	61
		<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	-1,039	1,012	
		Équidés brachyo.	5	x 60,0-168,0 y 22,5-55,0	4,593 3,538	0,3647 0,3244	0,0931	0,984	-0,547	0,889	
		Équidés hypso.	6	x 156,0-252,0 y 50,0-69,0	5,280 4,032	0,1741 0,1215	0,0164	0,933	0,347	0,698	
MMM	MMT	<i>Plagiolophus</i>	18	x 29,5-52,5 y 64,5-110,0	3,688 4,483	0,1313 0,1264	0,0126	0,806	0,932	0,963	62
		<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	1,042	0,930	
		Équidés brachyo.	9	x 22,5-55,0 y 38,0-138,0	3,614 4,452	0,2801 0,4150	0,1002	0,970	-0,902	1,482	
		Équidés hypso.	7	x 38,0-69,0 y 107,0-227,0	3,984 5,081	0,1839 0,2535	0,0370	0,926	-0,412	1,379	
PGM1	SM1 ⁵	<i>Plagiolophus</i>	10	x 11,49-20,71 y 84,0-168,0	2,685 4,715	0,1581 0,1992	0,0244	0,862	1,333	1,260	
		Équidés hypso.	10	x 17,49-25,06 y 140,0-257,0	3,048 5,233	0,1356 0,2185	0,0197	0,740	0,320	1,612	
		autres EQDA	30	x 7,55-31,84 y 52,5-258,0	2,699 4,625	0,3816 0,3749	0,1328	0,960	1,973	0,982	
PGM1	SMST ⁵	<i>Plagiolophus</i>	8	x 26,42-47,95 y 84,0-168,0	3,576 4,747	0,1650 0,2120	0,0268	0,875	0,150	1,285	59
		Équidés hypso.	8	x 47,0-67,4 y 140,0-242,0	4,046 5,181	0,1433 0,2066	0,0250	0,966	-0,651	1,441	
		autres EQDA	26	x 17,69-76,40 y 52,5-258,0	3,640 4,663	0,3849 0,3796	0,1366	0,972	1,073	0,986	

Tabl. 39.2

Y	X		N	L - V	\bar{X}	s	cov	r	a	b	fig
SM1 ⁵	LBNC	Equoidea	40	x 48,0-183,5 y 7,55-31,84	4,516 2,795	0,3632 0,3545	0,1182	0,941	-1,614	0,976	
		Équidés brachyo.	9	x 48,0-126,0 y 7,55-25,18	4,345 2,671	0,3194 0,3683	0,1021	0,976	-2,339	1,153	
		Équidés hypso.	10	x 96,0-161,0 y 17,49-25,06	4,790 3,048	0,1689 0,1356	0,0169	0,821	-0,798	0,803	
		<i>Palaeotherium</i>	10	x 55,0-183,5 y 11,27-31,84	4,643 2,949	0,4068 0,3379	0,1169	0,945	-0,908	0,831	
		<i>Plagiolophus</i>	5	x 76,5-118,0 y 12,85-20,71	4,575 2,745	0,1571 0,1838	0,0188	0,813	-2,608	1,170	
SMST ⁵	LBNC	Equoidea	36	x 48,0-183,5 y 17,69-76,40	4,516 3,737	0,3607 0,3622	0,1181	0,930	0,799	1,004	
		<i>Plagiolophus</i>	5	x 76,5-118,0 y 34,17-47,95	4,575 3,642	0,1571 0,1387	0,0116	0,668	0,398	0,883	
SM1	LBNC ³	Equoidea	40	x $1.10^5-6.10^6$ y 57,0-1013,8	13,549 5,589	1,0897 0,7090	0,7090	0,941	-3,227	0,651	
SMST	LBNC ³	Equoidea	36	x $1.10^5-6.10^6$ y 312,9-5837,0	13,549 7,474	1,0821 0,7245	0,7087	0,9299	-1,597	0,669	
SOR ⁵	SM1 ⁵	<i>Palaeotherium</i>	16	x 11,27-31,84 y 19,70-39,37	2,975 3,350	0,2883 0,1718	0,0414	0,891	1,577	0,596	
		<i>Plagiolophus</i>	12	x 11,49-20,71 y 27,24-47,33	2,666 3,492	0,1481 0,1939	0,0180	0,684	0,002	1,309	63
		autres Equoidea	39	x 7,55-25,18 y 20,30-58,82	2,710 3,538	0,3166 0,2630	0,0696	0,857	1,287	0,831	
SOR ⁵	SMST ⁵	<i>Palaeotherium</i>	15	x 28,63-76,40 y 19,70-39,37	3,861 3,345	0,2526 0,1769	0,0385	0,924	0,641	0,700	
		<i>Plagiolophus</i>	10	x 26,42-47,95 y 27,28-47,33	3,568 3,525	0,1477 0,1959	0,0170	0,651	-1,209	1,327	64
		autres Equoidea	32	x 17,69-67,64 y 20,30-58,82	3,653 3,550	0,3457 0,2490	0,0739	0,886	0,918	0,720	
SOR ⁵	LBNC	<i>Palaeotherium</i>	9	x 55,0-183,5 y 19,70-39,37	4,691 3,343	0,3994 0,2277	0,0749	0,927	0,669	0,570	
		<i>Plagiolophus</i>	5	x 76,5-118,0 y 28,34-47,33	4,575 3,616	0,1571 0,2183	0,0214	0,778	-2,739	1,389	
		EQDA sauf Pala	32	x 48,0-161,0 y 20,30-58,82	4,483 3,594	0,3445 0,2678	0,0824	0,922	0,109	0,777	

tabl. 39-3

Tabl. 39.3

SUP	gisement	spécimen	LDPC	L6M	%DPC	\bar{X} ⁽¹⁾
<i>P. (Paloplotherium)</i> <i>cartieri</i>	Egerkingen	(Franzen 1972) NMB Eh-799	14,5	70,5	20,6	23,2
			20,5	79,5	25,8	
<i>annectens</i>	Fons5	FMO F5-50	26,0	87,0	29,9	27,6
	Euzet	NMB StH-755	24,3	75,7	32,1	
		FMO EUZ-5616	22,0	81,9	26,9	
		FMO UM-5472	18,2	74,0	24,6	
		FMO EUZ-5618	22,5	79,3	28,4	
Pourrouyou	MNHN Qu-7355	20,7	86,6	23,9		
<i>oweni</i>	La Débruge Faveirol	MMA 1982-836 FMO FAV-1	22,5	84,6	26,6	26,7
			22,0	82,0	26,8	
<i>major</i>	Quercy	MNHN Qu-16372 MTB MaPhQ-350	19,4 14,4	97,2 106,3	20,0 13,5	16,8
<i>P. (Plagiolophus)</i> <i>minor</i>	La Débruge	FMO UM-3137 MNHN LDB-211 MMA sans n° MNHN LDB-212	21,7	70,0	31,0	33,2
			21,0	62,0	33,9	
			22,1	72,3	30,6	
			20,0	61,0	32,8	
	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	18,1	61,0	29,7	
	Ste-Croix	FMO SCX-100	21,0	72,7	28,9	
	Soumailles	moyennes (2)	29,0	63,9	45,4	
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO RU-2 FPO RU-1	32,0	77,8	41,1	43,3
			37,5	82,5	45,5	
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273 (mâles) (N=13) (2) (femelles) (N=6) (2)	34,8	93,6	37,2	41,8
			37,6	87,4	41,8	
			37,4	87,4	42,5	
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-155A NMB OV-123	35,0	110,0	31,8	32,4
			34,0	103,0	33,0	

tabl. 40

Tabl. 40.— Longueur relative du DPC maxillaire chez *Plagiolophus*.

(1) moyennes spécifiques.

(2) moyennes in Brunet & Jehenne 1989.

INF	% DPC	moyennes (1)	INF	% DPC	moyennes (1)
<i>annectens</i>		32,7	<i>minor</i>		39,4
Roc Santa: N	2		La Débruge: N	5	
L - V	30,7-34,4		L - V	28,3-44,0	
Fons 1, 6: N	5		\bar{X}	36,0	
L - V	30,2-40,6		s	6,1504	
\bar{X}	36,2		St Capraise (2)	45,5	
s	3,8938	Montans	47,1		
Roche Ragot	26,2	Soumailles (2)	44,3		
Euzet: N	5	Quercy (3)	37,3		
L - V	19,4-40,5	<i>ovinus</i>	54,0	54,0	
\bar{X}	30,6	<i>ringeadei</i>	48,9	48,9	
s	7,7181	<i>ministri</i> : N	10		
<i>oweni</i> : N	3	L - V	48,1-58,4		
L - V	27,5-39,5	\bar{X}	52,9		
\bar{X}	32,1	s	3,0578	52,9	
s	6,4684	<i>huerzeleri</i> : N	5		
<i>major</i>	28,3	L - V	43,8-58,1		
		\bar{X}	52,5		
		s	5,6822	52,5	
		<i>javali</i>	42,9	42,9	

tabl. 41

Tabl. 41.— Longueur relative du DPC mandibulaire chez *Plagiolophus*.

- (1) moyennes spécifiques
(2) moyennes in Brunet & Jehenne 1989.
(3) crâne MTB Ma-PhQ-349.

	gisement	spécimen	SMI^{0,5}	SOR^{0,5}	w
<i>annectens</i>	Euzet	FSL 4999	13,60	27,24	0,893
		FMO EUZ-5617	12,85	28,34	1,001
		FMO EUZ-5618	14,00	28,39	0,896
		NMB St-H-755	13,84	29,27	0,938
	Pourrouyou	MNHN Qu-7355	15,67	27,28	0,743
<i>minor</i>	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	11,49	30,10	1,230
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO Ru-1	14,11	30,89	0,965
		FPO Ru-2	12,96	30,58	1,068
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	16,58	41,95	1,061
		FPO VIL-1974-345	14,00	38,88	1,227
		FPO VIL-1974-96	14,70	41,02	1,214
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-155 A	20,71	47,33	0,895

	gisement	spécimen	SMST^{0,5}	SOR^{0,5}	w
<i>annectens</i>	Euzet	FMO EUZ-5618	34,39	28,39	0,870
		NMB St-H-755	36,50	29,27	0,829
	Pourrouyou	MNHN Qu-7355	35,17	27,28	0,811
<i>minor</i>	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	26,42	30,10	1,309
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO Ru-1	34,17	30,89	0,955
		FPO Ru-2	33,41	30,58	0,974
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	39,42	41,95	1,073
		FPO VIL-1974-345	34,65	38,88	1,180
		FPO VIL-1974-96	35,83	41,02	1,190
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-155 A	47,95	47,33	0,933

tabl. 42

Tabl. 42.— Taille relative de l'orbite chez différents spécimens de *Plagiolophus*.

w est le rapport entre la mesure de surface de l'orbite et son évaluation à partir de l'axe principal réduit de régression entre $SOR^{0,5}$ et $SMI^{0,5}$ ou $SMST^{0,5}$ (voir texte et tabl. 39).

espèce	gisement	spécimen	position
<i>P. (Paloplotherium)</i>			
<i>cartieri</i>	Egerkingen	NMB Eh-799	3,5
<i>cartailhaci</i>	Peyregoux	MTO MAM-2002-103	6
<i>annectens</i>	Euzet	limites	4
		limites	5
<i>oweni</i>	Faveirol	FMO FAV-1	1
	La Débruge	MTO MAM-2002-104	2,5
		MMA E-542	4
		MMA 1982-836	1
<i>major</i>	Quercy	MNHN Qu-16372	3,5
<i>P. (Plagiolophus)</i>			
<i>minor</i>	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	3
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPORu-1	2,2
		FPO Ru-2	2
<i>ministri</i>	Villebramar	limites (1)	2
		limites (1)	1
		FPO VIL-1974-96	3
<i>huerzeleri</i>	Murs	limites	1
		limites	4

Tabl. 43.— Profondeur de l'échancrure nasale chez divers *Plagiolophus*.

Données individuelles ou valeurs-limite observées. Code: voir fig. 41.

(1) Données in Brunet & Jehenne 1989.

Espèce	Gisement	Spécimen	usure	position
<i>P. (Paloplotherium) cartieri</i>	Egerkingen	NMB En 2	0,0	7
		NMB Eh 799	2,0	9
		NMB Eh 239	2,5	9
		NMB En 76	3,5	9
<i>curtisi</i>	Barton Cliff	BMNH M26176	0,0	6
<i>annectens</i>	Euzet	FMO EUZ-5616	0,5	7
		FSL 6527	0,5	8
		FSL 4999	1,5	8
		FMO EUZ-5618	1,5	8
		FSL 5001	1,5	8
		FMO EUZ-5617	2,0	7
		NMB St-H-755	2,0	7
		FMO UM-2843	4,0	9
	Hordwell	BMNH M29729	0,0	6
Pourrouyou	MNHN Qu-7355	0,5	7	
<i>oweni</i>	La Débruge	MMA 1982-836	1,0	5
	Faveirol	FMO FAV-1	1,5	5
<i>major</i>	Quercy	MNHN Qu-16372	2,5	9
<i>P. (Plagiolophus) minor</i>	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	2,5	7
	Brignon	FMO SCX-100	0,0	2
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO Ru-1	0,5	7
		FPO Ru-2	4,0	9
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	1,5	9
		FPO VIL-1974-345	3,5	10
		FPO VIL-1974-96	4,0	9
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-155, crâne B	0,0	7
		NMB OV-123	2,0	9
		NMB OV-155, crâne A	2,5	11

tabl. 44

Tabl. 44.— Position codée du bord antérieur de l'orbite chez *Plagiolophus* en fonction du degré d'usure de M3/, représentatif de l'âge des individus. Voir la fig. 42 pour la définition du codage.

Espèce	Gisement	Spécimen	usure	position
<i>P. (Paloplotherium) cartieri</i>	Egerkingen	NMB Eh 240	1,0	0
		NMB Eh 799	2,0	2
<i>cartailhaci</i>	Peyregoux	MTO CAS-2002-1	3,0	6
<i>curtisi</i>	Barton Cliff	BMNH M26176	1,5	1
<i>annectens</i>	Roc Santa	IPS 11 RS 395)	1,5	1
	Fons	FMO F1-107	0,0	2
		FMO F3-05	0,0	2
		FMO F1-323	0,5	4
		FMO F1-277	1,5	3
		FMO F1-99	4,0	7
		FMO F1-137	4,5	5
		FMO F1-20	5,0	7
	Euzet	FSL 6527	0,5	4
		FSL 4959	0,5	4,5
		FMO 5616	1,5	3
		FSL 5001	1,5	3
		FMO 5618	2,0	4
		FSL 4999	2,5	4
		FMO 5617	2,5	4
		NMB StH-755	2,5	4
		FMO 5472	4,0	6
FMO UM 2843		4,5	6	
FSL 5006	5,0	7		
Hordwell	BMNH M29729	0,0	2	
Pourrouyou	MNHN Qu-7355	1,0	4	
<i>oweni</i>	La Débruge	MMA E-542	3,0	0
	Faveirol	FMO Fav-1	1,5	1
<i>major</i>	Quercy	MNHN Qu-16372	2,5	4
<i>P. (Plagiolophus) minor</i>	La Débruge	MNHN LDB-223	1,5	2
		MNHN LDB-225	3,0	4
	Brignon	FMO SCX-100	0,0	0
	Gosgen Kanal	NMB Gc-650	4,0	4
	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	2,5	3
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO Ru-1	1,0	1
		FPO Ru-2	4,0	1
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	1,5	1
		FPO VIL-1974-345	3,5	3
		FPO VIL-1974-96	3,5	2
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-123	2,0	1
		NMB OV-155, crâne A	3,5	5
<i>P. (Fraasiolophus) fraasi</i>	Frohnstetten	ITÛ sans n°	3,0	8
		ITÛ sans n°	2,0	9
		ITÛ sans n°	1,5	5
		ITÛ sans n°	3,0	9

tabl. 45

Tabl. 45.— Position codée du FIO en fonction du degré d'usure de la M3/, représentatif de l'âge des individus, chez les *Plagiolophus*. Voir la fig. 43 pour la définition du codage.

A espèce	gisement	spécimen	largeur		rapport M / P
			palais	museau	
<i>annectens</i>	Quercy	MNHN Qu-7355	30	41	1,37
	Euzet	FMO EUZ-5616	31	38	1,23
		FMO UM-5472	23	33	1,44
	Fons 5	FMO F5-50	32	39	1,22
reconstitution		32	38	1,19	
<i>oweni</i>	Faveirol	reconstitution	30	40	1,33
<i>minor</i>	Soumailles	sans n°	22	28	1,27
	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	23	34	1,48
<i>ringeadei</i>	Ruch	FPO Ru-1	30	39	1,30
		FPO Ru-2	20*	33	1,65
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1973-273	31	41	1,32
		FPO VIL-1974-96	29	38	1,31
		FPO VIL-1974-345	23*	38	1,65
		reconstitution	33	43	1,30
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-123	33	60	1,82
		reconstitution	40	67	1,68

*: estimation, une des rangées dentaires étant un peu déportée vers l'intérieur.

B espèce	gisement	spécimen	symphyse	
			longueur	largeur min
<i>annectens</i>	Hordwell	BMNH M29729	36	20
	Fons 1	FMO F1-334	40	20
<i>curtisi</i>	Barton Cliff	BMNH M26176	53	27
<i>minor</i>	La Débruge	MNHN LDB-296	44	15
		MNHN LDB-273	40	17
		MNHN LDB-274	49	15
	Quercy	MTB Ma-PhQ-349	41	17
<i>ovinus</i>	Ronzon	NMB Ro-102	35	15
<i>ministri</i>	Villebramar	FPO VIL-1970-95	57	25
		FPO VIL-1974-344	54	14
<i>huerzeleri</i>	Murs	NMB OV-134	70	30
<i>javali</i>	Quercy	MNHN Qu-16516	62	32
	Rouffignac	MNHN AGN-71	60	30
<i>fraasi</i>	Frohnstetten	SMNS 1162	56	27
	Quercy	FMO ACQ-464	60	29

tabl. 46

Tabl. 46.— Mesures de largeur relative du museau chez *Plagiolophus*.

A: largeur du museau au niveau des canines supérieures comparativement à la largeur du palais entre les M2/ (Janis & Ehrhardt 1988).

B: largeur minimale de la symphyse mandibulaire comparativement à sa longueur (Eisenmann 1998).

	Gisements	$I_{M1/}$			$I_{M/1}$			ADI
		N	\bar{X}	V	N	\bar{X}	V	
<i>cartieri</i>	Egerkingen	9	16,61	2,9	11	9,29	3,7	1,79
<i>annectens</i>	Castrais	9	14,47	6,7	11	7,70	8,2	1,88
	Robiac	10	15,08	5,5	13	8,47	10,8	1,78
	Roc Santa	7	15,93	6,3	25	8,59	7,3	1,85
	F1à 6 (sauf F4)	43	15,88	6,9	46	9,13	6,7	1,74
	Fons 4	3	16,07	5,2	3	9,53	11,6	1,69
	Euzet	39	16,17	5,1	17	9,38	4,7	1,72
<i>oweni</i>	La Débruge	7	17,13	1,8	10	10,04	5,7	1,71
<i>major</i>	St-Capraise et Quercy	5	22,26	4,1	3	12,77	4,3	1,74
<i>minor</i>	Débruge	26	13,61	4,7	27	7,93	5	1,72
	Célas	1	14,70		4	8,50	3,7	1,73
	Gypse	3	12,90	8,2	2	7,75		1,66
	Frohnstetten	31	12,63	3,9	11	7,03	4,4	1,80
	Soumailles	11	12,89	4,3	8	7,86	4,3	1,64
<i>ovinus</i>	Ronzon	5	14,20	6,5	6	7,98	5,7	1,78
<i>ministri</i>	Villebramar	7	17,10	8,3	12	9,84	5,2	1,74
<i>huerzeleri</i>	Murs et Quercy	10	21,74	4,2	6	12,43	5	1,75
<i>fraasi</i>	Frohnstetten	21	19,87	5,3	15	11,04	6,3	1,80
moyenne générale								1,75
écart-type								0,06
coeff. de variation								3,5

Tabl. 47

Tabl. 47.— Indices d'anisodontie (ADI) chez différentes espèces de *Plagiolophus*.

D'après les moyennes des mesures de largeur de M1/ et de M/1 (largeur maximale) dans chaque population.

LEGENDES DES PLANCHES

(Stéréophotographies, sauf pl.3 fig. 1c, pl.8 fig. 2, pl. 16-2 à 9, pl. 17).

PLANCHE 1

Plagiolophus (Plagiolophus) minor (échelles 5 cm).

Fig. 1 - Crâne avec la dentition presque complète, MNHN GY-645 (Gypse de Sannois), vue ventrale.

Fig. 2 - Crâne avec P3/-M2/ gauches et P4/-M3/ droites, MNHN GY-526 (Gypse de Paris): 2a, vue ventrale; 2b, vue latérale gauche; 2c, vue latérale droite.

Fig. 3 - Mandibule gauche avec P/2-(P/3)-M/3, GY-545 (Gypse de Paris) (holotype): 3a, vue linguale; 3b, vue occlusale.

PLANCHE 2

Plagiolophus (Plagiolophus) minor (échelles 5 cm).

Fig. 1 - Mandibule MNHN GY-527 (Gypse de Paris): 1a vue latérale; 1b, vue occlusale.

Fig. 2 - Tête MTB Ma-PhQ-349 (pars) (Phosphorites du Quercy): 2a, vue dorsale; 2b, vue ventrale; 2c, vue antérieure.

PLANCHE 3

Plagiolophus (Plagiolophus) minor.

Fig. 1 - Tête MTB Ma-PhQ-349 (Phosphorites du Quercy) (échelle 5 cm): 1a, vue latérale gauche du crâne; 1b, intérieur de l'orbite gauche (non à l'échelle); 1c, tête en vue latérale gauche.

Fig. 2 - Arrière-crâne MNHN GY-528 (3038) (Gypse de Paris) (échelle 5 cm): 2a, vue ventrale; 2b vue latérale droite (inversée).

PLANCHE 4

Plagiolophus (Plagiolophus) minor (échelle 2 cm).

Moulage endocrânien artificiel (latex) du crâne MTB Ma-PhQ-349: 1, vue latérale gauche; 2, vue dorsale; 3, vue ventrale; 4, vue antérieure.

PLANCHE 5

Plagiolophus (Plagiolophus) ringeadei n. sp. Crâne MPO Ru-1 (Ruch) (holotype).

Fig. 1 à 4, échelle 5 cm; fig. 5 échelle, 2 cm.

1, vue dorsale; 2- vue ventrale (2a, arrière-crâne agrandi, non à l'échelle); 3, vue latérale gauche; 4, vue latérale droite; 5, vue occlusale des dents jugales supérieures droites.

PLANCHE 6

Fig. 1 et 2 - *Plagiolophus (Plagiolophus) ringeadei* n. sp. (échelle 5 cm).

1, crâne MPO Ru-2 (Ruch): 1a vue latérale gauche; 1b, vue ventrale.

2, mandibule MPO Ru-3 (Ruch): vue latérale gauche.

Fig. 3 - *Plagiolophus (Plagiolophus) ovinus*. Mandibule MNHN RZN-98 (Ronzon) (holotype): 3a, vue latérale (échelle 10 cm); 3b vue occlusale (échelle 5 cm).

PLANCHE 7

Fig. 1 à 3 - *Plagiolophus (Plagiolophus) ovinus* (échelles 5 cm).

1, maxillaire gauche avec D2/, D4/-M2/ NMB Ro-150 (Ronzon): 1a, vue occlusale, 1b, vue labiale.

2, maxillaire gauche avec P4/-M2/ NMB Ro-94a (Ronzon): 1a, vue occlusale, 1b, vue labiale.

3, mandibule gauche avec P2/-(M2/) NMB Ro-96a (Ronzon): 1a, vue occlusale, 1b, vue labiale.

Fig. 4 - *Plagiolophus (Plagiolophus) huerzeleri* (échelle 10 cm).

Crâne NMB OV-155A (Murs) (holotype): vue ventrale.

Fig. 5 et 6 - *Plagiolophus (Plagiolophus) javali*.

5, mandibule MNHN QU-16516 (Quercy) (holotype): vue occlusale (échelle 5 cm).

6, M3/ supérieure droite MTB Ma-PhQ-364 (Quercy) (échelle 2 cm): 6a, vue labiale, 6b, vue occlusale, 6c, vue linguale, 6d, vue mésiale.

PLANCHE 8

Plagiolophus (Plagiolophus) ministri, crâne MPO VIL-1973-273 (Villebramar) (holotype).

Fig. 1a, vue dorsale; 1b, vue latérale gauche; 1c vue ventrale (échelle 5 cm).

Fig. 2, série des dents jugales gauches en vue occlusale (échelle 2 cm).

PLANCHE 9

(Echelle 5 cm).

Fig. 1 et 2 - *Plagiolophus (Plagiolophus) ministri*.

1, crâne MPO VIL-1974-345 (Villebramar): vue latérale gauche.

2, crâne MPO VIL-1974-96 (Villebramar): 2a, vue latérale droite; 2b, vue ventrale.

Fig. 3 - *Plagiolophus (Plagiolophus) javali*. Mandibule MNHN QU-16516 (Quercy) (holotype) en vue occlusale.

PLANCHE 10

Plagiolophus (Paloplotherium) annectens (échelles 5 cm, sauf 3c: 2cm).

Fig. 1 - Crâne NMB StH-755 (Euzet): vue latérale droite.

Fig. 2 - Crâne NMB StH-2612 (Euzet): vue latérale gauche.

Fig. 3 - Crâne FMO EUZ-5617 (Euzet): 3a, vue latérale droite; 3b, vue latérale gauche; 3c, région auditive droite.

apg, apophyse post-glénoïde; **apo**, apophyse paroccipitale; **apt**, apophyse post-tympanique; **fr**, fenêtre ronde; **fv**, fenêtre ovale; **gg**, logement du ganglion géniculé; **h**, hiatus pétro-sphénoïdal; **hF**, hiatus de Fallope; **mae**, méat auditif externe; **pro**, promontoire.

Fig. 4 - Maxillaire FMO F3-05 (Fons 3): vue ventrale.

PLANCHE 11

Plagiolophus (Paloplotherium) cartieri d'Egerkingen (NMB) (échelles 2 cm).

Fig. 1 à 6 - Egerkingen α et β .

1, M1/-M3/ sup. droites, Ed-454 (lectotype): 1a, vue labiale; 1b, vue occlusale.

2, M1/ sup. gauche, Ec-790 (n sans doute erroné).

3, M2/ sup. droite, Ec-476.

4, D/4 inf. droite, Ed-424 (Stehlin 1904, pl. 7-33).

5, D/3 inf. gauche, Ed-116 (*ibid.*, pl. 7-36).

6, P/3 inf. gauche, Ed-217 (*ibid.*, pl. 7-34).

Fig. 7 à 15 - Egerkingen γ ou locus divers.

7, M2/-M3/ sup. droites, Eh-243 (γ).

8, M3/ sup. gauche, Ek-36a.

9, M3/ sup. gauche, Eh-249.

- 10, P1/-P4/ sup. droites, Eh-241 (γ): a, vue labiale; b, vue occlusale.
- 11, P2/-M1/ sup. gauches, Eh-240 (γ): a, vue labiale; b, vue occlusale.
- 12, maxillaire droit avec alv. C/ - P1/ et P2/-(M3/), Eh-799 (γ): a, vue labiale; b, vue occlusale.
- 13, fragment mandibulaire droit avec P/3-P/4, En-61: a, vue occlusale; b, vue labiale.
- 14, fragment mandibulaire gauche avec M/2-M/3, En-51 (*pars*) (γ): a, vue occlusale; b, vue labiale.
- 15, fragment de crâne, Eh-239 (γ): a, vue latérale droite; b, vue latérale gauche.

PLANCHE 12

(Echelles 2 cm).

Fig. 1 à 5 - *Plagiolophus (Paloplotherium) lugdunensis* de Lissieu (FSL).

- 1, 2472 (composite): 1a, M3/ sup. droite (holotype) (2472 *pars*); 1b, M2/ sup. droite.
- 2, M3/ sup. gauche, 2491.
- 3, P3/ et 2470, P4/ sup. droites, 2471.
- 4, P3/-P4/ sup. gauches, 2461 (*pars*).
- 5, série dentaire composite P2/-M3/ sup. droites, 2460.

Fig. 6 - *Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci* de Peyregoux (Castrais).

Fragment crânien MTO CAS-2002-1 (holotype): 6a, vue latérale gauche; 6b, vue occlusale.

Fig. 7 à 10 - *Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis* n.sp. de Robiac.

- 7, fragment de maxillaire gauche avec M1/-M2/ (holotype), FSL 5214: 7a, vue labiale; 7b, vue occlusale; 7c, vue linguale.
- 8, M2/ sup. droite, FSL 5221: 8a, vue occlusale; 8b, vue mésiale.
- 9, M1/ sup. droite, FSL 5220: 9a, vue labiale; 9b, vue occlusale; 9c, vue mésiale.
- 10, mandibule droite avec P/4-M/3, FSL 5224: 10a, vue occlusale; 10b, vue labiale.

PLANCHE 13

Plagiolophus (Paloplotherium) major (Phosphorites du Quercy) (échelle 5 cm).

Fig. 1 - Avant-crâne MNHN Qu-16372: 1a, vue ventrale; 1b, vue latérale gauche.

Fig. 2 - Série dentaire P3/-M2/ sup. droites MTB Ma-PhQ-363: 2a, vue occlusale; 2b, vue labiale.

Fig. 3 - Avant-crâne MTB Ma-PhQ-350: 3a, vue ventrale; 3b, vue latérale gauche.

Fig. 4 - Mandibule avec (/C)-P/2-P/4 gauches et P/3-M/3 droites, MTO PHQ-2164.

PLANCHE 14

Plagiolophus (Paloplotherium) oweni (échelle 5 cm).

Fig. 1 - Maxillaire avec les C/ et P2/-M3/, MTO MAM-2002-104 (La Débruge) (lectotype): 1a, vue ventrale; 1b, vue dorsale; 1c, vue latérale droite.

Fig. 2 - Mandibule avec P/4-M/2 gauches et P/4-M/3 droites, MTO MAM-2002-105 (La Débruge): 2a, vue latérale droite; 2b, vue occlusale.

Fig. 3 - Crâne FMO FAV-1 (Grès de Célas): 3a, vue ventrale; 3b, vue dorsale; 3c, vue latérale droite.

PLANCHE 15

Plagiolophus (Fraasiolophus) fraasi de Frohnstetten (échelle 5 cm).

Fig. 1 - Fragment de maxillaire droit avec M2/-M3/, SMNS 3234: 1a, vue labiale; 1b, vue occlusale; 1c, vue mésiale.

Fig. 2 - Fragment de maxillaire gauche avec M1/-M3/ (néotype), SMNS 3243 (Inv. 43821; Fraas, pl. 7 fig. 8) :2a, vue labiale; 2b, vue occlusale; 2c, vue linguale; 2d, vue distale.

Fig. 3 - Fragment de maxillaire gauche avec M2/-M3/, SMNS 3212 (Inv. 43820; Fraas, pl. 7 fig. 9):3a, vue labiale; 3b, vue occlusale.

Fig. 4 - Fragment de maxillaire droit avec P2/-M1/, ITÜ Ma-1279/271:4a, vue labiale; 4b, vue occlusale; 4c, vue antérieure montrant l'effacement progressif de la fosse préorbitaire à l'aplomb des P/ et le trajet intra-osseux du canal dentaire.

Fig. 5 - Fragment de maxillaire droit avec M1/-M2/, SMNS 3235: 5a, vue labiale; 5b, vue occlusale; 5c, vue antérieure de 3/4.

Fig. 6 - Fragment de maxillaire gauche avec P1/, SMNS 290: 6a, vue labiale; 6b, vue occlusale.

Fig. 7 - Fragment de maxillaire gauche avec P2/-P3/, SMNS 3287: 7a, vue labiale; 7b, vue occlusale.

Fig. 8 - Mandibule droite avec P/4-M/3, SMNS 1150 (Inv. 43809) (Fraas, pl. 7 fig. 19): 8a, vue occlusale; 8b, vue labiale.

Fig. 9 - Symphyse mandibulaire avec toutes les dents antérieures (composite), SMNS 1162: vue occlusale.

PLANCHE 16

(Echelles 2 cm).

Fig. 1 - *Plagiolophus minor*. Pétreux droit FMO SCX-30 (Ste-Croix de Brignon); **a**, vue ventrale; **b**, vue dorsale; **c**, radiographie.

aqc, aqueduc de la cochlée; **co**, cochlée; **csc**, canaux semi-circulaires; **fos**, secteur interne du MAI au fond duquel s'ouvrent les fossettes cochléaire et sacculaire; **fov**, fenêtre ovale; **fro**, fenêtre ronde; **HF**, hiatus de Fallope (le hiatus se projette obliquement sur la radiographie; il est donc peu visible); **pro**, promontoire; **rfl**, recessus floclaire; **VII**, 3ème portion du nerf facial, partiellement canalisée.

Fig. 2 à 9 - Radiographies de mandibules de *Plagiolophus* illustrant les étapes du développement des prémolaires.

2 - *P. annectens* (Euzet), FMO UM-5224. Juvénile: M/1 en cours d'éruption, D/1-D/4 en place (D/1 non visible sur la radiographie).

3 - id., FMO UM-2856. M/1 en place, D/3-D/4 déjà abrasées; aucun follicule dentaire sous-jacent n'apparaît.

4 - id., FMO EU-19. id.

5 - *P. minor* (La Débruge), FMO UM-5727. M/2 in alv. une lacune entre les racines de D/3 et D/4 laisse entrevoir la formation des follicules de P/3 et P/4.

6 - *P. annectens* (Euzet), FMO UM-5448. Les follicules de P/3 et P/4 sont bien développés, apparemment sans amorce de calcification.

7 - id., FMO UM-2860. M/2 est sur l'arcade; les dents de lait sont à peu près au même stade d'usure que sur les fig. 3 à 6; les couronnes de P/2-P/3-P/4 sont calcifiées dans la mandibule.

8 - id., FMO UM-2571. D/4 est encore sur l'arcade; P/3 est presque en place, et P/4 un peu retardée.

9 - *P. annectens* (Robiac), FMO RbN-5501. P/2-P/4 sont presque sur l'arcade, avec un léger retard pour P/4; on voit les racines de D/1 (qui est brisée).

PLANCHE 17

Microstructure de l'émail chez *Plagiolophus annectens*; molaire supérieure (Euzet) observée au MEB.

Fig. 1 - Coupe verticale (face externe du paracône à proximité de la face occlusale).

Toute l'épaisseur de l'émail est concernée. (EDJ à gauche). Échelle 100 μ .

Fig. 2 - Agrandissement de la partie centrale de la fig. 1 (entre les 2 traits). Échelle 100 μ .

Fig. 3 - Coupe verticale (face linguale du paracône à mi-hauteur de la dent).

Anomalies structurales à la mi-épaisseur de l'émail. Échelle 10 μ .

Fig. 4 - Coupe horizontale (face externe du métacône à mi-hauteur de la dent).

(EDJ à droite). Échelle 100 μ .

Fig. 5 - Agrandissement de la partie interne de la fig. 4. Échelle 100 μ .

Fig. 6 - Zone interne de l'émail à proximité de l'EDJ.

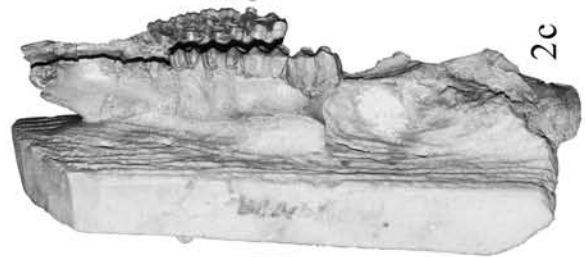
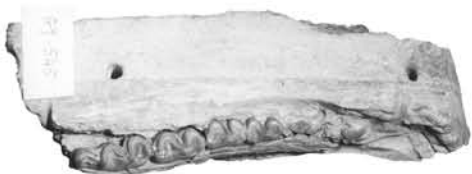
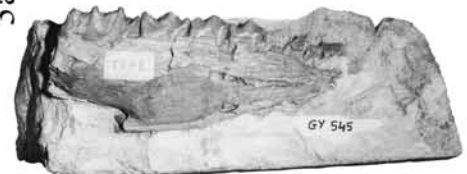
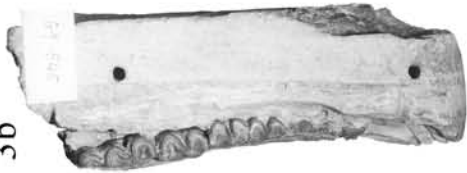
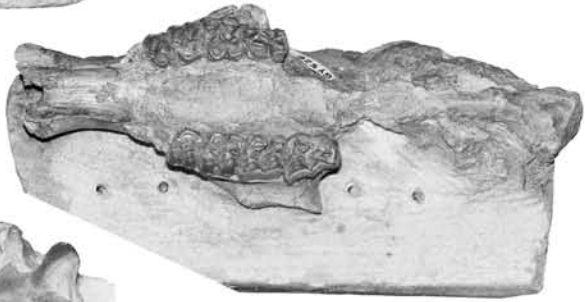
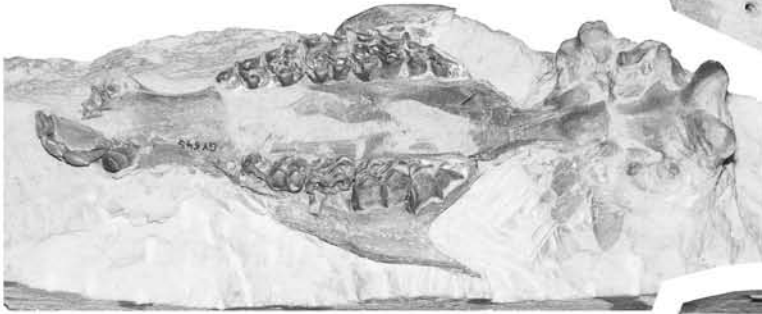
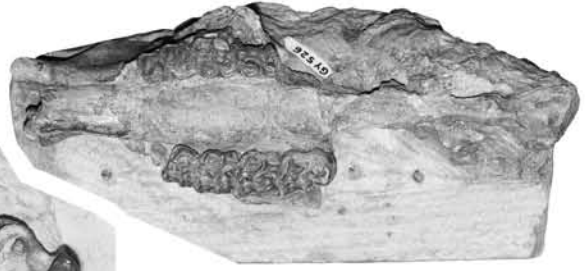
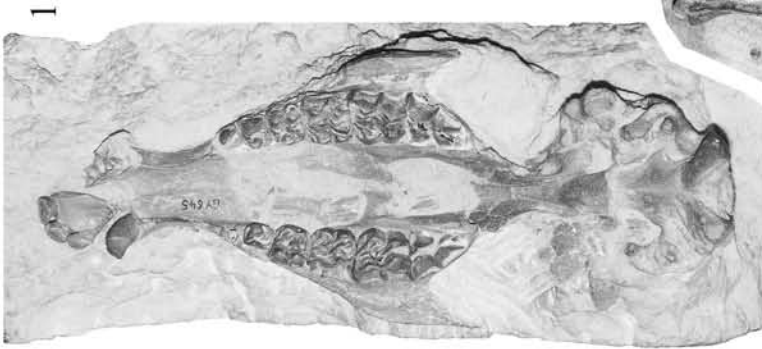
Agrandissement de la partie interne de la fig. 2. Échelle 10 μ .

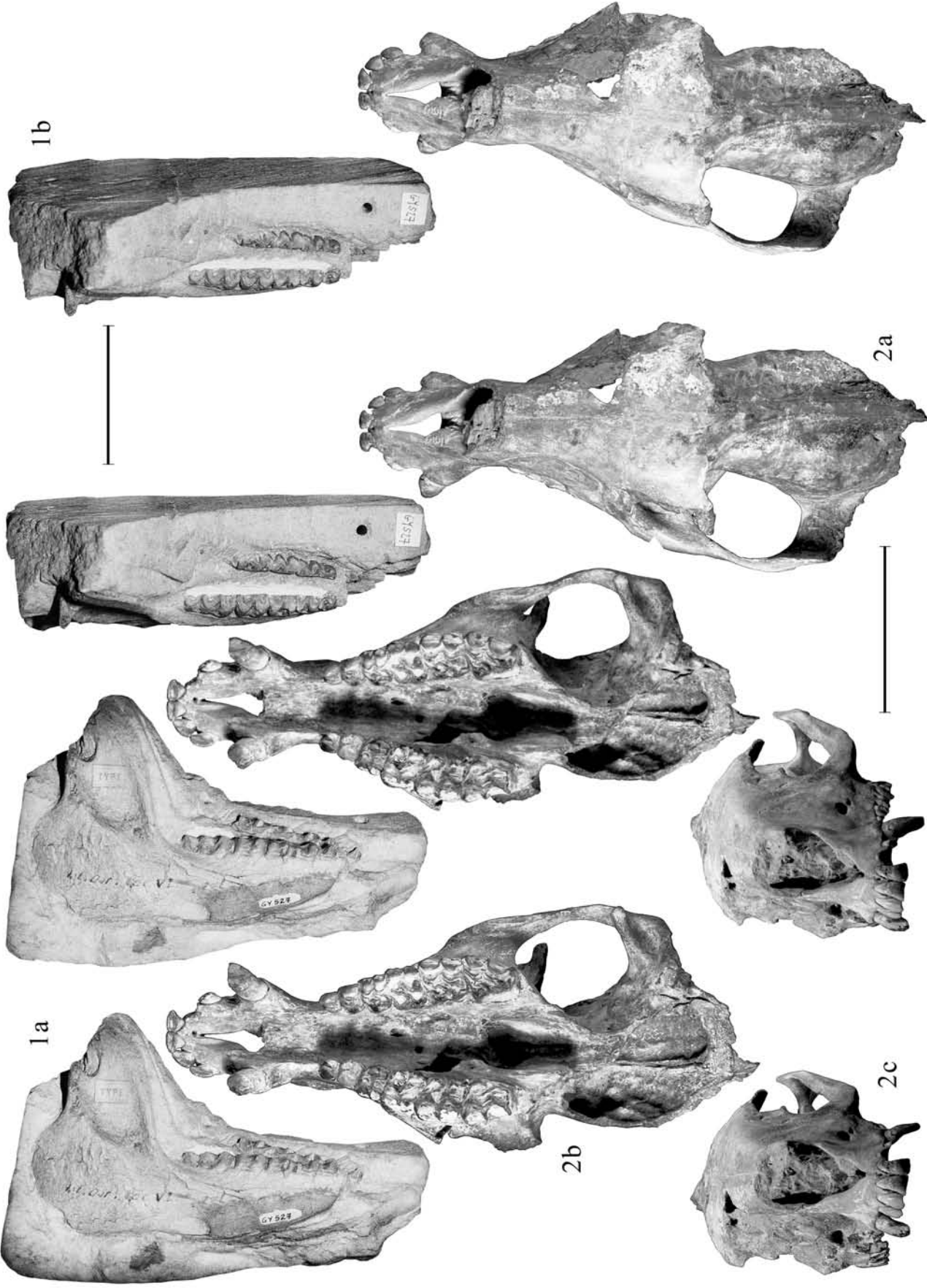
Fig. 7 - Zone des HSB.

Agrandissement au sommet de la partie moyenne de la fig. 2. Échelle 10 μ .

Fig. 8 - Zone externe de l'émail.

Agrandissement de la partie externe de la fig. 4. Échelle 10 μ .



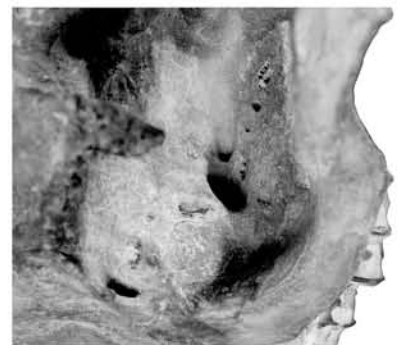
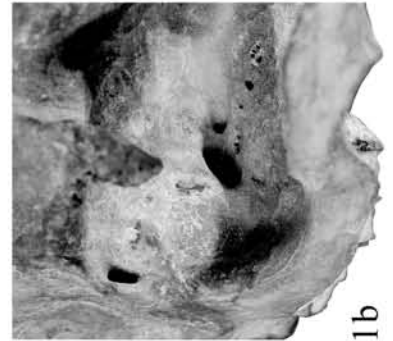


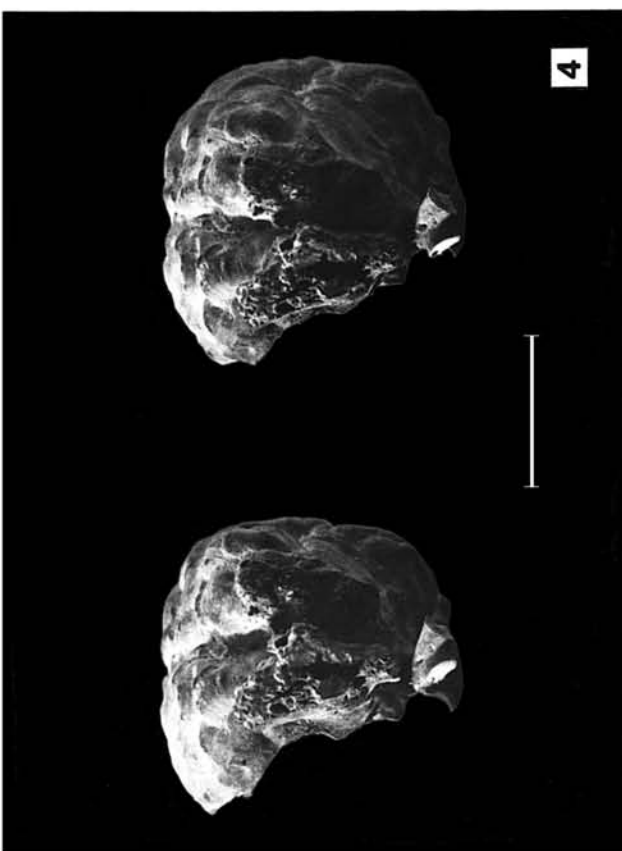
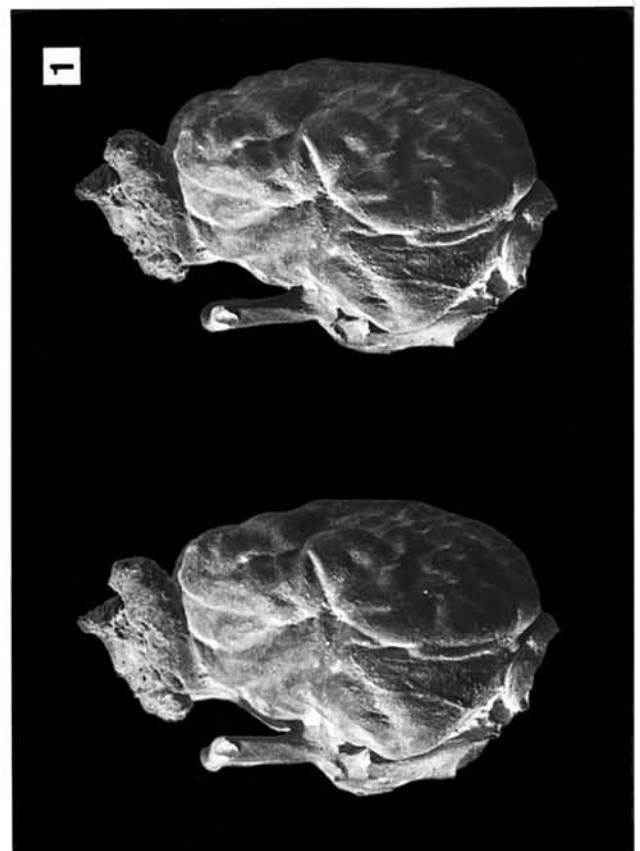
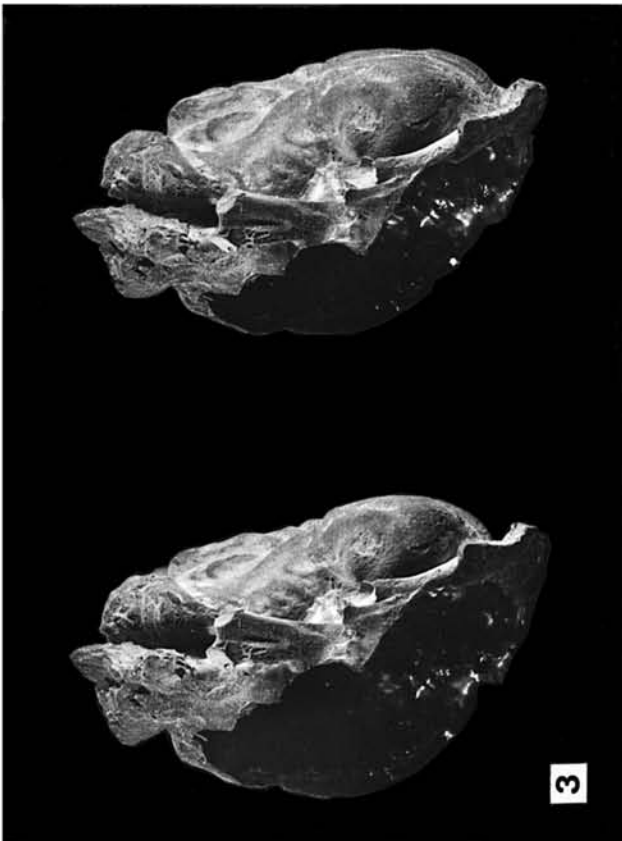
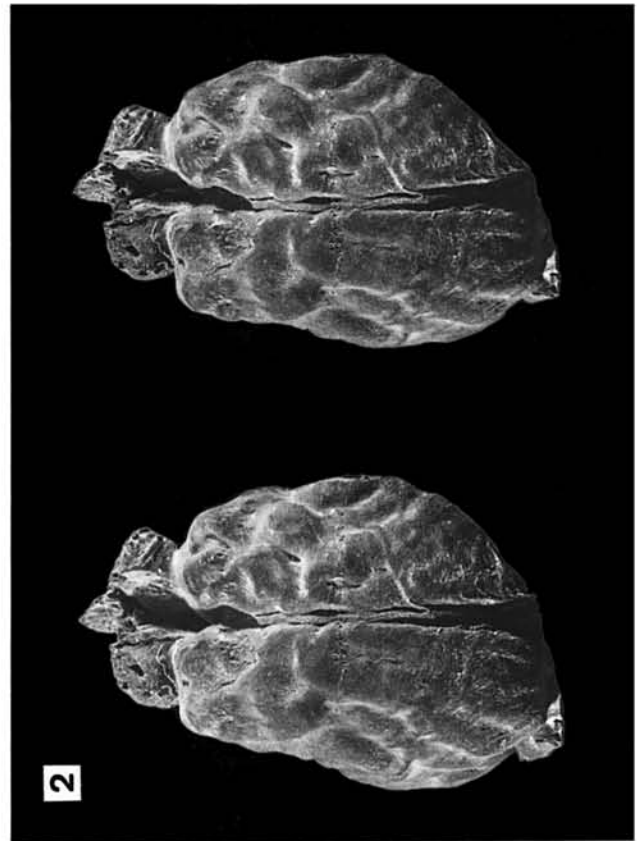


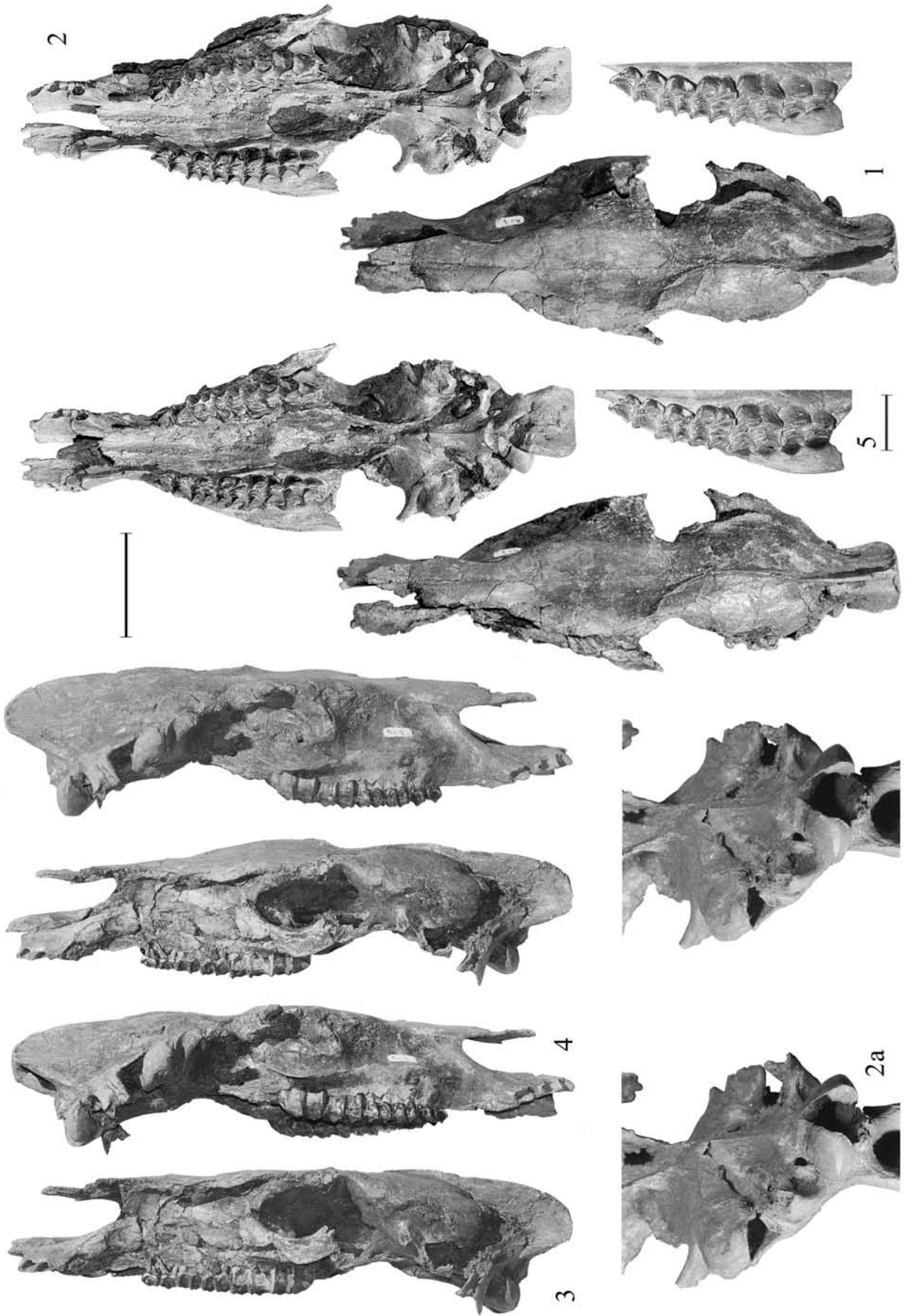
2a

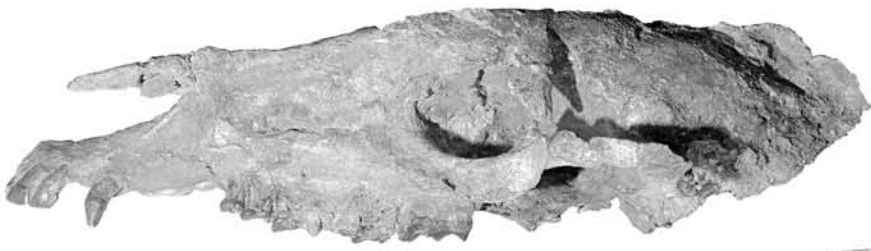


1a





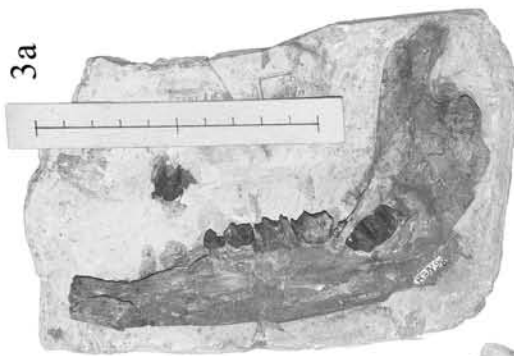
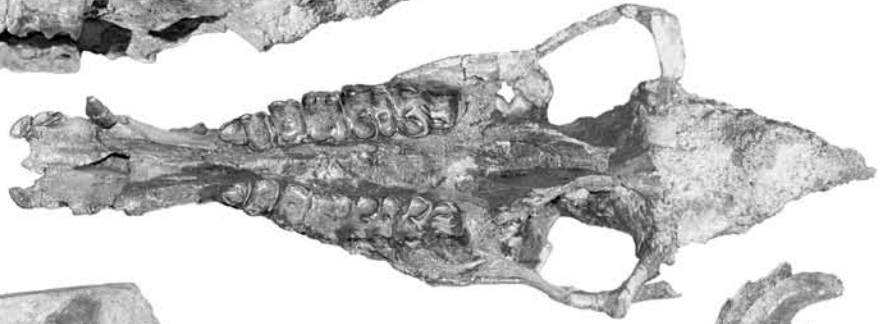




1b



1a



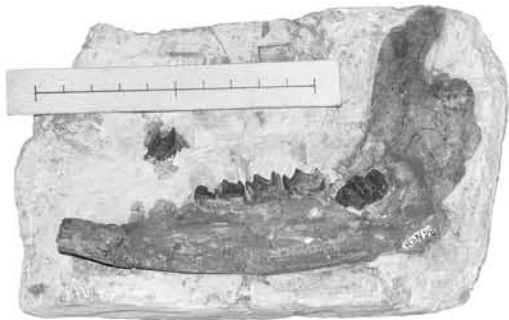
3a

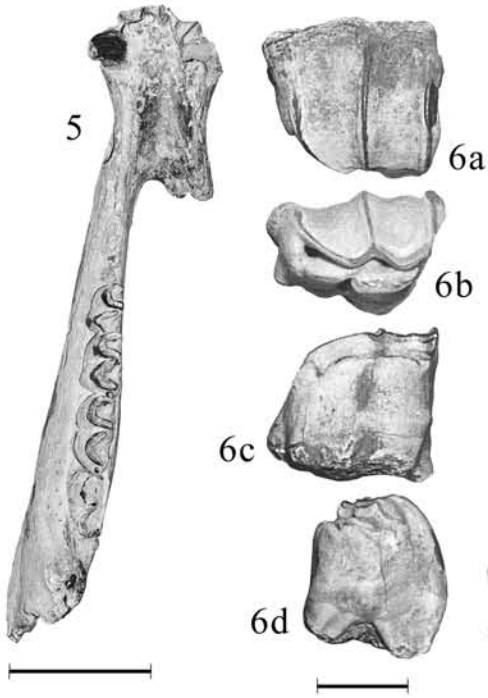
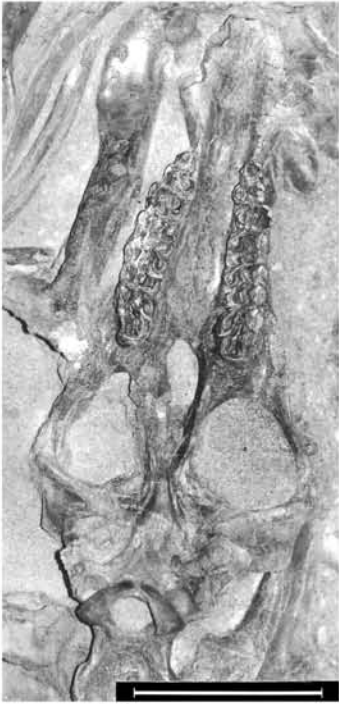
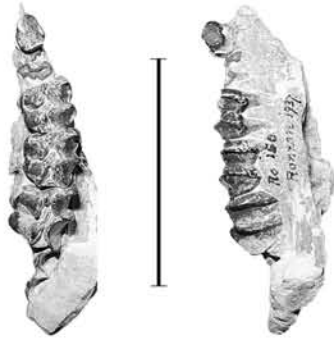
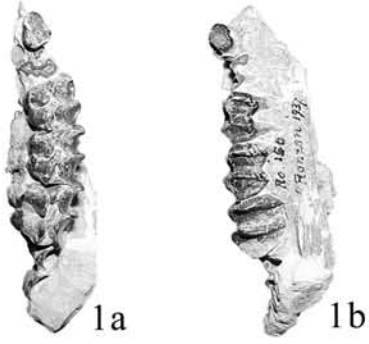


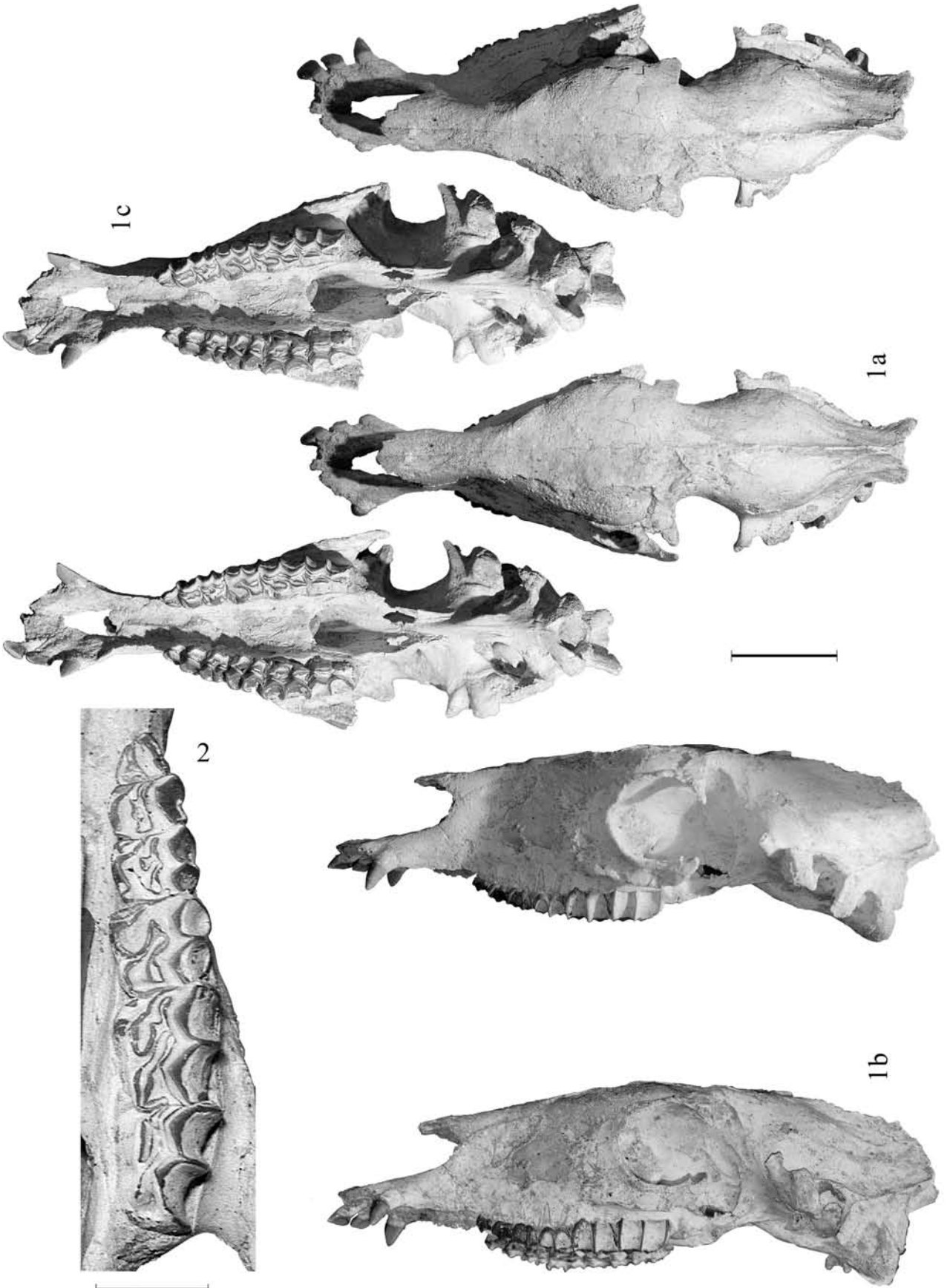
2

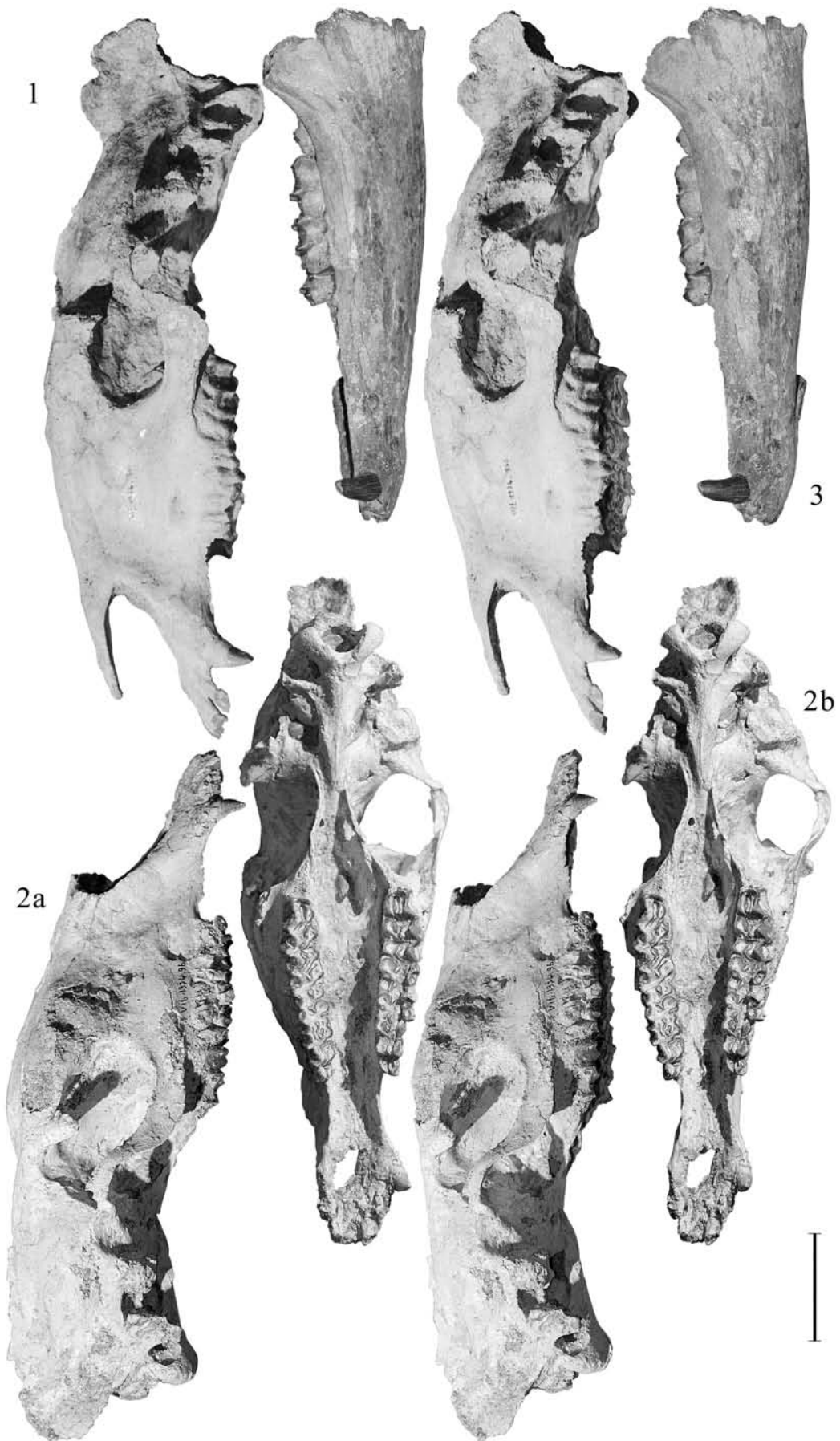


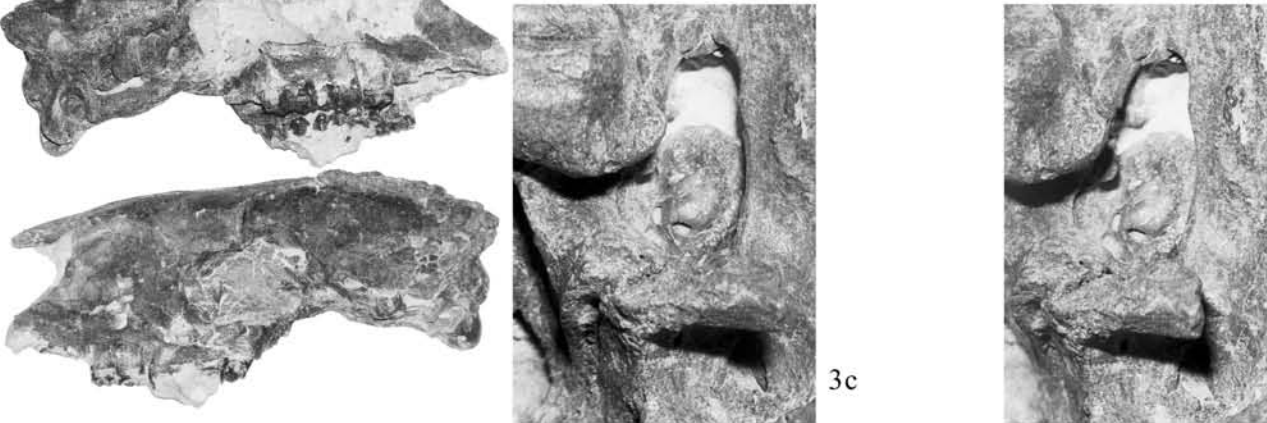
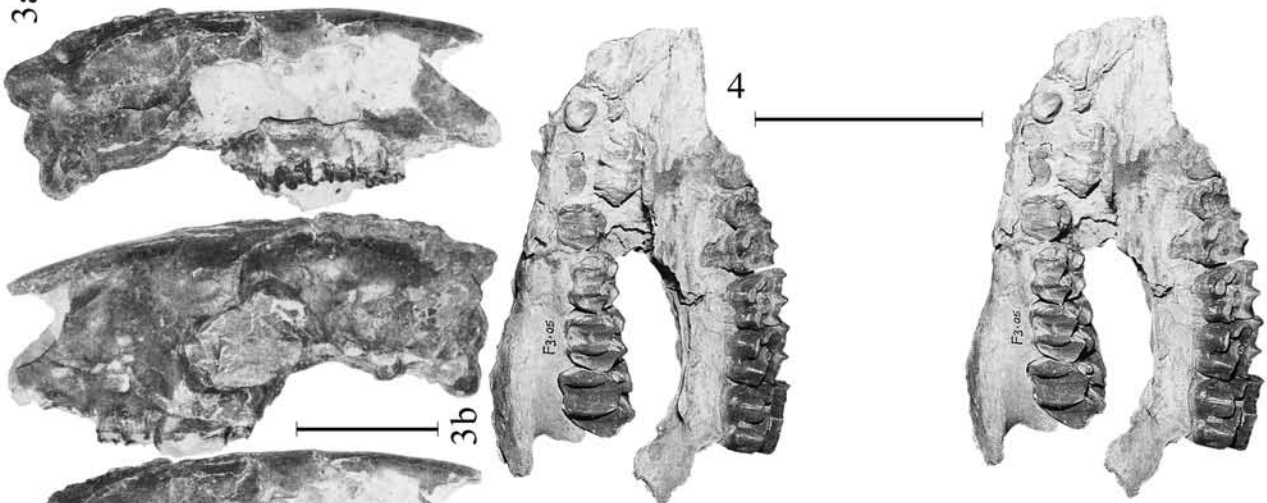
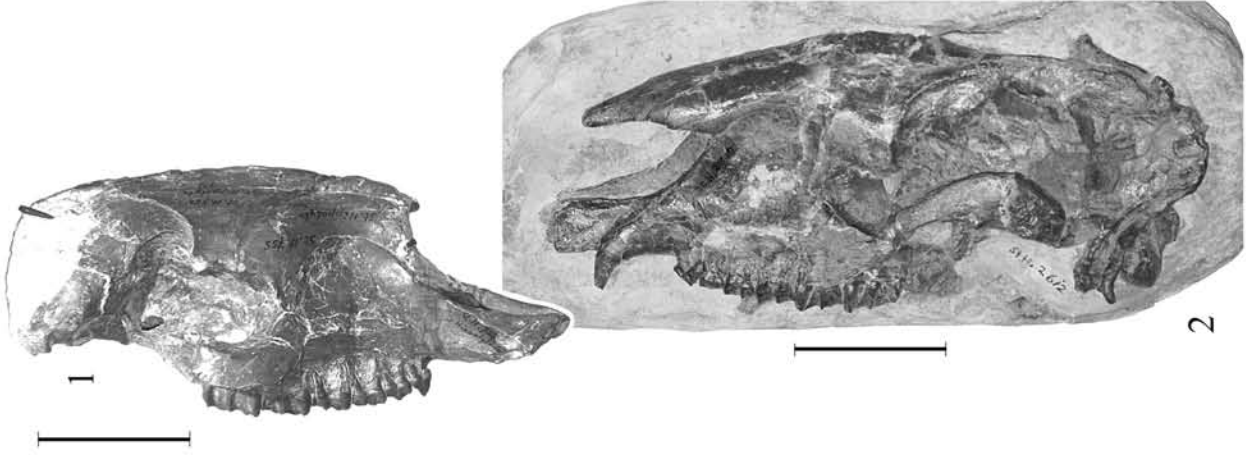
3b

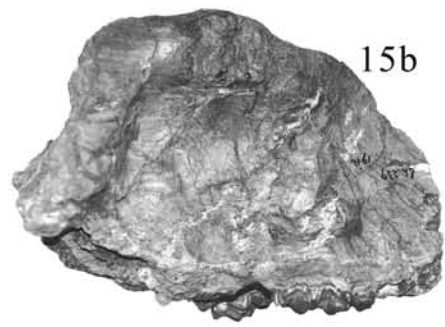
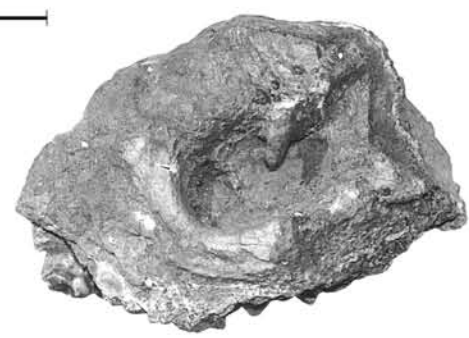
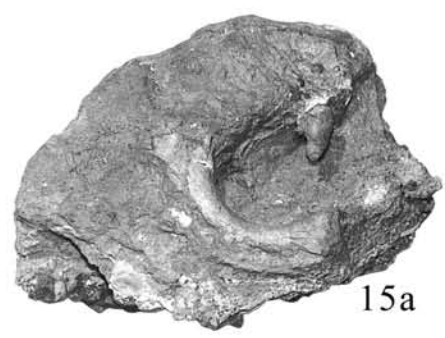
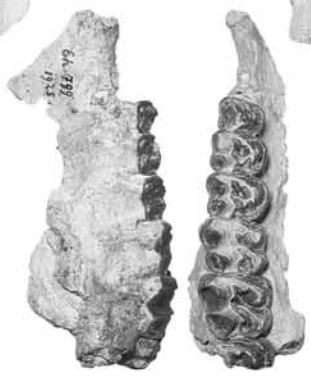
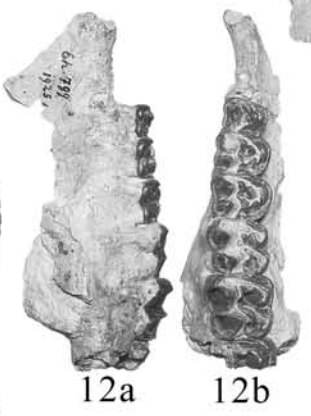
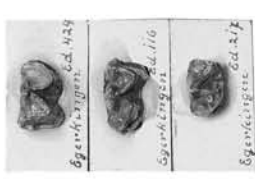
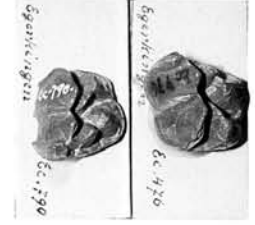
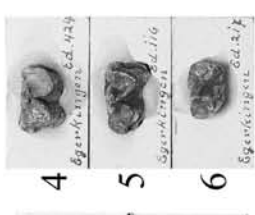
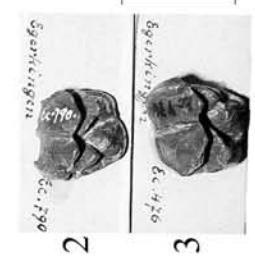
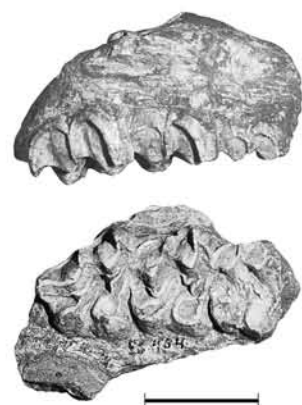
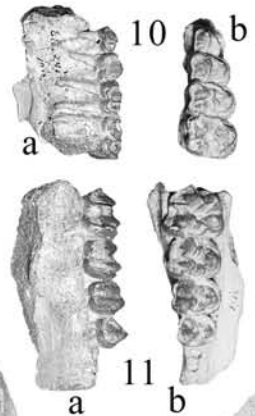
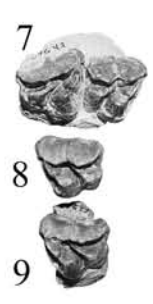
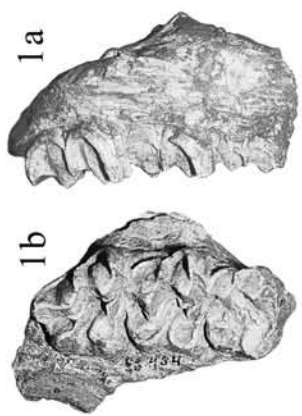


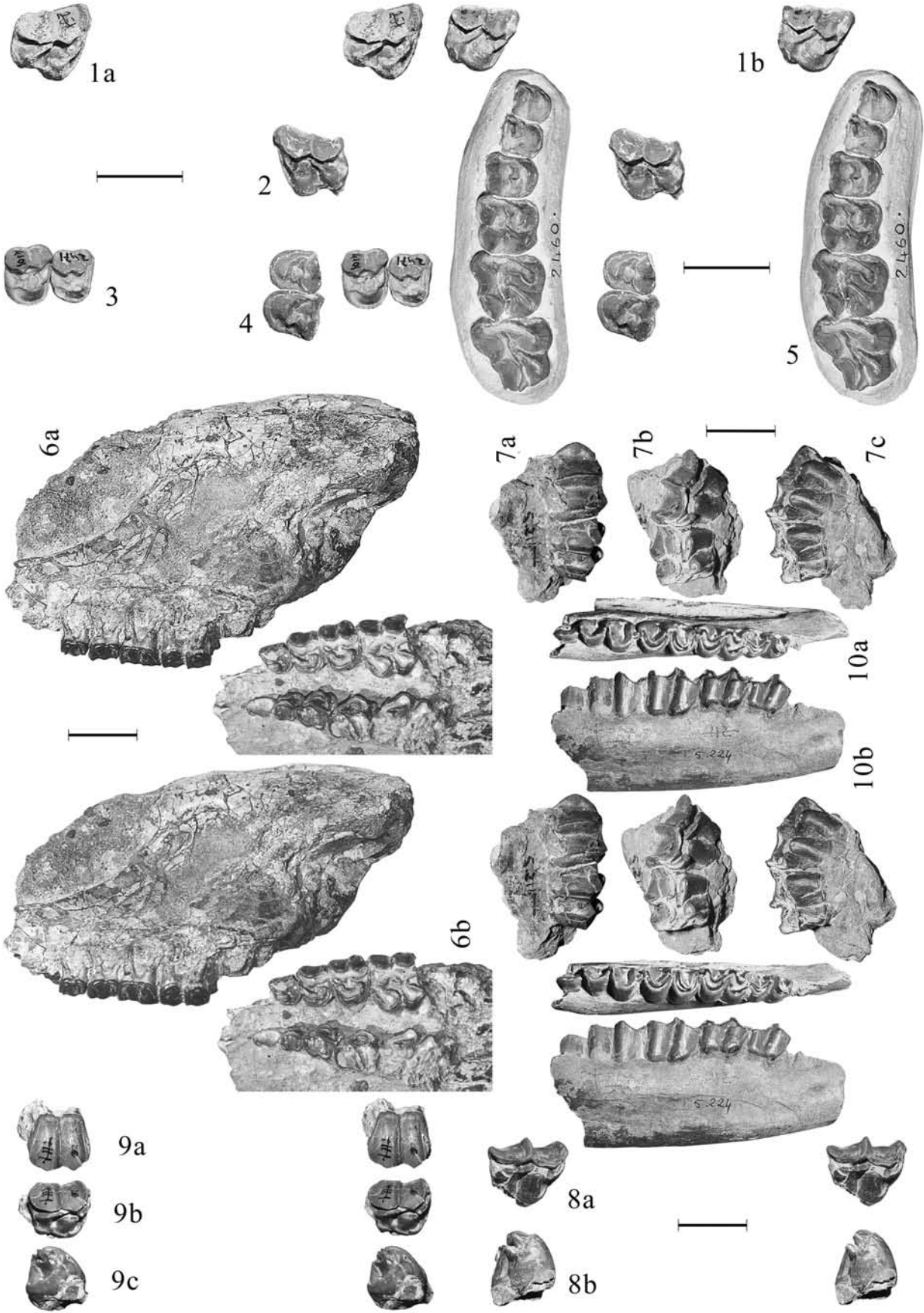


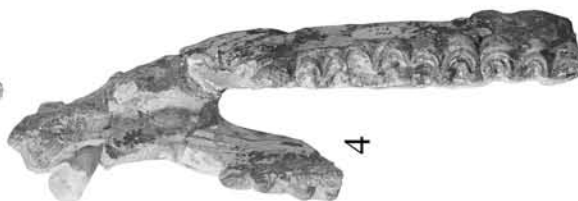
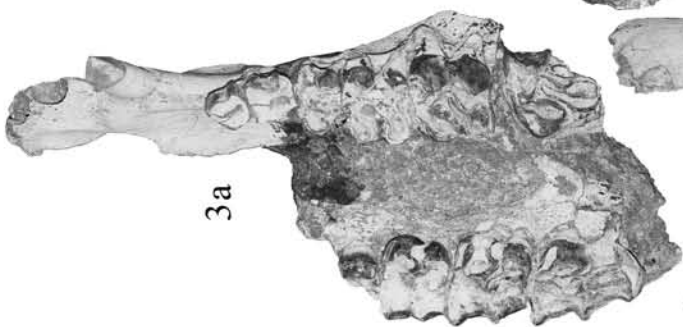
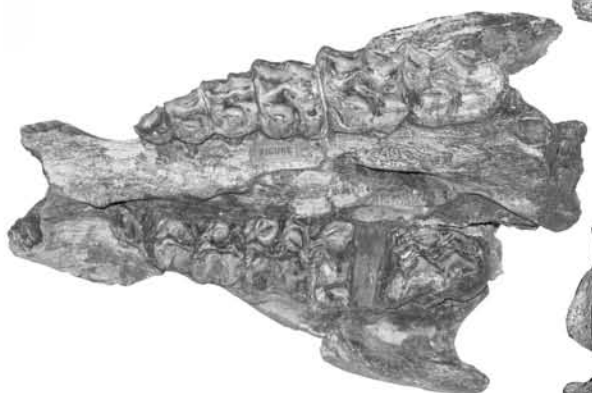
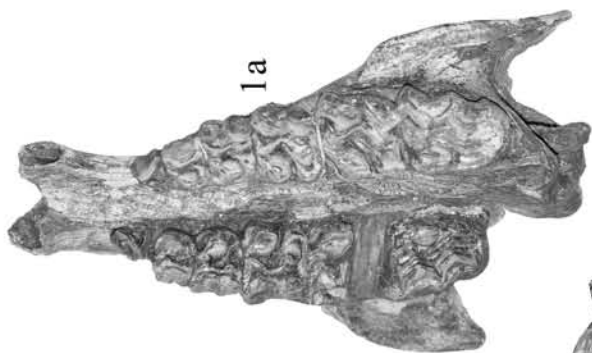


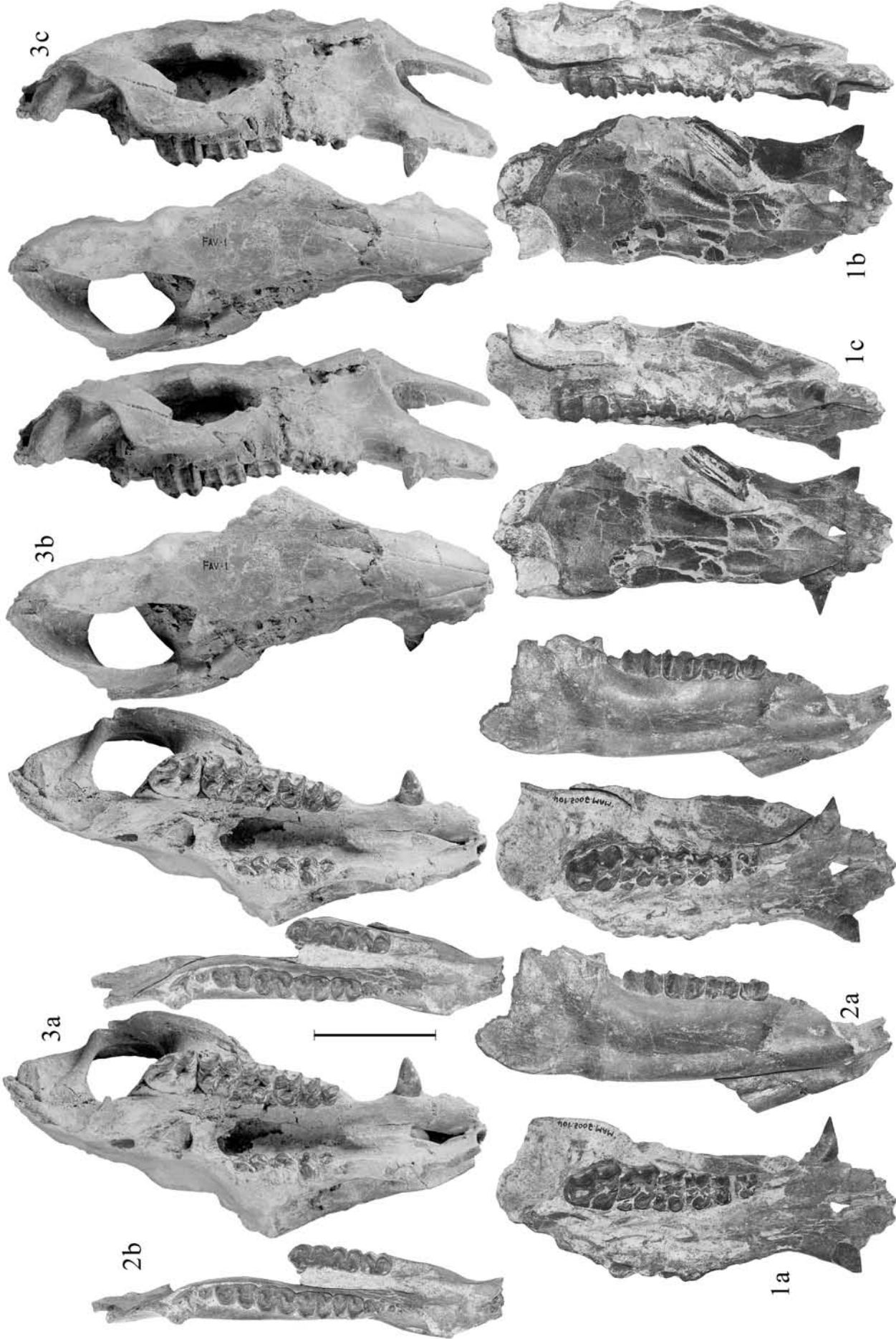


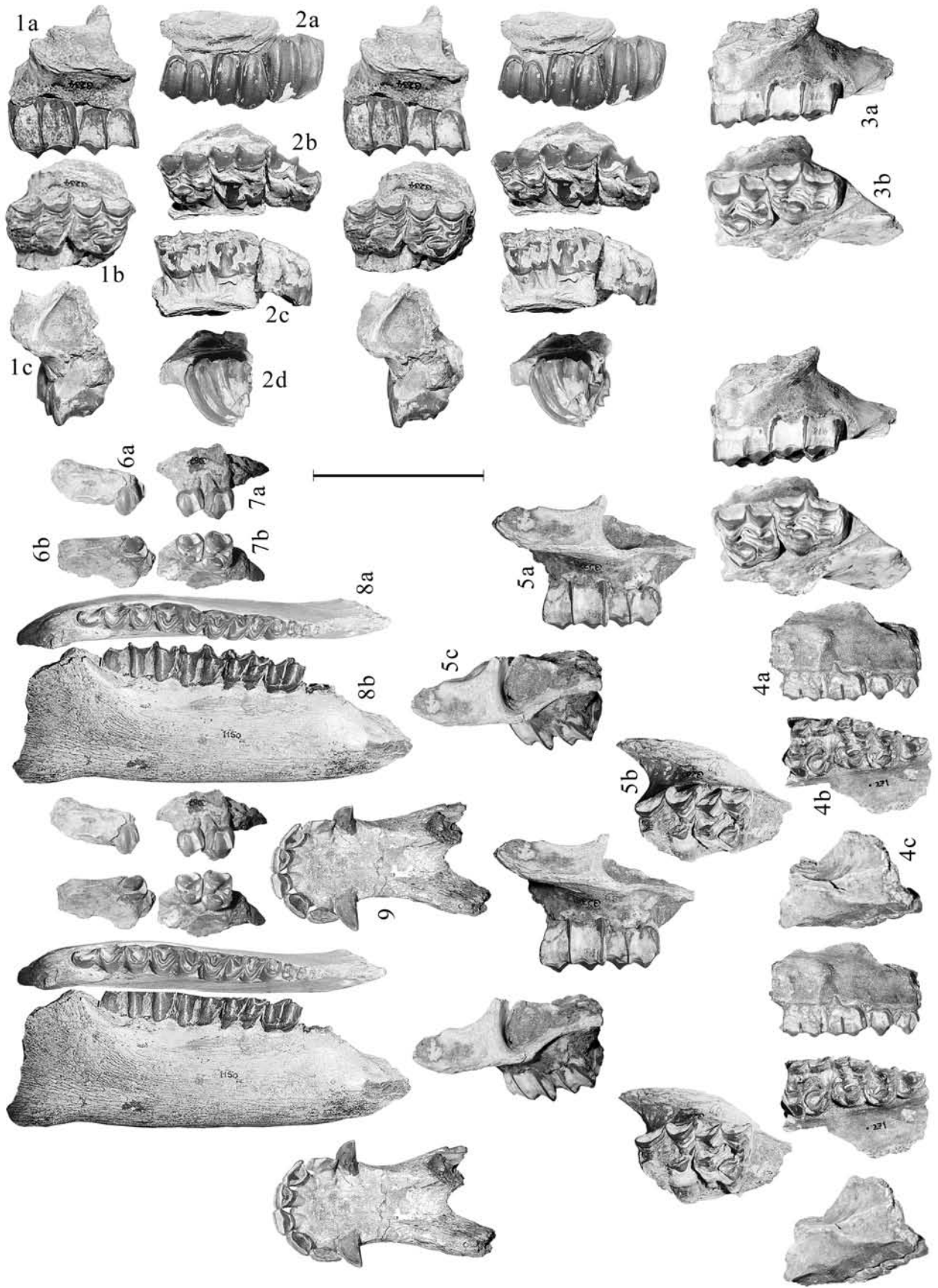












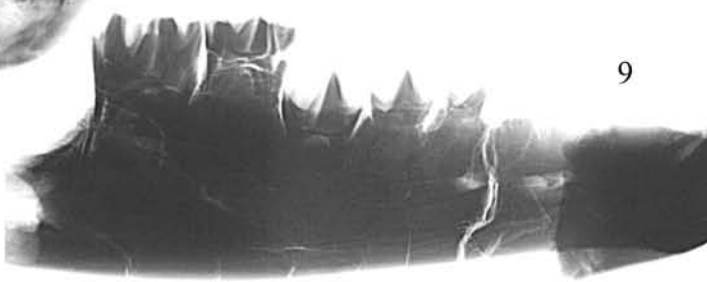
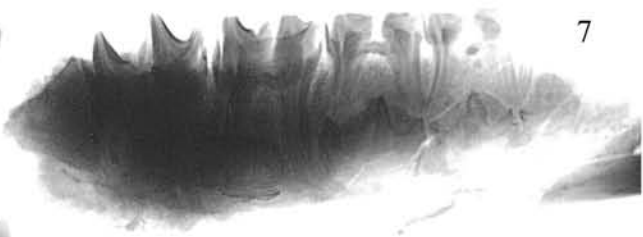
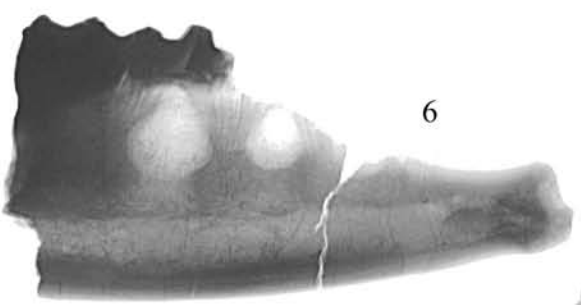
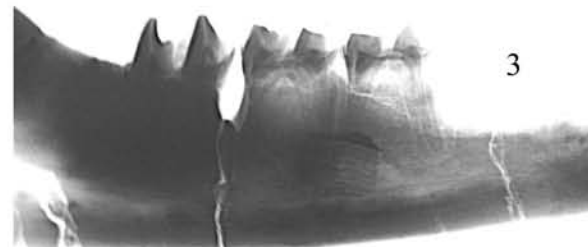
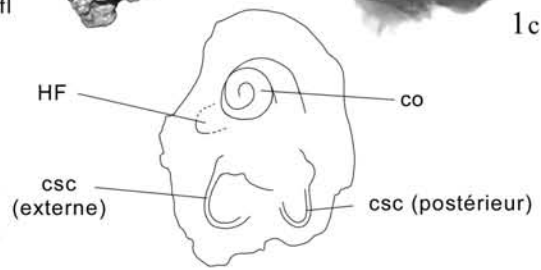
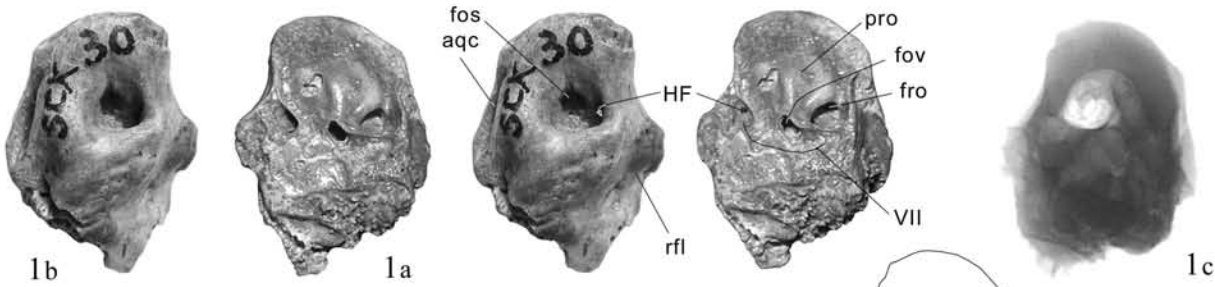


fig. 2 à 9

