

UN NOUVEAU GENRE DE ?PALAEOTHERIIDAE  
(PERISSODACTYLA, MAMMALIA) DECELE DANS LES  
PHOSPHORITES DU QUERCY (EOCENE SUPERIEUR OU  
OLIGOCENE) D'APRES UN ARRIERE-CRÂNE SANS DENTS

par

Jean A. REMY \*

SOMMAIRE

|                                                      | Page |
|------------------------------------------------------|------|
| Résumé, Abstract, Zusammenfassung .....              | 76   |
| Introduction .....                                   | 77   |
| Description .....                                    | 77   |
| Voûte crânienne et parois latérales .....            | 77   |
| Base du crâne .....                                  | 78   |
| Moulage endocrânien et degré d'encéphalisation ..... | 79   |
| Morphologie externe du télencéphale .....            | 80   |
| Discussion .....                                     | 80   |
| Remerciements .....                                  | 83   |
| Références bibliographiques .....                    | 84   |
| Légendes des planches .....                          | 86   |

\* Adresse. 46 Rue Rouget de Lisle, 30000 Nîmes.

**Mots-clés:** Phosphorites du Quercy, Paléogène, Palaeotheriidae, Anatomie crânienne, Moulage endocrânien, Sinus épitympanique.

**Key-words:** Quercy phosphorites, Paleogene, Palaeotheriidae, Skull anatomy, Endocranial cast, Epitympanic sinus.

*Palaeovertebrata*, Montpellier, 28 (1): 75-87, 2 pl.

(Reçu le 4 Novembre 1998, accepté le 17 Décembre 1998, publié le 15 Juin 1999)

## RESUME

Un arrière-crâne provenant des Phosphorites du Quercy est décrit. Il appartient à un genre encore inconnu de périssodactyle paléogène à rapporter vraisemblablement à la famille des Palaeotheriidae; toutefois la disparition de la dentition rend cette attribution familiale quelque peu conjecturale. Le spécimen se caractérise en premier lieu par l'existence d'un vaste sinus épitympanique boursouflant et excavant l'écaille du squamosal et l'apophyse post-glénoïde. Cette cavité pourrait représenter un type particulier de modernisation de l'appareil auditif en jouant le rôle d'une caisse de résonance au voisinage de l'oreille moyenne, alors que le tympanique ossifié n'est que peu renflé et ne constitue qu'une bulle auditive rudimentaire. Cette conformation apparaît comme l'aboutissement extrême d'une tendance évolutive poursuivie par divers paléothériidés et notamment par *Plagiolophus*. D'autre part, le moulage endocrânien révèle une gyrencéphalie relativement élevée pour un mammifère paléogène. La crête lambdoïde proéminente indique une musculature nuchale puissante et un port de tête abaissé. Par suite, on suppose que l'animal vivait dans un milieu relativement ouvert, aux dépens d'une végétation plutôt coriace. Il pourrait en conséquence avoir été pourvu d'une dentition de type "plagiolophoïde", semi-hypsodonte et recouverte de ciment coronaire.

## ABSTRACT

A rear skull from the Quercy Phosphorites is described. It documents a new perissodactyl genus, likely assignable to the family Palaeotheriidae and probably paleogene of age. Owing to the lack of any tooth, this family assignment remains however somewhat hypothetical. The specimen is firstly characterised by the presence of a wide epitympanic sinus swelling and hollowing the squamosal shell and the post-glenoid process. This cavity might make up a peculiar pattern of improvement for the hearing apparatus by carrying out a kind of drum near the middle ear, whereas the bony tympanic remains barely bulged and forms but a few developed auditory bulla. This pattern appears an outcome of a trend observed with many palaeotheriids, such as *Plagiolophus*. Furthermore, the endocranial cast shows a rather high degree of gyrencephaly for a paleogene mammal. The prominent lambdoidal crest points out a powerful nape musculature and a lowered head bearing. Consequently, it is assumed that such an animal was probably living in somewhat open places, at the expense of rather tough vegetables. It might have been accordingly provided with a semi-hypsodont, cement covered, "plagiolophoid" dentition.

## ZUSAMMENFASSUNG

Anhand eines Hinterhauptfragmentes wird eine neue Gattung paläogener Perissodactylen beschrieben, die wahrscheinlich zur Familie der Palaeotheriidae gehört. Da die Bezahnung fehlt, muß die Frage der Familienzugehörigkeit jedoch offen bleiben. Das Tier ist hauptsächlich durch einen weiten Sinus epitympanicus gekennzeichnet. Infolgedessen sind die Squama temporalis aufgebläht und der Processus postglenoideus hohl. Dieser Hohlraum könnte das Hörvermögen verbessert haben, indem er aufgrund seiner Nähe zum Mittelohr als Lautverstärker gewirkt hätte. Andererseits war das knöcherne Tympanicum nur wenig aufgewölbt, so daß die Bulla auditiva nur rudimentär entwickelt war. Diese Konstruktion scheint das Endergebnis einer bei verschiedenen Palaeotheriidae, insbesondere bei , zu beobachtenden Entwicklung zu bilden. Der Gehirnanbau zeigt für ein paläogenes Säugetier eine ziemlich ausgeprägte Rindenfurchung. Am äußeren Schädel weist eine prominente Crista nuchalis auf eine kräftige Nackenmuskulatur und eine abgesenkte Haltung des Kopfes hin. Deshalb ist anzunehmen, daß dieses Tier wahrscheinlich in einer relativ offenen Landschaft lebte und sich dort von ziemlich hartfaserigen Pflanzen ernährte. Dementsprechend könnte das Tier mit einer "plagiolophiden", relativ hypsodonten, und mit Kronenzement bedeckten Bezahnung ausgestattet gewesen sein.

## INTRODUCTION

Le Naturhistorisches Museum de Bâle possède une portion de crâne sans dents (QuC-1003), quelque peu énigmatique, provenant d'anciennes récoltes dans les Phosphorites du Quercy. Lors de ses recherches sur les encéphales d'ongulés fossiles, Leonard Radinsky l'avait remarqué et l'avait attribué, avec quelque hésitation, au genre *Plagiolophus* (Radinsky, *in litt.*) en raison de la ressemblance de son moulage endocrânien avec celui d'un *P. minor* (Remy 1978). Ce spécimen méritait une étude plus approfondie, dont je donne ici le résultat, et qui m'a convaincu qu'il s'agissait du représentant d'un genre inconnu de périssodactyle.

La pièce est peu déformée; la paroi osseuse a été réclinée du côté gauche de la boîte crânienne par Leonard Radinsky (avec l'accord de B. Engesser) pour dégager le moulage endocrânien naturel au niveau du télencéphale.

Ce remplissage est constitué d'une argile rouge dans laquelle sont noyés des cristaux de calcite et quelques pisolithes ferrugineux. Dans les zones où ce sédiment n'a pas pénétré, le vide a été partiellement comblé par une masse compacte de gros cristaux de calcite.

Un examen en tomодensitométrie numérisée a été réalisé, qui a permis de disposer de 40 coupes transversales de la moitié postérieure de la pièce et de 40 coupes sensiblement horizontales (inclinaison de 20° env. par rapport au plan basicrânien). Les irrégularités de radio-opacité de l'os et des masses de remplissage ainsi que la présence de zones partiellement dépourvues de tout contenu minéral ont interdit une reconstitution en 3D par ordinateur des structures internes, qui ont dû, par suite, être recherchées plan par plan.

## DESCRIPTION

### **Voûte crânienne et parois latérales**

La forme générale du crâne est peu spécialisée, le sommet légèrement convexe, non relevé à l'arrière. En vue dorsale, la boîte crânienne est allongée et relativement étroite. Le rétrécissement post-orbitaire est mal défini; il se situe à plus de 10 mm en arrière de l'apophyse post-orbitaire (non conservée). Le bombement au niveau de l'encéphale est faible; il est débordé à l'arrière et ventralement par une importante boursoufflure de l'écaille du squamosal qui surplombe la région du méat auditif externe.

Les deux crêtes frontales se réunissent assez antérieurement à l'aplomb de la suture fronto-pariétale et de l'arrière de la fosse temporale pour former une crête sagittale peu élevée. La protubérance occipitale externe est au contraire particulièrement puissante et la crête lambdoïde déborde fortement vers l'arrière le sommet de la face postérieure du crâne. Ses prolongements ventraux sont beaucoup moins proéminents et la crête temporale est interrompue au niveau de la boursoufflure du squamosal.

A partir du point de jonction des crêtes frontales, la suture fronto-pariétale est

orientée ventralement en direction du rétrécissement post-orbitaire. La suture squamoso-pariétale, globalement convexe dorsalement, est située assez haut. La partie antérieure du pariétal manque, mais il y avait probablement une connexion pariéto-alisphénoïde séparant le frontal du squamosal. Des pertuis vasculaires d'assez grande taille débouchent à l'arrière du bombé crânien, de part et d'autre de la suture squamoso-pariétale.

La limite postérieure du squamosal suit la crête mastoïdienne, prolongement ventral de la crête lambdoïde. Une bande étroite de mastoïde, assez semblable à celle qu'on observe chez le tapir, est exposée entre squamosal et exoccipital; il ne semble pas qu'elle se soit prolongée jusqu'au processus jugulaire. A sa partie inférieure s'ouvre le gros foramen mastoïdien prolongé ventralement par une gouttière.

### **Base du crâne**

L'axe osseux de la base du crâne est relativement étroit et peu épais, élargi seulement dans sa partie postérieure. Sa face ventrale est très convexe dans le plan frontal, sa face endocrânienne légèrement concave, comme on peut l'observer sur les coupes au scanner.

On ne trouve pas trace d'une éventuelle crête ptérygoïdienne, le sphénoïde étant broyé dans sa partie antérieure; plusieurs orifices sont visibles à l'avant; le délabrement de l'os les a rendus dissymétriques de part et d'autre du crâne, et ils sont de ce fait difficiles à interpréter; on note cependant la présence d'un canal de l'alisphénoïde.

La surface ventrale du squamosal est conservée pour l'essentiel des deux côtés du crâne. Le condyle est oblique en avant vers l'extérieur, peu relevé dorso-latéralement, et concave dans le plan frontal. Sa portion interne est mal définie, aplatie, et bute contre l'apophyse post-glénoïde; latéralement, le condyle devient de plus en plus convexe dans le plan sagittal et très proéminent en vue latérale. La cavité glénoïde est une surface fortement concave, ouverte latéralement.

L'apophyse post-glénoïde est extrêmement volumineuse, globuleuse, de forme grossièrement hémisphérique; sur sa paroi antérieure, on note la présence d'une surface articulaire semi-circulaire, un peu oblique postéro-ventralement, qui prolonge la partie postéro-interne du condyle. On ne voit pas de foramen post-glénoïdien.

Une fracture montre un évidement complet de cette apophyse. Le scanner a permis de préciser l'extension de cette vacuolisation qui présente en gros la même morphologie, de chaque côté du crâne, quoique avec une certaine asymétrie de détail (pl. 1, fig. 2 à 5; pl. 2, fig. 5-6). La boursoflure de l'écaille du squamosal signalée plus haut correspond à une loge principale dorsale, surplombant le méat auditif et l'apophyse post-glénoïde; cette loge communique: à l'avant avec la loge inférieure évidant l'apophyse, dont elle est séparée par une cloison partielle, et à l'arrière par un conduit tubulaire avec le toit du méat auditif; il ne semble pas que ces cavités soient en relations avec les foramens du sommet crânien.

Le processus jugulaire est assez gros, de section losangique à grand axe transversal. En vue latérale, il est parallèle au bord postérieur de l'apophyse post-glénoïde. L'extrémité est brisée des deux côtés du crâne. Au niveau de la fracture, les

sutures sont peu discernables; mais une longue apophyse post-tympanique du squamosal constitue la paroi antéro-externe de ce processus, apparemment accolée à l'apophyse paroccipitale, sans interposition d'un prolongement mastoïdien. Les condyles occipitaux sont plus hauts que larges et un peu inclinés dorso-antérieurement.

Le hiatus pétro-sphénoïdal est largement ouvert. Les échancrures carotidienne et ovale sont très indentées et séparées par une étroite baguette osseuse conservée à gauche. Le hiatus est délimité à l'arrière par le sommet antérieur arrondi du promontoire, où se distingue un relief (le relief de la cochlée?) souligné par un léger sillon antérieur. Le reste du pétreux, dont l'obliquité dorso-latérale est assez marquée, est peu accessible des deux côtés du crâne, en grande partie caché par le tympanique. L'affrontement petro-basioccipital semble avoir été long, ne laissant place à l'arrière qu'à un trou déchiré postérieur assez petit.

Le tympanique est une production osseuse peu renflée; son extension lui donne cependant l'aspect d'une véritable bulle auditive. Sa surface ventrale est irrégulière. Le côté antéro-externe est cannelé par un profond sillon qui semble avoir communiqué avec la cavité de l'oreille moyenne et correspond sans doute à la scissure de Glaser où passe la corde du tympan. Une très fine apophyse aplatie latéralement et destinée à l'insertion des péristaphylins (processus styloforme) pointe à l'avant. Le tympanique se prolonge latéralement en gouttière pour canaliser ventralement le méat auditif externe. On ne peut donc pas apercevoir l'ouverture d'un éventuel recessus épitympanique, pas plus que la communication avec la cavité du squamosal décrite plus haut. Le bord interne du tympanique se raccorde au pétreux à une faible distance du basi-occipital. Une échancrure postéro-latérale donne passage au tympano-hyal, petite baguette de section ovoïde (3,5 x 3 mm) très courte. Le foramen stylo-mastoïdien s'ouvre derrière et médianement à cette apophyse, entre pétreux et tympanique.

### **Moulage endocrânien et degré d'encéphalisation**

L'ablation de la paroi osseuse a mis au jour toute la face externe et dorsale du télencéphale gauche (pl. 1, fig. 1; pl. 2, fig. 1, 3). Les coupes au scanner permettent d'autre part de retrouver (avec quelque incertitude en certains endroits) les contours de la partie postérieure, non dégagée, du cerveau. Le télencéphale présente un indice de largeur ( $l \times 100 / L$ ) de 93 et un indice de hauteur ( $H \times 100 / L$ ) de 71. Le tracé complet de l'encéphale, réalisé dans deux plans orthogonaux, fournit aussi une possibilité d'estimer son volume total (E), à partir de la méthode dite du cylindre équivalent (Jerison 1973) ( $E = SS'\pi/4L$ , formule dans laquelle S et S' sont les surfaces en plan et en coupe et L la longueur totale).

On obtient dans le cas présent un volume de 56,3 ou 57,7 cm<sup>3</sup> selon que l'on prend en compte ou non les lobes olfactifs (tab.1). (A noter que paradoxalement l'évaluation la plus faible est obtenue avec ces lobes; cela résulte du fait que dans ce cas, les largeurs moyennes sont minorées par suite de l'étroitesse de cette zone antérieure).

Pour apprécier le degré d'encéphalisation auquel correspond ce volume cérébral, on ne dispose ici que d'une seule donnée représentative de la stature générale: c'est la surface du foramen magnum. Radinsky (1967) a montré que cette surface était

étroitement corrélée avec le poids du corps. Sur un échantillonnage de 164 espèces actuelles d'insectivores, rongeurs, prosimiens, artiodactyles, carnivores et singes, il a été établi par ailleurs (1976a) que le volume moyen du cerveau était relié à la surface du foramen magnum (A) par l'équation  $E = 22,4 A^{1,48}$ . Le degré d'encéphalisation (EQA) est, par suite, le rapport entre le volume cérébral d'un individu donné et son volume théorique calculé d'après cette formule. Pour notre spécimen on obtient ainsi un EQA de 0,79 ou 0,80.

### *Morphologie externe du télencéphale*

L'encéphale (pl. 1, fig. 1) offre une certaine similitude avec celui de *Plagiolophus minor* (Remy 1978); les deux spécimens, qui ont des dimensions très voisines, présentent en commun: un neopallium débordant latéralement le rhinencéphale avec des scissures rhinales relativement basses; des lobes olfactifs appliqués contre le neopallium, mais entièrement découverts; des lobes frontaux relativement larges en vue dorsale; des circonvolutions présentant globalement la même organisation (sillons longitudinaux à l'arrière, préférentiellement transversaux dans la région frontale) et dénotant un degré de gyrencéphalie assez avancé pour un mammifère paléogène.

Cependant des différences notables se remarquent. QuC-1003 présente quelques traits apparemment archaïques: le lobe frontal est moins haut, avec une zone préfrontale moins développée, et il déborde moins le rhinencéphale latéralement; les circonvolutions sont dans l'ensemble moins profondément marquées et moins boursouflées; celles de la région frontale sont moins compliquées et, de ce fait, plus larges.

A l'opposé, les scissures rhinales sont plus accentuées avec un angle un peu plus fermé; le neopallium descend davantage sur le rhinencéphale (il occupe 2/3 de la hauteur totale contre seulement 62% chez *P. minor*); il déborde davantage le lobe pyriforme, ce qui laisse supposer un certain degré d'operculisisation à ce niveau. D'autre part, la netteté du sillon postéro-externe inciterait à l'attribuer à la suprasylvia; en conséquence, le gyrus sous-jacent serait le gyrus arcuatus II et il y aurait donc également une operculisation de la région sylviennne; dans cette hypothèse, le gyrus arcuatus III (entre suprasylvia et s. lateralis) serait relativement très large.

Pour le reste, le sulcus cruciatus, reconnaissable à son prolongement jusqu'à la face interne de l'encéphale, est profondément creusé. Quoique situé plus en arrière, un sillon transversal joignant latéral et suprasylvia pourrait être le sulcus ansatus.

## DISCUSSION

L'existence d'une vaste cavité, fermée dorsalement, au-dessus et en avant du méat auditif externe est une des originalités du crâne QuC-1003. Son développement aux dépens exclusifs du squamosal en fait une forme particulière de sinus épitympanique. Les sinus épitympaniques représentent en effet des cavités accessoires de l'oreille moyenne, débouchant dans la bulle auditive, mais généralement distinctes du recessus

épitympanique (atticus, aditus ad antrum) ("epitympanic sinus" in Cifelli 1982) qui est situé normalement entre périotique et squamosal, ou des excavations plus ou moins vastes de l'écaille du squamosal ("epitympanic sinus" in Court 1992) destinées au passage des vaisseaux temporaux superficiels observés entre autres chez les Proboscidiens (Tassy 1981), chez les Embrithopodes (Court *o.c.*) et chez certains Périssodactyles (*Tapirus*). Le développement des sinus épitympaniques proprement dits et leur localisation sont variables. Coombs et Coombs (1982) en signalent chez certains Artiodactyles éocènes. D'après Van der Klaauw (1931), les Périssodactyles actuels, qui possèdent un recessus épitympanique bien développé, n'ont pas de sinus épitympanique. Quand il est présent, le sinus peut intéresser la mastoïde comme chez les Rongeurs ou le squamosal comme chez les Hyracoïdes ou les Toxodontes; chez ces derniers, la pneumatisation se fait principalement aux dépens de l'apophyse post-tympanique. Chez les Hyracoïdes au contraire (*Procavia*), c'est l'écaille du squamosal et l'apophyse post-glénoïde qui sont gonflées et évidées (Van der Klaauw *o.c.*). La grande cavité au toit du méat auditif externe de QuC-1003 constitue donc une forme particulière de sinus épitympanique d'un type analogue.

Il ne s'agit pourtant que d'une convergence. Il ne saurait être question en effet de rapporter ce crâne à un Hyracoïde: sa datation exacte est certes inconnue car les anciennes collections du Quercy regroupent des fossiles d'âges différents, mais essentiellement compris entre l'Éocène moyen-supérieur et l'Oligocène supérieur. Or les Hyracoïdes n'apparaissent en Europe qu'au Miocène moyen. En outre, ces animaux présentent divers caractères crâniens incompatibles: ils ont un foramen ovale distinct, sont amastoïdiens, habituellement dépourvus de foramens vasculaires au niveau de la suture squamoso-pariétale, de crêtes lambdoïdes puissantes et d'une longue apophyse post-tympanique du squamosal (Novacek 1986, Fischer 1989).

La présence d'un vaste hiatus pétro-sphénoïdal sans foramen ovale distinct est un caractère essentiel qui différencie également le crâne QuC-1003 d'un crâne d'artiodactyle ou de carnivore paléogène. Ces derniers ont en outre un plissement moins complexe, essentiellement longitudinal, du télencéphale et une forme générale de celui-ci moins élargie en avant (Dechaseaux 1961, 1969, Radinsky 1977).

L'encéphale de QuC-1003 se rapproche au contraire d'un encéphale de Périssodactyle. Comme je l'avais déjà fait remarquer pour *P. minor* (Remy 1978), ce type de morphologie rappelle celui des Equidés, et plus précisément des Equidés oligocènes, *Meshippus* ou *Miohippus* (Edinger 1948).

Le coefficient d'encéphalisation (EQA) de 0,79 à 0,80 est à rapprocher de celui d'un cheval: 1,16 (Remy *o.c.*). Mais pour les périssodactyles on ne dispose pas d'autres données bien établies, fondées sur la surface du foramen magnum, mais seulement de coefficients calculés à partir d'estimations de poids corporel (EQ). Ces deux types d'indices devraient être théoriquement similaires chez une même espèce; en fait, Radinsky a observé quelques discordances entre eux; ou bien la relation surface du foramen / poids peut être différente chez les espèces fossiles et actuelles, ou bien les estimations de poids des fossiles sont parfois faussées (Radinsky 1976a). Quoiqu'il en soit, rappelons les valeurs de EQ établies chez les périssodactyles: *Hyracotherium*, 0,47; *Meshippus*, 0,77; *Equus*, 0,95 à 1,09 (Radinsky 1976b), tandis que rhinocéros et tapirs se cantonnent autour de 0,50 à 0,60. L'indice de *Plagiolophus*, calculé de

manière très indirecte, devait être compris entre 0,75 et 1,05 (Remy *o.c.*). En dépit des légères distorsions éventuelles entre EQA et EQ, on peut donc estimer que l'indice d'encéphalisation de QuC-1003 se positionnerait plutôt dans les normes des équoidés que dans celles des cératomorphes.

Une grande variété de Cératomorphes envahissent, il est vrai, l'Europe occidentale après la "Grande Coupure" à la base de l'Oligocène; mais ce sont pour la plupart des animaux de grande taille. En outre, les Chalicotherioidea, les Brontotherioidea et la plupart des Rhinocerotoida ont conservé un foramen ovale distinct (du moins jusqu'à l'Oligocène pour ces derniers) (Edinger & Kitts 1954, Reshetov 1979). Les Chalicothères ont habituellement une apophyse post-glénoïde aplatie transversalement. Rhinocerotoida et Tapiroida ont un encéphale particulièrement large et haut, plus large et plus haut que notre spécimen (Edinger 1929, Friant 1943); à défaut de données concernant les Tapiroida fossiles, on note en outre que chez *Tapirus*, le sulcus cruciatus n'apparaît pas sur la face dorsale du télencéphale (Friant *o.c.*). Les dimensions modestes de QuC-1003 et ses caractéristiques morphologiques, notamment son indice d'encéphalisation relativement élevé et sa gyrencéphalie assez avancée pour un mammifère paléogène rendent finalement très probable son appartenance à la superfamille des Equoidea.

Dans le contexte paléogéographique, on pourrait donc être en présence d'un palaeothériidé, comme le suggérerait aussi l'existence d'une vacuolisation intra-squamosale. Un recessus intra-squamosal est constamment observé en effet, lorsque le matériel s'y prête, sur les crânes de palaeothériidés, du moins à partir de l'Éocène supérieur (Remy 1992); il semble avoir pris un développement de plus en plus grand au cours du temps. Toutefois, aucune des formes décrites jusqu'à maintenant ne présente une apophyse post-glénoïde aussi massive, un développement aussi caractérisé du sinus épitympanique et une vraie bulle auditive.

Deux espèces de *Palaeotherium* seulement sont connues pour posséder des annexes tympaniques ossifiées, *P. crassum* et *P. muehlbergi* (Remy 1992: 156); mais chez ces animaux ce ne sont que des formations peu développées, non pneumatisées, simples soutiens pour les muscles péristaphylins; alors qu'ici, la canalisation du méat auditif est complète et une excavation du tympanique est amorcée qui amplifie légèrement le volume de l'oreille moyenne. Par ailleurs chez *Palaeotherium*, la région faciale post-orbitaire est beaucoup plus allongée et l'axe osseux basicrânien plus épais. De *Pseudopalaeotherium*, on ne connaît que le museau, mais la morphologie dentaire étroitement apparentée à celle de *Palaeotherium* laisse supposer que la région faciale post-orbitaire était également beaucoup plus développée que sur le crâne QuC-1003.

Chez *Plagiolophus*, le recessus creusé à la base de l'apophyse post-glénoïde peut être vaste (*P. ministri*); mais sur aucun spécimen cette cavitation du squamosal n'entraîne de boursouffure externe et l'apophyse n'est jamais aussi globuleuse.

De même, les genres *Paraplagiolophus*, *Metaplagiolophus*, *Leptolophus*, *Cantabrotherium*, *Franzenium* ainsi que la plupart des Pachynolophinae sont dépourvus de structures aussi dérivées, pour autant que l'on sache.

Par contre une ressemblance est indéniable avec un crâne d'*Anchilophus depereti* du Castrais (inédit) chez qui un sinus épitympanique évide totalement l'apophyse post-

glénoïde, qui est en outre très globuleuse. Mais chez cet animal l'arrière crâne est proportionnellement plus court, il n'y a pas d'enflure du squamosal, pas de tympanique ossifié (malgré la présence d'un tympano-hyal recourbé qui l'aurait retenu en place); enfin la réunion des crêtes frontales se fait beaucoup plus en arrière (à peu près au niveau du méat auditif).

Il apparaît finalement que le spécimen QuC-1003 appartient à un genre encore inconnu, à rapporter vraisemblablement à la famille des Palaeotheriidae.

**La grande taille du sinus épitympanique chez cet animal représenterait ainsi l'aboutissement extrême de la tendance, observée chez les paléothériidés, à une pneumatisation du squamosal. On peut penser que ce sinus a constitué un dispositif d'amplification des sons en créant une caisse de résonance au voisinage du tympan,** alors que par ailleurs ces animaux n'ont jamais développé mieux qu'une bulle auditive rudimentaire. Cette particularité hautement dérivée impliquerait un âge tardif dans l'histoire de la famille et donc probablement un âge oligocène.

Par ailleurs, on sait que la présence d'une crête occipitale externe proéminente augmente la puissance des muscles nuchaux en raccourcissant le bras de levier entre l'occiput et l'origine de cette musculature (Lucas et Sobus 1989); le surplomb de cette crête est corrélée avec un port de tête incliné vers le sol et avec un mode alimentaire de pâture ("grazing") (Heissig 1989) qui nécessite de puissants mouvements de relèvement de la tête pour arracher la végétation du sol.

La puissance de la crête lambdoïde, rapprochée de la modernisation particulière des annexes de l'audition, conduit à imaginer un animal vivant dans un milieu assez ouvert, aux dépens d'une végétation plutôt coriace, comme ce devait être souvent le cas dans le contexte de refroidissement et d'aridification de l'environnement en Europe occidentale à l'Oligocène, mis en évidence par de nombreux travaux (par exemple, Legendre 1989, Legendre *et al.* 1991, Berggren et Prothero 1992).

Pour répondre à ces contraintes alimentaires, un tel animal devait être pourvu en conséquence d'une dentition relativement hypsodonte, probablement recouverte de ciment coronaire, une dentition vraisemblablement voisine de celle d'un *Plagiolophus*, le genre qui, de tous les paléothériidés, a le mieux résisté à ces conditions de vie détériorées.

En l'absence de la région faciale et surtout de toute la dentition, l'attribution familiale du crâne QuC-1003 demeure toutefois quelque peu hypothétique et la création d'un nouveau taxon inopportune. On attend la découverte d'autres spécimens... pourvus de leurs dents!

#### REMERCIEMENTS

Je remercie bien vivement le Dr B. Engesser du Naturhistorisches Museum de Bâle, qui a bien voulu me confier le spécimen pour étude et le Pr. Lopez du Centre Hospitalier Universitaire de Nîmes qui a aimablement accepté de réaliser les tomodontométries.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BERGGREN, W.A. & PROTHERO, D.R., 1992. — Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution: an Overview. In: *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. D. R. PROTHERO & W. A. BERGGREN ed., Princeton, Princeton University Press: 1-24.
- CIFELLI, R. L., 1982. — The petrosal structure of *Hyopsodus* with respect to that of some other ungulates, and its phylogenetic implications. *J. Paleont.*, 56 (3): 795-805, 3 fig.
- COOMBS, M.C. & COOMBS, W.P., 1982. — Anatomy of the ear region of four eocene Artiodactyls: *Gobiohyus*, ?*Helohyus*, *Diacodexis* and *Homacodon*. *J. Vert. Paleont.*, 2 (2): 219-236, 4 fig.
- COURT, N., 1992. — The skull of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and the higher order interrelationships of Ungulates. *Palaeovertebrata*, 22 (1): 1-43, 4 fig., 7 pl.
- DECHASEAUX, C., 1961. — Encéphales d'Artiodactyles fossiles. In: *Traité de Paléontologie*. J. PIVETEAU éd., VI-1: 1085-1104.
- DECHASEAUX, C., 1969. — Moulages endocrâniens d'artiodactyles primitifs. *Ann. Paléont. (Vert.)*, 5: 195-248.
- EDINGER, T., 1929. — Die fossilen Gehirne. *Ergebn. Anat. Entw.-gesch.*, 28: 1-249.
- EDINGER, T., 1948. — Evolution of the horse brain. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 25: 1-177, 24 fig., 4 pl.
- EDINGER, T. & KITTS, D. B., 1954. — The Foramen Ovale. *Evolution*, (8): 389-404, 4 fig.
- FISCHER, M. S., 1989. — 4. Hyracoids, the sister-group of Perissodactyls. In: *The Evolution of Perissodactyls*. D. R. PROTHERO & R. M. SCHOCH ed., New York, Oxford, Oxford University Press: 37-56, 5 fig.
- FRIANT, M., 1943. — Le télencéphale des Tapiridés. *Anthropolog. Anzeiger*, (94): 26-41, 6 fig.
- HEISSIG, K., 1989. — 21. The Rhinocerotidae. In: *The Evolution of Perissodactyls*. D. R. PROTHERO & R. M. SCHOCH ed., New York, Oxford, Oxford University Press: 399-417, 4 fig.
- JERISON, H. J., 1973. — *Evolution of the brain and intelligence*. New York, London, Academic Press.
- KLAUW, C. J. van der, 1931. — On the Auditory Bulla in some Fossil Mammals, with a General Introduction to this Region of the Skull. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 62 (1): 1-352, 18 fig.
- LEGENDRE, S., 1989. — Les communautés de mammifères du Paléogène (Éocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. *Münchner Geowiss. Abh.*, A (16): 1-110.
- LEGENDRE, S., CROCHET, J.-Y., GODINOT, M., HARTENBERGER, J.-L., MARANDAT, B., REMY, J.A., SIGÉ, B., SUDRE, J. & VIANEY-LIAUD, M., 1991. — Évolution de la diversité des faunes de mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP 11 à MP 30). *Bull. Soc. géol. France*, 162, 5: 867-874.
- LUCAS, S. G. & SOBUS, J. C., 1989. — 19. The Systematics of Indricotheres. In: *The Evolution of Perissodactyls*. PROTHERO, D. R. & SCHOCH, R. M., ed., New York, Oxford, Oxford University Press: 358-378, 9 fig.
- NOVACEK, M. J., 1986. — The skull of Leptictid Insectivorans and the higher-level Classification of Eutherian Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 183 (1): 1-112, 35 fig., 4 tab.
- RADINSKY, L. B., 1967. — Relative brain size: a new measure. *Science*, 155 (3764): 836-838.
- RADINSKY, L. B., 1976a. — The brain of *Mesonyx*, a middle Eocene mesonychid condylarth. *Fieldiana Geol.*, 33 (18): 323-337.
- RADINSKY, L. B., 1976b. — Oldest horse brains: more advanced than previously reported. *Science*, 194 (4265): 626-627.

RADINSKY, L. B., 1977. — Brains of early carnivores. *Paleobiology*, 3: 333-349, 7 fig.

REMY, J. A., 1978. — Description d'un moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* (Palaeotheriidae, Perissodactyla). *Mém. Trav. Ec. Prat. Htes Et.*, 3ème Section, 5: 17 p., 2 fig., 1 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*, 21 (3-4): 103-224, 40 fig., 15 pl.

RESHETOV, V. Y., 1979. — Early Tertiary Tapiroidea of Mongolia and the USSR (en russe). *Trans. joint Soviet-Mongolian Paleont. Exped.* B. A. TROFIMOV ed., Moscow, 11: 1-144, 38 fig., 31 tab., 5 pl.

TASSY, P., 1981. — Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dar el Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria MCKENNA 1975. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, sér. 4 (C3): 87-147.

|                                                                                                                                                                                                                                                            |                                              |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------|
| Largeur minimale de la boîte crânienne (au niveau du rétrécissement post-orbitaire)                                                                                                                                                                        | 33 mm                                        |
| Longueur de la fosse temporale (LFT) (1)                                                                                                                                                                                                                   | 101 mm                                       |
| Longueur basale du neurocrâne (LBNC) (1)                                                                                                                                                                                                                   | 83 mm                                        |
| Volume de l'encéphale<br>Évaluation d'après la formule du cylindre équivalent: $SS'\pi/4L$ (2)<br>sans les lobes olfactifs: $22,6 \times 23,4 \times \pi / (4 \times 7,2) =$<br>avec les lobes olfactifs: $23,9 \times 24,9 \times \pi / (4 \times 8,3) =$ | 57,7 cm <sup>2</sup><br>56,3 cm <sup>2</sup> |
| Surface du foramen magnum                                                                                                                                                                                                                                  | 2,19 cm <sup>2</sup>                         |
| Indice d'encéphalisation (d'après les formules $E_{calc.} = 22,4 A^{1,48}$ et $EQA = E_{mes.} / E_{calc.}$ ) (3)                                                                                                                                           | 0,79 à 0,80                                  |

Tableau 1. — Mensurations du crâne QuC-1003.  
 (1) définition in Remy 1992.  
 (2) Jerison 1973.  
 (3) Radinsky 1967, 1976a.

## LEGENDES DES PLANCHES

### PLANCHE 1

Le crâne QuC-1003. Contours de l'encéphale et des sinus épitympaniques.

#### Abréviations:

**an**: sulcus ansatus; **apg**: apophyse post-glénoïde; **bo**: basi-occipital; **com**: communication entre les 2 loges du sinus; **cr**: sulcus cruciatus; **ecl**: s. ectolateralis; **enl**: s. endolateralis; **h**: rebord antérieur du hiatus pétro-occipital; **la**: sulcus lateralis; **li**: loge inférieure ou ventrale du sinus épitympanique; **ls**: loge supérieure ou dorsale; **mae**: méat auditif externe; **pj**: processus jugulaire; **prs**: presylvia; **pss**: pseudosylvia; **r**: ouverture du sinus au toit du méat auditif; **ra**: scissure rhinale antérieure; **rp**: s. rhinale postérieure; **se**: sinus épitympanique; **ssa**: suprasylvia (partie antérieure); **ssp**: suprasylvia (partie postérieure); **t**: tympanique.

Figure 1.— Contours de l'encéphale. a) en vue dorsale. b) en vue latérale. c) section du foramen magnum.

Figure 2.— Section latérale gauche du crâne avec le tracé du sinus épitympanique en surimpression sur les contours de l'encéphale.

Figure 3.— id. section latérale droite.

Figure 4.— Section ventrale du crâne avec le tracé des sinus épitympaniques supposés sectionnés au niveau des apophyses post-glénoïdes. L'ouverture **r** des sinus est cachée sur la pièce par les tympaniques dont seul le bord interne est indiqué ici.

Figure 5.— Sections des sinus en coupe frontale (alignées à gauche sur les coupes 22-24 et à droite sur 18-20).

### PLANCHE 2

Le crâne des Phosphorites du Quercy QuC-1003. Les échelles représentent 2 cm.

#### Abréviations:

**apg**: apophyse post-glénoïde; **eo**: échancrure ovale; **fc**: foramen condylien; **fg**: fissure de Glaser; **fj**: trou déchiré postérieur; **fsm**: foramen stylo-mastoïdien; **li**: loge inférieure ou ventrale du sinus épitympanique; **ls**: loge supérieure ou dorsale; **mae**: méat auditif externe; **pj**: processus jugulaire; **pst**: processus styloforme; **t**: tympanique; **th**: tympano-hyal.

Figures 1 à 4.— *Stéréophotographies*.

Fig. 1.— Vues dorsales.

Fig. 2.— Vues ventrales.

Fig. 3.— Vues latérales gauches.

Fig. 4.— Vues ventrales de la région auditive.

Figures 5 et 6.— *Coupes scanner*. Deux coupes présentées à titre d'exemple pour illustrer l'hétérogénéité du remplissage minéral.

Fig. 5.— Coupe subhorizontale (image 83). La loge supérieure du sinus épitympanique est visible du côté droit.

Fig. 6.— Coupe frontale (image 24). On voit à gauche les deux loges du sinus épitympanique sectionnées à l'aplomb de l'apophyse post-glénoïde; à droite seulement la partie distale de la loge supérieure, au-dessus du méat auditif externe.



