

ETUDE DU CRANE  
DE *PACHYNOLOPHUS LAVOCATI* N. SP.  
(PERISSODACTYLA, PALAEOOTHERIIDAE)  
DES PHOSPHORITES DU QUERCY

par

Jean-Albert REMY

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français) .....	46
Introduction .....	47
Dents et systématique .....	48
Discussion .....	48
Description du crâne .....	58
Région faciale .....	58
Région orbitaire .....	60
Boîte crânienne .....	64
Mandibule .....	69
Synthèse et discussion .....	69
Conclusions .....	75
Bibliographie .....	77
Planches .....	hors-texte

*Palaeovertebrata*, Montpellier, 1972, 5 : 45-78, 14 fig., 5 pl.

(Accepté le 5 juin 1971; publié le 15 février 1972)

## RÉSUMÉ

Le genre *Pachynolophus*, un des plus mal connus des Palaeotheriidae, regroupe les formes brachyodontes à prémolaires réduites et non molarisées et à molaires supérieures dépourvues de mésostyle. Des caractères quantitatifs (divers indices de surface et d'allongement des dents) tout en attestant une étroite parenté avec *Hyracotherium*, permettent une meilleure différenciation du genre, confirment son découpage spécifique et permettent d'y distinguer trois lignées.

Le crâne de Memerlein est pris pour type d'une nouvelle espèce, *P. lavocati* dont la denture est extrêmement caractérisée par sa lophodontie, la forte réduction des prémolaires et l'effacement des cingulums. Cette caractérisation atteste un âge tardif qui prolonge l'existence du genre jusqu'au voisinage de la limite Eocène-Oligocène.

Comparé aux deux seuls crânes connus d'espèces apparentées (*Hyracotherium vulpiceps* et *Pachynolophus livinierensis*), celui de Memerlein se distingue par des caractères progressifs affectant différentes régions mais plus particulièrement la boîte crânienne, sans qu'on puisse dissocier dans cette évolution la part qui revient à une différenciation systématique. La modernisation se traduit par un important accroissement de taille de la boîte crânienne, principalement dans la région frontale, le développement du massif facial avec un déplacement en avant de la série dentaire et une plus grande spécialisation de l'appareil masticatoire; cette évolution parallèle l'histoire des Equidae du Tertiaire ancien d'Amérique du Nord mais certaines particularités, forme de l'alisphénoïde, présence d'un trou frontal antérieur, structure de l'apophyse paroccipitale, témoignent de l'indépendance des formes européennes.

Die Gattung *Pachynolophus*, eine der am wenigsten bekannten von den Palaeotheriiden, gruppiert die brachyodonten Formen, die reduzierte und nicht molarisierte Praemolaren haben und deren obere Molaren ohne Mesostyl sind. Quantitative Merkmale (verschiedene Flächen- und Zahn-Verlängerungs Indizes), obgleich sie eine enge Verwandtschaft mit *Hyracotherium* aufzeigen, erlauben eine bessere Differenzierung der Gattung, bestätigen seine Artaufspaltung und ermöglichen drei Entwicklungsreihen zu unterscheiden.

Der Schädel von Memerlein ist als Typus einer neuer Art, *P. lavocati*, aufgestellt, dessen Gebiss gekennzeichnet ist durch seine Lophodontie, die starke Reduktion der Praemolaren und das Verwischen der Zingula. Diese Charakterisierung bezeugt ein hohes Alter, das die Lebensdauer dieser Gattung bis in die Nähe der Eozän-Oligozän Grenze verlängert.

Verglichen mit den beiden einzig bekannten Schädeln verwandter Arten (*Hyracotherium vulpiceps* und *Pachynolophus livinierensis*) unterscheidet sich derjenige von Memerlein durch fortschrittliche Merkmale, die verschiedene Regionen, aber besonders die Schädelkapsel erfassen, ohne dass man in dieser Entwicklung den Anteil hervorheben könnte, der zu einer systematischen Differenzierung führte. Die Modernisierung äussert sich durch eine beträchtliche Vergrößerung der Hirnschale, besonders in der Stirn-Gegend, durch die Entwicklung des Gesichts mit einer Verschiebung der Zahn-reihe nach vorn und durch eine grössere Spezialisierung des Gebisses; diese Evolution verläuft parallel mit derjenige der Equidae des Nord-Amerikanischen Alt-tertiärs, aber einige Merkmale, wie die Form des Alisphenoids, die Anwesenheit eines vorderen Foramen frontalis, die Struktur der Paroccipitalen Apophyse, bezeugen die Unhängigkeit der europäischen Formen.

The genus *Pachynolophus*, one of the poorest known of the Palaeotheriidae, includes the brachyodont forms with reduced and non-molariform premolars and with upper molars lacking a mesostyle. Quantitative characters (divers surface indications and elongation of the teeth), while demonstrating a close relationship to *Hyracotherium*, permit a better differentiation of the genus, confirm its specific splitting, and permit the distinction of three lineages.

The skull from Memerlein is taken as the type of a new species, *P. lavocati*, of which the dentition is extremely characterized by its lophodonty, the strong reduction of the premolars and the reduction of the cingula. This characterization testifies to a late age which extends the existence of the genus quite near to the Eocene-Oligocene limit.

Compared with the only two skulls known of related species (*Hyracotherium vulpiceps* and *Pachynolophus livinierensis*), that from Memerlein is distinguished by progressive characters affecting different regions but most particularly the braincase; it is not possible, however, to isolate within this evolution the part which leads to a systematic differentiation. Modernization is translated by a considerable increase in size of the braincase, principally in the frontal region, a development of the facial region with anterior displacement of the dental series and a greater specialization of the masticatory apparatus; this evolution parallels the history of the Equidae of the North American early Tertiary, but certain particularities, the form of the alisphenoid, the presence of an anterior frontal foramen, and the structure of the paroccipital apophysis, testifies to the independence of the European forms.

## INTRODUCTION

Le crâne étudié ici provient de Memerlein, localité des Phosphorites du Quercy, et fait partie de la collection Rossignol conservée au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (sous le numéro d'inventaire 1893-11). Bien que mentionné par Earle dès 1896 (1), puis par Stehlin en 1905, il n'avait jamais fait l'objet d'une description. M. René Lavocat a bien voulu demander à M. le Professeur Lehman de m'en confier l'étude et je leur exprime, à ce propos, mes plus vifs remerciements (2).

Cette pièce était presque totalement engagée dans un bloc d'argile rouge et blanche à rares petits pisolithes de fer, fortement consolidée par des travées de calcite finement cristallisée. Seuls apparaissaient le côté droit et la face supérieure de la boîte crânienne, la région occipitale et les dents jugales; la partie antérieure du museau et la mandibule manquaient. Le crâne ayant été fortement écrasé lors de sa fossilisation, on constatait une dissociation et une fragmentation de la plupart des os.

Toutefois, la rareté des crânes de *Pachynolophus*, un seul autre spécimen ayant été décrit à ce jour (*P. livinierensis* SAVAGE, RUSSELL et LOUIS, 1965), justifiait un dégagement complet de cette pièce, aussi mutilée soit-elle, d'autant que le faible déplacement relatif des fragments osseux laissait espérer la découverte de l'autre face du crâne. Ce dégagement, effectué à l'aide d'une pointe d'acier, m'a effectivement permis d'atteindre la face latérale gauche de la tête malheureusement plaquée contre son homologue et tout aussi disloquée.

En contraste avec cette extrême fragmentation, l'os n'a subi aucune érosion chimique ou mécanique, si bien que les sutures sont généralement reconnaissables, le relief des os et les contours des foramens particulièrement nets. En tenant compte du déplacement des débris osseux, et par recoupements entre les détails observés sur les deux versants de la pièce, j'ai pu, de ce fait, retrouver la plupart des relations ostéologiques et tenter une reconstitution du crâne.

J'ai veillé à faire une distinction explicite, dans la description ci-dessous, entre les caractères, morphologiques ou autres, établis avec certitude et ceux que la dislocation du spécimen rend plus ou moins douteux.

(1) Earle signale la présence dans la même collection d'une mandibule qui serait à rapporter à la même espèce; elle est aujourd'hui introuvable.

(2) Je tiens également à remercier M. David et M. Mein de la Faculté des Sciences de Lyon pour m'avoir autorisé à emprunter le crâne de la Livinière, mentionné ci-après, qui a constitué un précieux terme de comparaison pour cette étude.

## DENTS ET SYSTEMATIQUE

Il subsiste de la denture, à droite les sept dents jugales, à gauche les quatre dernières. Ce sont des dents relativement très lophodontes : les cônes internes et les conules, à peine distingués par un léger sillon, même sur les M<sup>3</sup> non abrasées, forment des crêtes transversales qui rejoignent la face interne de l'ectolophe entre parastyle et paracône d'une part, entre paracône et métacône d'autre part. L'ectolophe est relativement plat et transformé en crête malgré la persistance d'une certaine bunodontie surtout au niveau du paracône. Il n'y a pas de mésostyle si l'on fait abstraction d'un minuscule repli médian de l'ectolophe, à proximité immédiate du bord libre, particularité signalée également chez *P. garimondi* REMY, qu'on retrouve chez d'autres formes à molaires réputées « sans mésostyle », telles qu'*Anchilophus dumasi* GERVAIS et de fait très différente du large plissement de l'ectolophe observé chez *Propalaeotherium*, *Plagiolophus* et *Palaeotherium*.

Quoique brachyodontes, les dents de l'animal de Memerlein sont nettement moins basses que celles d'un *Hyracotherium*. Par rapport à la plupart, des *Pachynolophus*, l'ectolophe plus vertical semble également traduire une tendance à un accroissement de hauteur des couronnes.

Les bourrelets cingulaires sont presque absents des faces labiale et palatine : à peine subsiste-t-il un fin liseré discontinu du côté externe et limité du côté interne au débouché de la vallée médiane.

Au niveau des prémolaires, la lophodontie se manifeste par la présence d'une crête en V, relativement haute, unissant le protocône au parastyle et au métacône. On n'observe pas trace d'hypocône, mais la zone interne de ces dents est élargie de part et d'autre de la crête en V : malgré leur petite taille, elles sont relativement carrées. P<sup>3</sup> se distingue par une surface un peu réduite et une moindre différenciation du métacône; sur P<sup>2</sup>, celui-ci est indistinct mais une crête en V bien développée donne à cette dent une structure presque identique à celle des deux dernières prémolaires. P<sup>1</sup> est une petite dent unicuspidée, mais biradiculée, à large talon postéro-interne; son usure en atteste la valeur fonctionnelle et suggère qu'il pourrait s'agir d'une dent de lait.

## DISCUSSION.

L'ensemble de ces caractères dentaires : brachyodontie, hétéroodontie, absence de mésostyle sur les molaires supérieures, faiblesse des cingulum, correspond à la diagnose du genre *Pachynolophus* POMEL (3).

(3) Genre qu'à la suite de Simpson (1945) j'inclus avec les autres descendants des Equoidea de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur d'Europe occidentale (cf. Remy, 1967). d'*Hyracotherium* dans une famille des Palaeotheriidae *sensu lato* regroupant l'ensemble

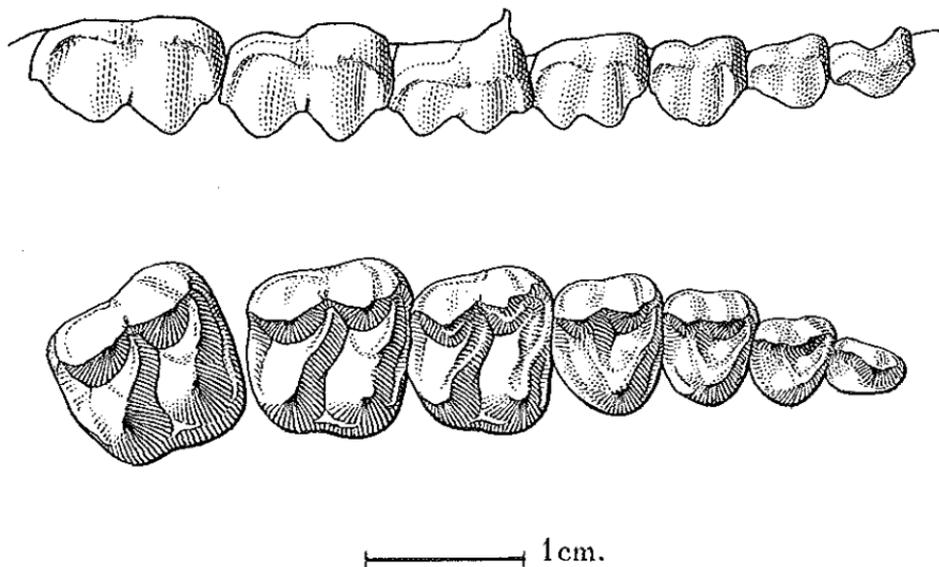


FIG. 1. — *Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11.  
Dents jugales supérieures droites.

La validité de ce genre, au sujet duquel a régné longtemps la plus grande confusion, avait toutefois été remise en question par C. Forster Cooper (1932) qui considérait comme pratiquement impossible de distinguer morphologiquement *Hyracotherium*, *Propachynolophus* et *Pachynolophus*. Les espèces de l'Eocène moyen et supérieur rangées sous ce dernier taxon présentent en effet des caractères archaïques, sont mal connues, principalement par des dents isolées, et définies souvent sur des spécimens peu représentatifs. Les détails morphologiques utilisés pour la systématique ne permettent ni de suivre l'évolution du groupe, ni de différencier les lignées, à défaut de connaissance de leur variabilité.

Pour mieux situer l'animal de Memerlein, j'ai donc tenté une nouvelle approche systématique de ces formes à partir de l'étude de caractères quantitatifs qui, en faisant intervenir la notion de variabilité, permettent de se faire une idée de la valeur de données établies même sur des spécimens peu nombreux ou isolés. Je n'ai fait entrer en ligne de compte que les dents jugales supérieures : comme souvent chez les Equoidea (voir par exemple Stehlin, 1938), les dents inférieures sont peu caractéristiques et donc mal utilisables en systématique; le champ de la variabilité individuelle y recouvre souvent trop largement la variabilité interspécifique. Au surplus, dans le cas du crâne de Memerlein, on ne dispose que des dents supérieures.

Parmi les caractères qui semblent avoir une valeur adaptative, j'ai relevé la surface globale des dents jugales et la répartition de la surface masticatoire selon les différentes dents de l'arcade. J'ai retenu comme paramètres représentatifs, d'une part la surface totale des trois molaires ( $S_{3M}$ ), d'autre part les indices de surface de la  $M^3$  par rapport à la  $M^1$  :

$$\left( \frac{100 S_M^3}{S_M^4} \right)$$

et des prémolaires par rapport aux molaires :

$$\left( \frac{100 S_P^4}{S_{3M}} \text{ et } \frac{100 S_{P^3+P^4}}{S_{3M}} \right)$$

L'allongement transversal des dents fournit également un bon critère de différenciation des lignées; son expression quantitative est ici un indice d'allongement de  $P^4$ , la dent la plus caractéristique à cet égard, soit  $100 \lambda/\Lambda$  (voir légende, tab. 2).

Ces paramètres, sauf le dernier, obligent à ne faire entrer en ligne de compte que des séries dentaires, au moins les trois molaires, à l'exclusion de dents isolées; le nombre de spécimens disponibles se trouve de ce fait encore réduit, mais cet inconvénient est compensé par la bonne différenciation des données obtenues.

Les représentants des divers *Pachynolophus* ont ainsi été comparés aux *Hyracotherium* européens et aux *Propachynolophus*. *Pachynolophus prevosti* GERVAIS, espèce invalidée par Savage *et alt.* (1965) a été écartée; d'ailleurs le seul maxillaire supérieur rapporté à cette espèce (par Depéret) est aujourd'hui introuvable.

Les mesures de surface ont été effectuées à l'aide d'un planimètre compensateur d'après des dessins des dents exécutés à la chambre claire au grossissement  $\times 6$  (Hartenberger, 1969). Les diamètres ont été mesurés dans les mêmes conditions que pour la faune de Fons 1 (Remy, 1967).

Les données obtenues ont été reportées sur des graphiques comportant une échelle des temps établie d'après la chronologie relative des gisements considérés. A défaut de travailler sur des populations, j'ai cherché à objectiver les variations possibles autour des valeurs observées; j'ai donc figuré une amplitude de variations de  $\pm 10\%$  correspondant à un intervalle de confiance de  $90\%$  ( $\pm 1,65 \sigma$ ) pour un coefficient de variabilité de 6, valeur acceptable avec ce type de paramètre dans ce groupe. L'extrême variabilité souvent invoquée au sujet d'*Hyracotherium* résulte très probablement de confusion d'espèces, comme Simpson (1952) l'avait entrevu. En mesurant des spécimens américains provenant de gisements bien définis, Kitts (1956) arrivait à des coefficients de variation largement inférieurs à 10 et Mac Kenna (1960) partant d'une faune encore mieux localisée dans le temps à un V inférieur à 4. Les mesures de surface effectuées ici correspondant au produit de deux paramètres dont les corrélations ne sont pas connues obligent néanmoins à envisager un coefficient de variabilité plus grand que pour des mesures linéaires. Il faut au surplus noter que, la situation des individus étudiés dans leur population d'origine étant inconnue, l'intervalle de confiance ainsi matérialisé correspond, non pas à la variabilité de cette population, mais aux limites entre lesquelles peut se situer l'axe de symétrie de sa courbe de fréquence.

TABLEAU I  
Surfaces (en cm<sup>2</sup>) et indices de surface des dents jugales supérieures

		$S_{P^3}$	$S_{P^4}$	$S_{M^1}$	$S_{M^2}$	$S_{M^3}$	$S_{SM}$	$\frac{100 S_{P^4}}{S_{SM}}$	$\frac{100 S_{P^3+P^4}}{S_{SM}}$	$\frac{S_{M^3}}{S_{M^1}}$
<i>Hyracotherium leporinum</i> TYPE	BMNH 16336 (1)	0,41	0,50	0,61	0,73	0,68	2,02	24,60	44,68	111
<i>Hyracotherium leporinum</i>	BMNH 21361	0,37	0,49	0,68	0,73	0,65	2,06	23,83	41,99	96
<i>Hyracotherium leporinum</i>	BMNH 38801	0,36	0,49	0,62	0,75	0,62	1,99	24,57	42,45	101
<i>Hyracotherium vulpiceps</i> TYPE	BMNH 10657	0,31	0,42	0,54	0,71	0,50	1,75	24,15	41,92	93
<i>Hyracotherium</i> sp. (Condé-en-Brie)	Coll. Levé (2)	0,39	0,52	0,64	0,91	0,79	2,34	22,01	38,72	124
<i>Hyracotherium</i> cf. <i>cunicidum</i> (Palette)	FSL 2641 (3)		0,24	0,32	0,38	0,34	1,04	23,47		107
<i>Propachynolophus</i> cf. <i>mauldani</i> (Cuis)	FSL 1971			0,63	0,75	0,80	2,18			127
<i>Propachynolophus</i> sp. (Les Salerès)	IPS LS-19-20-21 (4)			0,49	0,63	0,64	1,76			131
<i>Propachynolophus</i> sp. (El Pueyo)	IPS PY-7-8-9			0,63	0,76	0,73	2,11			116
<i>Propachynolophus</i> sp. (Centrale EHNER)	IPS CE-1			0,60	0,75	0,74	2,08			124
<i>Propachynolophus gaudryi</i> (Cuis)	FSL 2096	0,65	0,80	1,29	1,60	1,62	4,51	17,71	32,20	126
<i>Propachynolophus gaudryi</i> (Cuis)	FSL 1960			1,33	1,62	1,74	4,69			131
<i>Propachynolophus gaudryi</i> (Cuis)	FSL 1961			1,43	1,80	1,70	4,93			118
<i>Propachynolophus gaudryi</i> (Cuis)	NHMB TS-83 (5)	0,74	0,90	1,44	1,82	1,89	5,15	17,56	31,96	132
<i>Pachynolophus boixedatensis</i> TYPE	IPS BX-2		0,60	0,81	1,01	1,07	2,90	20,62		132
<i>Pachynolophus duvall</i>	MCZH 5464 (6) (7)	0,34	0,44	0,63	0,75	0,83	2,22	19,81	35,36	133
<i>Pachynolophus liviniensis</i> TYPE	FSL 3083 (8)	0,27	0,38	0,55	0,73	0,82	2,10	18,14	31,14	150
<i>Pachynolophus cesserasicus</i>	FSL 2977 (6)			1,04	1,26	1,32	3,62			127
<i>Pachynolophus garinondi</i> TYPE	UM FI-290 (9)	0,40	0,60	0,83	1,05	1,15	3,04	19,85	33,08	138
<i>Pachynolophus lavocati</i> n. sp. TYPE	MNHN 1893-11 (10)	0,34	0,49	0,82	1,02	1,05	2,88	17,16	28,98	128

(1) Collections British Museum (Natural History), Londres.

(2) Coll. Dr Levé, Beauvais, (Voir Louis, 1966).

(3) Coll. Faculté des Sciences, Lyon.

(4) Coll. Instituto Provincial de Paleontología, Sabadell.

(5) Coll. Naturhistorisches Museum, Bâle.

(6) D'après le dessin publié dans Savage et al., 1965.

(7) Coll. Museum of Comparative Zoology, Harvard.

(8) Les contours des dents ont été rectifiés pour tenir compte approximativement de l'érosion des faces externes.

(9) Coll. Faculté des Sciences, Montpellier.

(10) Coll. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.

TABLEAU 2  
Allongement transversal de P<sup>4</sup>

		$\lambda$	$\Lambda$	$\frac{100 \lambda}{\Lambda}$
<i>Hyracotherium leporinum</i>	BMNH 16336	7,8	8,9	87,7
<i>Hyracotherium leporinum</i>	BMNH 21361	7,7	9,2	83,7
<i>Hyracotherium leporinum</i>	BMNH 38801	7,5	8,7	86,2
<i>Hyracotherium vulpiceps</i>	BMNH 10657	7,2	8,1	88,9
<i>Hyracotherium</i> sp. (Mutigny)	UCMP 65504 (1)	6,5	7,2	90,3
<i>Hyracotherium</i> sp. (Pourcy)	Levé 2-Py (2)	7,4	8,3	89,1
<i>Hyracotherium</i> sp. (Avenay)	UCMP 65512 (3)	6,2	7,1	87,3
<i>Hyracotherium</i> sp. (Condé-en-Brie)	coll. Levé	7,7	8,9	86,6
<i>Hyracotherium cf. cuniculum</i> (Palette)	FSL 2641	5,5	6,1	90,2
<i>Propachynolophus maldani</i>	UCMP 64948 (4)	7,2	9,0	80,0
<i>Propachynolophus</i> sp. (Les Salerès)	IPS LS-15	7,1	8,1	87,7
<i>Propachynolophus</i> sp. (El Pueyo)	IPS PY-6	7,2	8,1	88,9
<i>Propachynolophus</i> sp. (Cuis)	MNHN AT-2 0021	8,9	10,2	87,3
<i>Propachynolophus gaudryi</i>	FSL 2096	9,8	12,0	81,7
<i>Propachynolophus gaudryi</i>	NHMB TS-83	10,5	13,0	80,8
<i>Propachynolophus gaudryi</i>	FSL 6385	9,6	11,6	82,8
<i>Propachynolophus gaudryi</i>	Louis 31-GR (5)	11,0	13,7	80,3
<i>Pachynolophus boixedatensis</i>	IPS BX-2	8,6	9,9	86,9
<i>Pachynolophus duvali</i>	MNHN MP-15	7,8	9,0	86,7
<i>Pachynolophus livinierensis</i>	FSL 3083	6,7	8,9	75,4
<i>Pachynolophus cesserasicus</i>	FSL 2977	9,3	11,8	78,8
<i>Pachynolophus cayluxi</i>	MNHN MP-43	10,2	13,2	77,3
<i>Pachynolophus garimondi</i>	UM FI-290	8,7	9,7	89,7
<i>Pachynolophus lavocati</i>	MNHN 1893-11	8,1	8,9	91,1

En raison de la forme variée et souvent dissymétrique de cette dent, les mesures longitudinales et transversales par rapport à la rangée dentaire sont difficiles à établir (surtout avec les dents isolées), correspondent mal aux différences morphologiques et sont donc peu comparables. Je leur ai préféré, comme plus objectifs, deux diamètres,  $\lambda$  et  $\Lambda$ , respectivement perpendiculaires et parallèles au protolophe (cf. schéma).

(1) Fig. 2a in Savage et al. 1965.

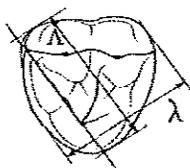
(2) Fig. 3a in Savage et al. 1965.

(3) Fig. 4b in Savage et al. 1965.

(4) Fig. 14c in Savage et al. 1965.

(5) Coll. P. Louis, Reims.

Pour les autres spécimens, voir la légende du tableau 1.



Malgré ces réserves, la convergence des résultats obtenus à l'examen des différents paramètres renforce la sécurité des conclusions avancées. Les graphiques (Fig. 2 à 6) mettent en effet en évidence :

- un gradient de la surface des dents avec une dispersion progressive,
- un gradient de l'indice de surface de  $M^3$ ,
- un gradient de l'indice de surface des prémolaires,
- une dispersion progressive de l'indice de forme de  $P^4$ .

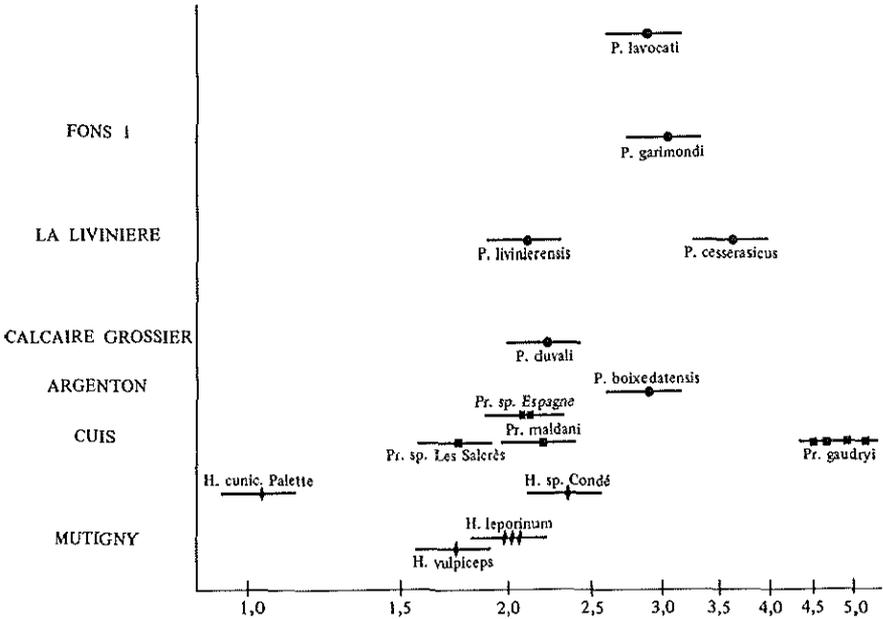


FIG. 2. — Evolution de la surface totale des trois molaires supérieures (en cm<sup>2</sup>).  
Pour la représentation de la variabilité, voir le texte.

Le caractère progressif de ces dérives atteste en premier lieu une étroite parenté entre ces diverses espèces tout en permettant une bonne différenciation des formes évoluées, regroupées sous le vocable générique de *Pachynolophus*, caractérisées par une grande surface relative des dernières molaires et une forte réduction de la région prémolaire, par rapport au groupe des *Hyracontherium* de l'Eocène inférieur, même si la fixation de limites taxonomiques présente nécessairement un aspect conventionnel.

Par contre, l'utilité d'un nom de genre particulier pour les formes intermédiaires de la zone de Cuis paraît moins évidente (mis à part *Propachynolophus gaudryi* LEMOINE). Toutefois, la différenciation morphologique étant peu nette à ce niveau, il serait nécessaire, pour décider de l'opportunité de la conservation de ce taxon, d'envisager une révision d'ensemble, hors de propos ici, englobant tous les genres directement apparentés à *Hyracontherium*.

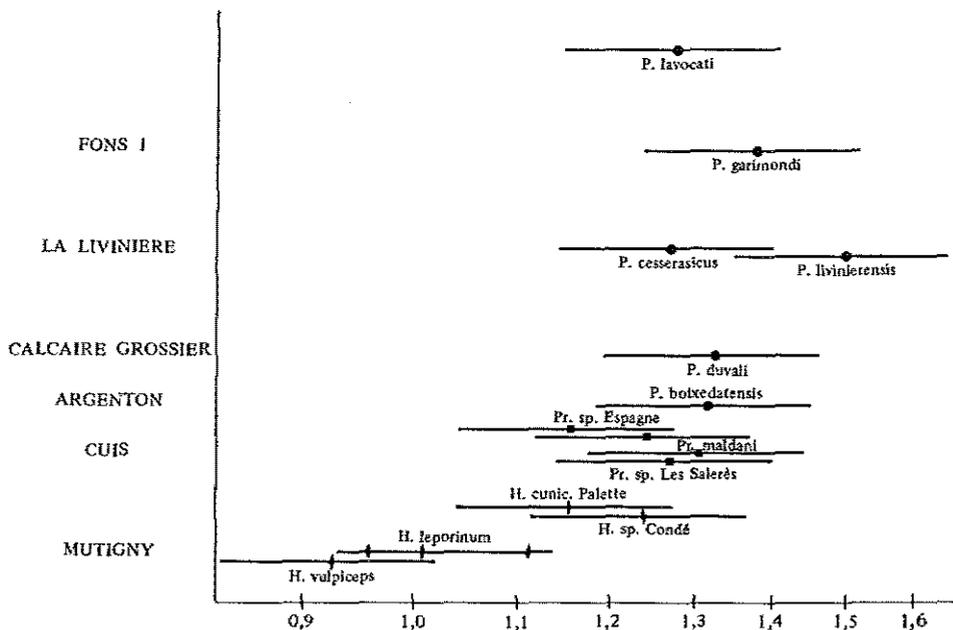


FIG. 3. — Evolution de la surface relative de  $M^3$  par rapport à  $M^1$ .

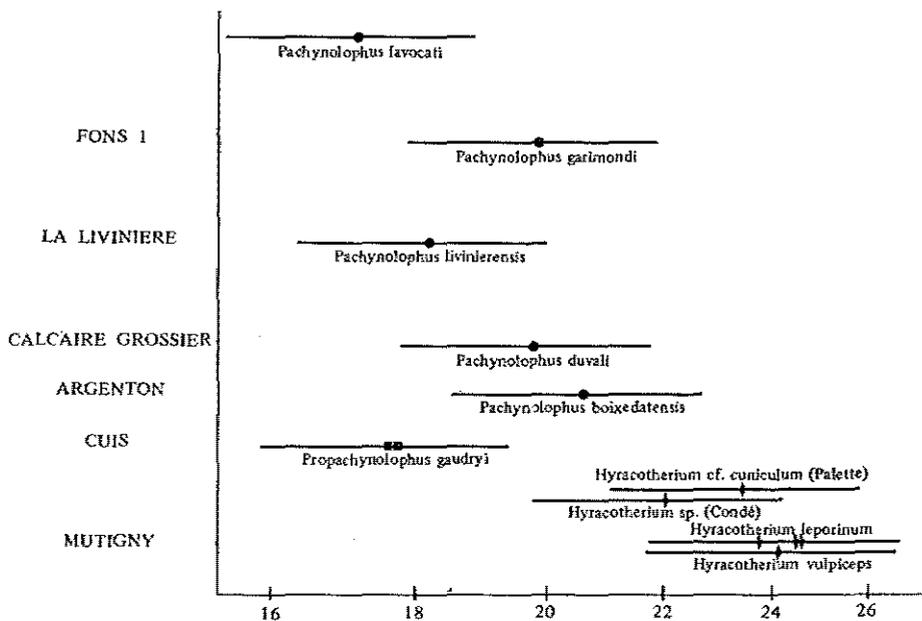


FIG. 4. — Evolution de la surface relative de  $P^4$  par rapport aux 3 M supérieures (en pourcentage).

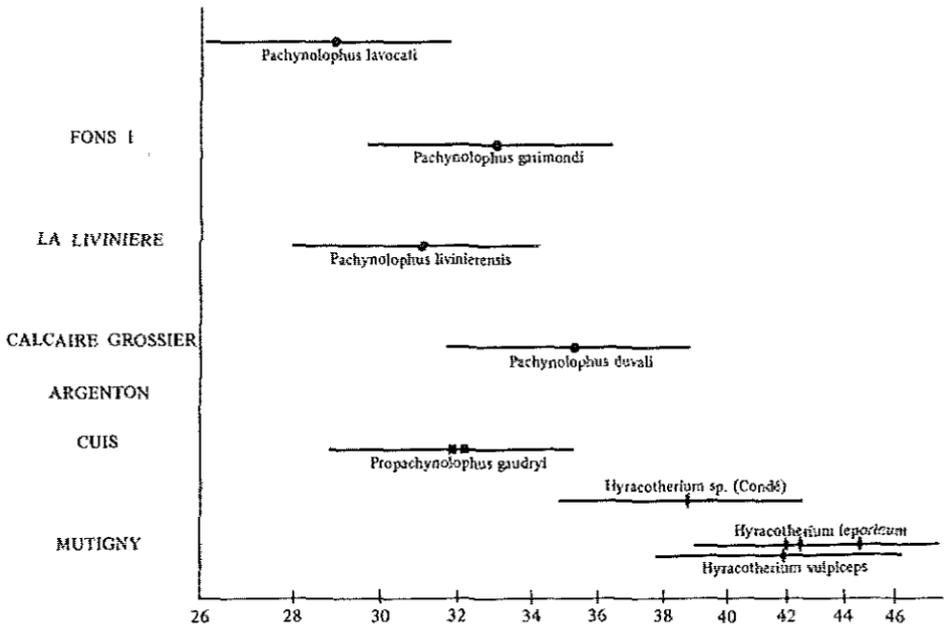


FIG. 5. — Evolution de la surface relative de  $P^3 + P^4$  par rapport aux 3 M supérieures (en pourcentage).

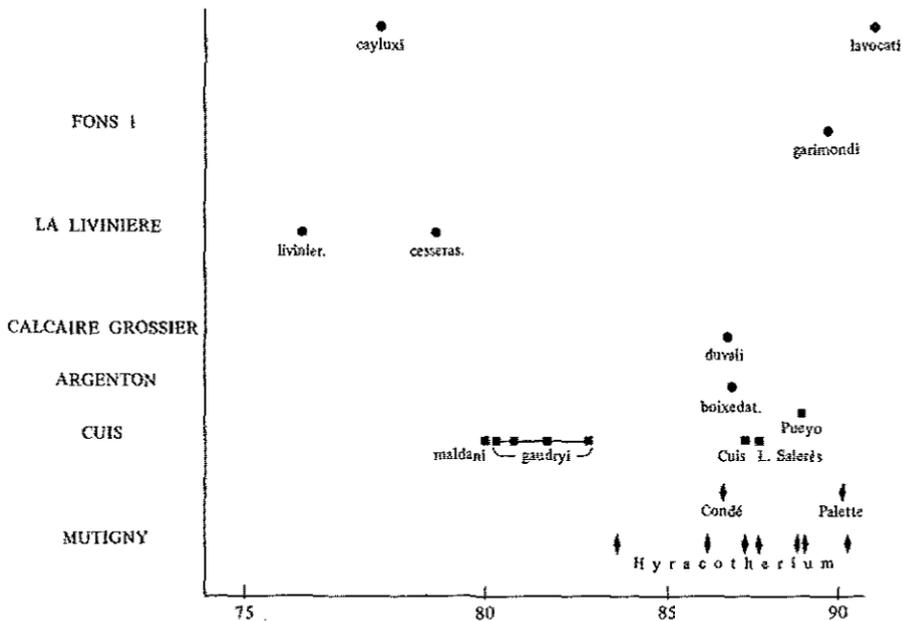


FIG. 6. — Evolution de l'indice de forme de la  $P^4$  (voir texte).

L'individualité du genre *Pachynolophus* au sein de ceux-ci apparaît fondée essentiellement sur l'absence de mésostyle aux molaires supérieures (et par rapport à *Anchilophus*, sur l'hétérodonie). Ce caractère est parfaitement stable, dès l'Eocène moyen dans les quelques populations qui ont pu être rassemblées (voir par exemple Crusafont et Remy, 1970). Même s'il est dénué en soi de toute signification biologique, il constitue donc néanmoins une base valable de classification en regroupant certaines lignées génétiques bien individualisées.

Quant à la validité du découpage spécifique du genre *Pachynolophus*, elle se trouve confirmée par la confrontation des paramètres considérés ici. Ceux-ci, étayés à leur tour par l'observation morphologique, permettent en outre d'identifier — au moins à titre d'hypothèse, compte tenu des réserves énoncées plus haut — plusieurs lignées distinctes qui résultent probablement d'un polyphylétisme originel, entrevu déjà par Stehlin (1905) et attesté par exemple par la cohabitation de deux espèces distinctes dans certains gisements de la base de l'Eocène moyen (Crusafont et Remy, 1970) :

1. — *Hyracotherium* sp. de Condé-en-Brie — *Pachynolophus boixedatensis* CRUSAFONT et REMY — *P. cesserasicus* GERVAIS — *P. cayluxi* (FILHOL).

Lignée caractérisée principalement par une augmentation rapide de taille (avec, dès l'origine, une assez grande hauteur de couronne), l'allongement transversal de la  $P^4$  et la persistance d'une forte bunodontie.

*P. cayluxi* des Phosphorites du Quercy, connu seulement par deux prémolaires supérieures et qui présente une remarquable convergence morphologique avec *Propachynolophus gaudryi* est considéré par Stehlin comme un descendant possible de *P. cesserasicus*; il se situe effectivement bien dans le prolongement de la lignée Condé-Boixedat-Cesseroas, tant par sa taille que par ses caractères morphologiques et en particulier l'indice de forme de  $P^4$ .

2. — *P. duvali* POMEL — *P. livinierensis* SAVAGE, RUSSELL et LOUIS.

*P. livinierensis* est une espèce de petite taille (identique à *Hyracotherium*) caractérisée par une certaine accentuation de la lophodontie, principalement au niveau des ectolophes, la moindre hauteur des dents et surtout l'extrême allongement transversal de  $P^4$  et l'extrême développement de  $M^3$ . La réduction du secteur prémolaire est encore accrue sur le crâne-type par l'absence de  $P^1$ . Même si l'on ne doit pas donner de valeur pathognomonique à cette dernière particularité, qui peut avoir été inconstante, elle témoigne me semble-t-il du peu d'importance des prémolaires antérieures et, corrélativement avec le développement des dernières molaires, d'un déplacement vers l'arrière particulièrement net dans cette lignée, de la zone d'application des forces masticatoires.

*P. duvali* se situe probablement dans l'ascendance du précédent. Toutefois, contrairement à l'opinion de Depéret (1901), les caractères quantitatifs révèlent une nette différenciation des deux espèces.

	Lignée <i>P. cesserasicus</i>	Lignée <i>P. livinierensis</i>	Lignée <i>P. lavocati</i>
Augmentation de taille absolue	++	o	+
Augmentation de hauteur des couronnes	+	o	+
Effacement des cingulum	++	++	+++
Accroissement de la lophodontie	±	+	+++
Augmentation de la surface relative de M <sup>3</sup>	++	+++	++
Molarisation des prémolaires	o	o	±
Réduction de surface des prémolaires	++	++	+++
Allongement transversal de P <sup>4</sup>	++	+++	o

FIG. 7. — Evolution de la morphologie dentaire dans les différentes lignées de *Pachynolophus*.

### 3. — *P. garimondi* REMY — *P. lavocati* n. sp.

Cette lignée qui pourrait également s'enraciner à proximité de *P. duvali* se distingue des précédentes par sa taille intermédiaire, le maximum de lophodontie avec un aplatissement de l'ectolophe particulièrement marqué au niveau du métacône, l'effacement presque complet des cingulum; la P<sup>4</sup> ne montre aucune tendance à un allongement transversal. La réduction de la région prémolaires, maxima dans ce groupe, va de pair, paradoxalement, avec des caractéristiques morphologiques annonciatrices de molarisation : l'élargissement du contour palatin rend ces dents plus carrées, les plus antérieures se compliquent (surtout P<sup>2</sup>). Ces tendances apparemment contradictoires attestent la concurrence de facteurs indépendants dans la morphogénèse de la denture (Butler, 1952; Remy, 1967).

L'animal de Memerlein diffère de *P. garimondi* par des caractères plus accentués qui justifient l'attribution d'un nouveau nom d'espèce : *P. lavocati* (4). Le secteur prémolaires est encore plus réduit, P<sup>4</sup> moins triangulaire et moins allongée et surtout la lophodontie est plus forte : la délimitation des conules est très atténuée, tant sur les molaires que les prémolaires, le métacône conique et bas des prémolaires de *P. garimondi* est remplacé par une crête continue unissant le protocône au métacône. Par contre les dimensions absolues des dents et la surface relative de M<sup>3</sup> sont un peu moindres; mais ces différences trop faibles pour discréditer la filiation proposée peuvent être mises au compte des fluctuations individuelles.

(4) Dédicée à M. René Lavocat, Directeur de Laboratoire à l'École pratique des Hautes Etudes.

La caractérisation de sa denture assigne donc à *P. lavocati* un âge postérieur à celui de *P. garimondi*, espèce originaire d'un horizon un peu plus ancien qu'Euzet (Remy, 1967) (5). Mais on ne peut préciser pour autant, par suite de l'ignorance des taux d'évolution des critères morphologiques utilisés et de leurs limites réelles de variation chez ces deux formes, si *P. lavocati* doit être rapporté à la zone biochronologique d'Euzet ou à un niveau encore plus récent. L'intervalle de temps de l'une à l'autre ne peut cependant pas être très important et l'animal de Memerlein est certainement antérieur à la « Grande Coupure » faunistique de l'Oligocène inférieur (Stehlin, 1909). Il semble ainsi qu'on puisse le situer approximativement au voisinage de la limite Eocène-Oligocène, telle que la conçoit Thaler (1966).

## DESCRIPTION DU CRANE

### 1. — RÉGION FACIALE.

#### A. — Vue externe.

En l'absence des prémaxillaires et des nasaux, la limite antérieure des frontaux paraît correspondre au moins en partie à la suture naso-frontale, sinueuse et quelque peu dissymétrique de droite à gauche; elle dépassait d'au moins un centimètre le rebord interne de l'orbite.

Par rapport à la rangée dentaire, ce rebord paraît aligné sur  $M^2$ , à peu près comme chez *P. livinierensis* alors que chez *Hyracotherium* (Simpson, 1952), l'orbite s'avance jusqu'au niveau de  $M^1$ .

Le lacrymal constitue les 3/5 supérieurs du rebord orbitaire; il présente une face extraorbitaire légèrement concave, très développée, allongée d'arrière en avant et de forme trapézoïdale à petite base antérieure. Le jugal sous-jacent est moins étendu en avant; il présente cependant une large expansion extraorbitaire arrondie qui échancre la frontière inférieure du précédent. Il ne subsiste de la face externe du maxillaire que la région alvéolaire au niveau des dents jugales.

(5) Les Phosphorites du Quercy ont livré des restes de mammifères d'âges divers compris entre la zone de Robiac (Bartonien) et celle de Cournon (Oligocène supérieur). Stehlin (1905) attribuait au Bartonien le crâne de *Pachynolophus* de Memerlein ainsi que *P. cayluxi*, mais seulement en considération du plus récent gisement à *Pachynolophus* reconnu alors, celui de Robiac. Or *P. lavocati* est en fait nettement postérieur à Robiac — on vient de l'établir — et rien ne permet de dater valablement *P. cayluxi*; la présence du genre *Pachynolophus* dans les Phosphorites du Quercy ne doit donc plus être un argument pour faire descendre jusqu'au Bartonien l'âge de ces dépôts.

Par ailleurs, divers mammifères qui seraient contemporains d'Euzet, d'après Depéret qui en a donné la liste (1917), ont été trouvés à Memerlein. Encore que cet âge puisse effectivement convenir à *P. lavocati*, une telle indication n'est d'aucune utilité pour sa datation par suite de l'absence de précisions sur l'origine exacte des fossiles récoltés dans les poches à phosphorite de cette vaste localité, qui pouvaient receler des dépôts de différentes époques.

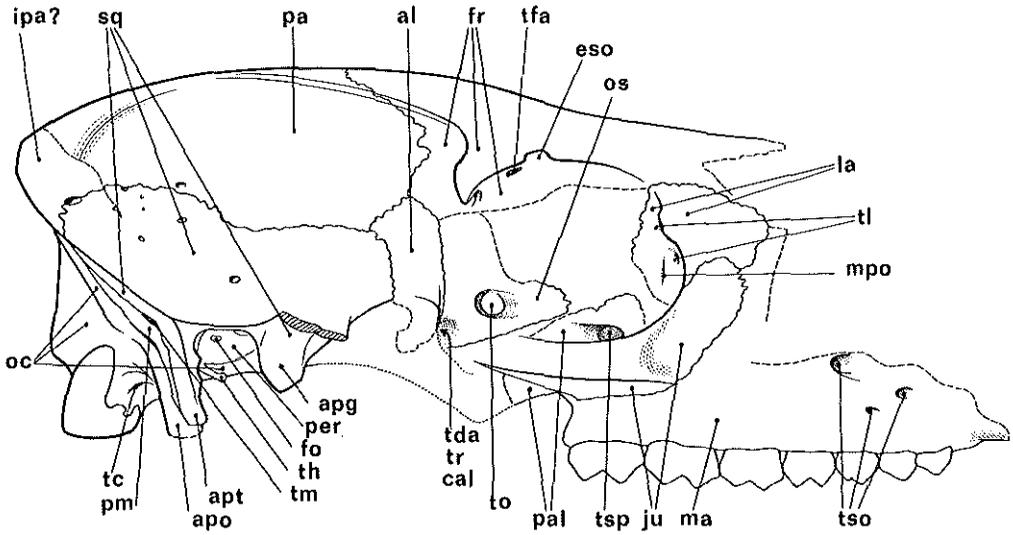


FIG. 8. — *Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11. Profil reconstitué du crâne. Grandeur nature.

----- Limites de fractures; ..... Contours supposés.

al : alisphénoïde; apg : apophyse post-glénoïde; apo : apophyse paroccipitale; apt : apophyse post-tympanique; cal : canal de l'alisphénoïde; cm : canal maxillaire; cpp : canaux post-palatins; eso : échancrure sus-orbitaire; fo : fenêtre ovale; fr : frontal; ipa : interpariétal; ju : jugal; la : lacrymal; ma : maxillaire; mpo : muscle petit oblique; oc : occipital; os : orbitosphénoïde; pa : pariétal; pal : palatin; per : périotique; pm : pars mastoïde du périotique; sq : squamosal; tc : trou condylien; tda : trou déchiré antérieur; tfa : trou frontal antérieur; th : tympano-hyal; tl : trous lacrymaux; tm : trou mastoïde; to : trou optique; tr : trou grand rond; tso : trous sous-orbitaires; tsp : trou sphéno-palatin.

Le zygoma de section quadrangulaire est extrêmement mince (5 mm de largeur dorso-ventralement dans la région jugale, seule conservée). Son bord inféro-externe horizontal et tranchant se poursuit sur le maxillaire au niveau des apex des dents par une crête mousse. La racine du zygoma est creusée sur sa face externe par une concavité nettement délimitée en arrière et qui pourrait correspondre à la fosse malaire des Equidae destinée au muscle releveur de la lèvre supérieure (Gregory, 1920). Cette fosse paraît se fondre en avant dans la dépression latérale du museau, mais la destruction de la partie faciale du maxillaire ne permet pas de déceler l'existence éventuelle d'autres fosses pré-orbitaires. Le rétrécissement maximum du museau se situe au niveau de P<sup>2</sup> comme sur le crâne de la Livinière, au lieu de P<sup>1</sup> chez *Hyracotherium*.

Le rebord postéro-externe du trou sous-orbitaire est aligné sur le paracône de P<sup>4</sup> (perpendiculairement à la rangée dentaire), plus en arrière et un peu plus haut que chez *P. livinierensis* (et *a fortiori* que chez *Hyracotherium*). Mais contrairement à ceux-ci, il est accompagné par deux foramens satellites qui débouchent plus bas et en avant, l'un au-dessus de P<sup>2</sup>, l'autre, très fin, au-dessus de P<sup>3</sup>. Une disposition analogue s'observe chez *P. garimondi* : le foramen principal aboutit sur le type de cette espèce au niveau du bord anté-

rieur de P<sup>1</sup>, peut-être un peu plus près des dents que sur le crâne de Memerlein, et un foramen accessoire débouche encore plus bas, au-dessus de P<sup>3</sup>.

#### B. — Face endobuccale.

Elle est très peu accessible du fait de l'écrasement qui a plaqué les deux séries dentaires l'une contre l'autre. On remarque toutefois en dedans de M<sup>3</sup> un sillon antéro-postérieur qui paraît correspondre au sillon réunissant les deux trous post-palatins chez *P. livinierensis*. Il pourrait donc y avoir, comme chez celui-ci et à peu près dans la même position, deux trous post-palatins.

#### C. — Face endonasale.

Elle est découverte par la disparition de la partie antérieure du museau. Une mince cloison, dont il subsiste quelques traces, oblique d'avant en arrière vers l'intérieur, devait séparer les fosses nasales proprement dites du sinus maxillaire. Insérée sur le versant interne de la voussure du canal maxillaire, cette cloison semble disparaître dans les premiers millimètres antérieurs où devait exister une communication entre les deux cavités.

Le secteur correspondant aux fosses nasales est large et plat, sauf sur la ligne médiane qui se relève en crête aiguë. Les sutures maxillo-palatines se rejoignent à l'aplomb du bord antérieur des M<sup>1</sup> à peu près comme chez les *Hyracotherium* anglais; la limite postérieure du palais n'est pas visible.

Le plancher du sinus maxillaire se présente comme une surface triangulaire à sommet antérieur, surélevée de quelques millimètres par rapport aux fosses nasales par la voussure du canal maxillaire. Ce dernier est de section circulaire dans la partie antérieure. Sur la pièce-type de *P. garimondi*, on peut voir, grâce à la disparition du plancher sinusal, que le canal accessoire s'individualise à l'aplomb de M<sup>1</sup> et s'enfonce ensuite en dedans du canal maxillaire proprement dit. Vers l'arrière, celui-ci s'élargit en s'aplatissant horizontalement.

### 2. — RÉGION ORBITAIRE.

#### A. — Parois antérieures.

Le plancher de l'orbite est constitué par le massif alvéolaire du maxillaire qui participe à la racine de l'arcade zygomatique grâce à une courte apophyse effilée vers l'arrière doublant la face interne du jugal. Sa partie antérieure est creusée par une large gouttière que sa situation fait attribuer au foramen maxillaire. Le maxillaire en constitue les parois inférieure et externe; la trace d'une suture limite à 2 mm environ la participation de cet os à la paroi supérieure de ce canal, côté externe. Immédiatement à l'extérieur, un orifice plus petit, de même orientation, représente sans doute le débouché d'un canal accessoire destiné à l'innervation et à la vascularisation des racines externes des molaires.

La paroi supéro-interne du canal maxillaire se retrouve au niveau de l'angle inféro-externe de la face endo-orbitaire du palatin qu'elle échancre largement. Au-dessus et un peu à l'intérieur, le palatin est perforé par la

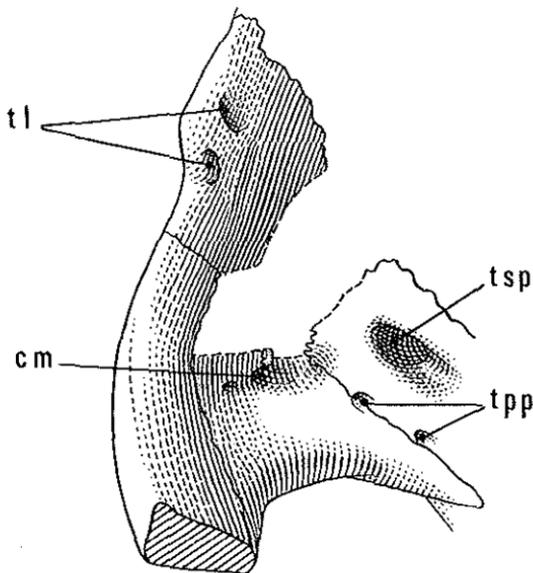


FIG. 9. — Paroi antérieure de l'orbite.

large ouverture du canal sphéno-palatin, lui-même surmonté par la suture fronto-palatine approximativement horizontale. Sous le canal sphéno-palatin, une échancrure à la limite inférieure du fragment palatin paraît correspondre à l'orifice d'un canal post-palatin; il semble que ce soit l'homologue de ce dernier dont on suit le trajet, sur l'autre face du crâne — grâce au délabrement de la paroi antérieure de l'orbite —, à la base de la cloison séparant fosses nasales et sinus, à peu de distance de la suture maxillo-palatine.

Cette configuration de la face endo-orbitaire du palatin reproduit étonnamment celle de *Plagiolophus minor* (d'après un crâne des Phosphorites du Quercy. Description inédite). Chez *P. livinierensis*, on observe quelques différences par rapport à cette disposition: le canal post-palatin débouche plus en arrière dans l'orbite; la distance verticale nettement plus grande entre canal sphéno-palatin et les deux autres foramens en question d'une part, l'orientation plus oblique en bas et en arrière de la suture palato-frontale d'autre part, indiquent une plus grande extension dorsale du palatin dans sa partie antérieure.

Par ailleurs, Savage *et alt.* décrivent chez *P. livinierensis* le foramen maxillaire « bordered dorsally by the lacrimal and medially by the palatine ». La participation du maxillaire sur deux millimètres seulement à la paroi supérieure de ce canal et la limitation du palatin à sa paroi interne, laissent supposer que sur le crâne de Memerlein, le lacrymal participait, de même, à la paroi supérieure du canal maxillaire.

Chez *Hyracotherium*, Simpson attribue au foramen maxillaire un orifice entièrement circonscrit par le palatin; Kitts admet la même localisation inhabituelle, chez les *Hyracotherium* américains et chez *Mesohippus*. Ces déter-

minations sont mises en doute par Savage *et alt.* en raison des étroites relations entre *Hyracotherium* et *Pachynolophus*; l'observation du crâne de Memerlein renforce leur point de vue. Mais l'attribution au canal sphéno-palatin du gros foramen intra-palatin figuré par Simpson sur le crâne d'*Hyracotherium* mettait en question la destination des deux foramens postérieurs à celui-ci : ne s'agirait-il pas de deux canaux post-palatins ? Chez *P. lavocati*, le canal sous-jacent au canal sphéno-palatin est dirigé trop antérieurement pour atteindre le trou post-palatin postérieur de la cavité buccale; on observe d'autre part dans l'orbite, en arrière du précédent, un second foramen bien individualisé parmi les orifices nourriciers de l'os, près de la limite maxillo-palatine; la même disposition apparaît chez *P. liviniensis* : il existait certainement deux canaux post-palatins distincts chez ces animaux. Cette configuration, d'ailleurs courante chez nombre d'espèces se retrouvait donc probablement aussi chez *Hyracotherium*.

Il semble en définitive que la région en question garde une structure fondamentalement identique chez les différentes formes comparées, *P. lavocati* présentant le maximum de ressemblance avec *Hyracotherium* tandis que *P. liviniensis* se distingue par un plus grand développement dorsal du palatin et une plus grande séparation des divers orifices.

La partie supérieure de la face endo-orbitaire du lacrymal est conservée. On reconnaît la suture lacrymo-frontale orientée vers le bas et vers l'arrière à partir de l'angle supéro-interne de l'orbite; il existe deux canaux lacrymaux bien séparés et surplombés par une petite protubérance du rebord orbitaire. Une gouttière peu profonde (8 mm de long sur 3 de large environ), allongée parallèlement au rebord de l'orbite, un peu en dedans et à l'intérieur des foramens lacrymaux, pourrait représenter le logement du muscle petit oblique. Plus à l'intérieur, la concavité du lacrymal s'accroît, mais la partie inférieure de l'os est détruite.

Le toit de l'orbite est constitué par le frontal qui développe une apophyse post-orbitaire de proportions comparables à celle de *P. liviniensis*. Le bord antérieur de cette apophyse présente une profonde échancrure que prolonge sur 5 mm dans l'orbite un léger sillon orienté en arrière et vers l'intérieur jusqu'à un large orifice (unique à gauche, divisé à droite par deux cloisons). Sur le crâne de la Livinière, dépourvu par ailleurs d'échancrure sus-orbitaire, ce trou frontal antérieur, non mentionné par Savage *et alt.*, existe à peu près en même position, quoique avec un diamètre plus faible. La présence d'un autre orifice à l'angle postéro-inférieur du frontal chez *P. liviniensis* exclut toute confusion avec le trou ethmoïdal.

L'emplacement du muscle grand oblique est signalé par une concavité allongée presque sagittalement et médialement par rapport au foramen ci-dessus; des aspérités sus-jacentes pourraient marquer l'insertion de la poulie de réflexion.

## B. — Région sphénoïdale.

Les faces latérales des orbites étant particulièrement désorganisées, il n'a été possible de reconnaître ni la partie postéro-inférieure du frontal, ni le trou ethmoïdal.

L'orbitosphénoïde dont la topographie est assez analogue à celle que Simpson figure chez *Hyracotherium*, est allongé verticalement. Sa limite antérieure paraît située très en avant sous l'apophyse post-orbitaire du frontal; d'abord verticale dans sa partie supérieure, elle oblique plus bas vers l'avant; sa limite inférieure est orientée en bas et en arrière. Immédiatement sus-jacent à celle-ci, le trou optique traverse le crâne de part en part; de chaque côté il présente un rebord postéro-externe aigu et une gouttière antéro-interne, orientée vers l'avant un peu à l'extérieur et qui n'est séparée de son homologue que par une étroite carène osseuse. *Hyracotherium* et *P. livinierensis* présentent, semble-t-il, la même disposition. Latéralement par rapport au trou optique, l'angle postéro-inférieur de l'orbitosphénoïde devient concave et affecte la forme d'une gouttière correspondant à la paroi supéro-interne du trou déchiré antérieur.

La portion de l'alisphénoïde sus-jacente aux foramens peut être décrite comme un rectangle allongé verticalement. Son bord supérieur convexe dépasse l'orbitosphénoïde et atteint presque le toit de l'orbite; il s'engrène avec le frontal et le pariétal. Les sutures squamosale et orbitosphénoïdale paraissent à peu près verticales. Ni Simpson (1952) ni Kitts (1956) ne décrivent la forme de l'alisphénoïde chez *Hyracotherium*; chez *P. livinierensis*, Savage et al. donnent un schéma différent à cette région: l'alisphénoïde n'a qu'une faible extension verticale, c'est l'orbitosphénoïde qui atteint le pariétal et sépare frontal et squamosal. Toutefois cette disposition me paraît suspecte en raison de la médiocre lisibilité du crâne de la Livinière (malgré l'excellente conservation de sa forme extérieure, les sutures y sont mal discernables au milieu d'un quadrillage de fragments osseux corrodés).

Trois profondes gouttières échancrent, chez *P. lavocati* le rebord inférieur du fragment en question de l'alisphénoïde. La plus antérieure, surmontée par une suture, correspond sans ambiguïté à la paroi postéro-externe du trou déchiré antérieur, les deux autres au trou grand rond et à l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde. La crête aiguë, habituelle chez les Périssodactyles, plus accentuée ici que chez *P. livinierensis*, déborde le canal alisphénoïde qu'elle devait cacher en vue latérale; avant de s'estomper, à mi-hauteur de l'orbite, elle émet une ramification horizontale qui dépasse en arrière la suture squamosale. Une autre crête verticale moins proéminente et plus courte sépare le trou déchiré antérieur du trou grand rond; la moitié supérieure de ces orifices étant seulement conservée, on ne peut affirmer qu'ils aient été indépendants sur toute leur hauteur, mais la présence de cette crête rend bien improbable une fusion vers le bas.

Cette disposition est conforme à celle des Equidae, de *Meshippus* et *Equus*. Edinger (1948) décrit une suite analogue de foramens dans le fond de l'orbite chez *Hyracotherium*; mais Simpson (1952) réfute l'interprétation de cet auteur et conclut que le trou optique est l'antépénultième de la série, point de vue confirmé par Kitts (1956) d'après la forme caractéristique de cet orifice qui perfore le crâne de part en part; le foramen le plus antérieur du crâne étudié par Edinger serait alors le trou ethmoïdal, et il n'y aurait que deux foramens postérieurs au trou optique. Le crâne de la Livinière en présentant cette même disposition contribue à accréditer l'opinion de Simpson et Kitts. A moins d'admettre la disparition accidentelle du foramen le plus extérieur

sur tous les crânes en cause, hypothèse bien improbable, il semble donc que *P. lavocati* se sépare sur ce point de ses plus proches voisins.

### 3. — BOITE CRANIENNE.

#### A. — Voûte et paroi postérieure.

En vue supérieure le frontal, relativement large, est modérément convexe dans sa moitié postérieure. La suture fronto-pariétale se situe 1 cm 1/2 en arrière des apophyses post-orbitaires, celles-ci plus massives et moins dégagées, vues sous cet angle, que chez *P. livinierensis*; leurs bords postérieurs se prolongent en de faibles crêtes post-orbitaires dédoublées, très incurvées vers l'arrière et s'unissant sur la ligne médiane à l'aplomb du méat auditif externe. Le contour antérieur de la boîte crânienne, bien conservé, est convexe avec une constriction post-orbitaire peu marquée. L'animal de la Livinière présente d'importantes différences dans cette région : plus accentuées, les crêtes post-orbitaires se rejoignent devant la suture fronto-pariétale; la face supérieure et les parois latérales des frontaux sont moins renflées, enfin le diamètre minimum du crâne derrière les apophyses post-orbitaires est beaucoup plus faible (23 mm au lieu de 40).

Sur le crâne de Memerlein, la crête sagittale, courte et peu proéminente dessine une courbe convexe; sa partie postérieure, la plus relevée, ne dépasse que de 5 mm la courbe des pariétaux.

Le diamètre maximum de la boîte crânienne ne peut être évalué avec certitude, mais il paraît hors de doute qu'elle surplombait en grande partie la cavité glénoïde et l'apophyse post-glénoïde, contrairement à *P. livinierensis* chez qui ce diamètre se profile à l'intérieur de la cavité glénoïde.

La crête lambdaïde est très accentuée et tournée vers l'arrière. Chez *P. livinierensis*, Savage et al. la considèrent comme formée dans sa partie supérieure par un large interpariétal, comme chez le cheval. On retrouve ici, dans une situation analogue, mais se prolongeant sur le squamosal, une discontinuité dont je n'ai pu déterminer s'il s'agissait d'une suture ou d'un trait de fracture accidentel.

La suture pariéto-squamosale entourée d'un bouquet de foramens vasculaires reproduit la même disposition que chez *P. livinierensis*. En face du squamosal, la crête lambdaïde perd de son relief et s'élargit progressivement vers le bas en mettant à découvert une étroite *pars mastoïde* du périotique pincée entre son rebord squamosal et son rebord occipital et échancrée sur son versant antérieur par un large foramen mastoïde. Cette crête ainsi dédoublée se prolonge ventralement en une forte apophyse paroccipitale dirigée vers l'avant dont la longueur totale est inconnue (car brisée au-delà de 8 mm) et qui résulte de l'accroissement de l'apophyse post-tympanique du squamosal et de l'apophyse paroccipitale proprement dite de l'exoccipital réunies par le prolongement de la *pars mastoïde*. Squamosal et mastoïde ne devaient pas atteindre l'extrême pointe de l'apophyse, mais, la mastoïde étant entièrement évincée du bord antérieur, le squamosal acquiert un nouveau contact avec l'occipital près de cette extrémité; il se pourrait même que l'exposition de la

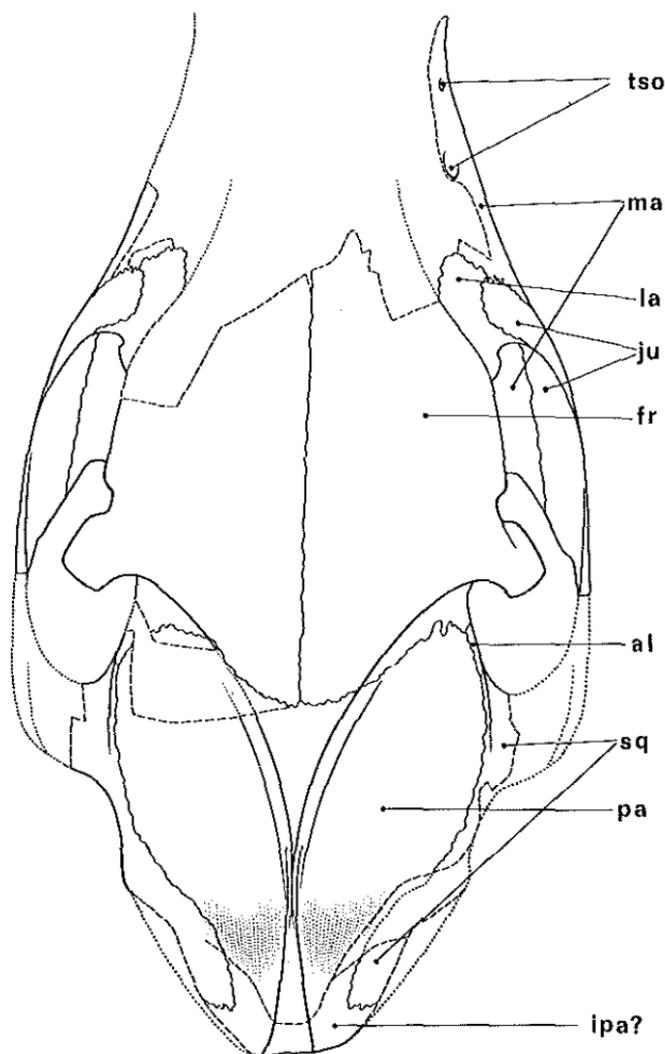


FIG. 10. — *Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11.  
 Vue dorsale reconstituée du crâne. Grandeur nature. (Voir légende Fig. 8).

mastoïde sur la face externe de l'apophyse ne soit due qu'aux déformations *post mortem* subies par le crâne, auquel cas le contact squamosal-occipital se serait étendu sur toute la longueur de l'apophyse selon une disposition très voisine de celle du tapir.

De toutes façons, la longueur de l'apophyse post-tympanique du squamosal, le contact squamoso-occipital à l'extrémité de l'apophyse paroccipitale excluant la *pars mastoïdea* du bord antérieur de celle-ci constituent des caractères différents de ceux qu'on observe chez le cheval. La structure très équivoque figurée chez *P. livinierensis* me paraît sujette à caution; en effet, l'apophyse est brisée presque à sa base sur le crâne de la Livinière, l'épaisseur

et l'extension latérale de la racine squamosale suggérant au surplus que celle-ci devait être longue et pouvait recouvrir la mastoïde en vue latérale. Il n'y avait donc probablement pas d'opposition entre les deux espèces sur ce point.

La face arrière du crâne de Memerlein, proportionnellement moins haute que chez son congénère est verticale sous le surplomb de la crête lambdoïde. En vue postérieure, ses contours latéraux sont légèrement convexes (concaves sur le crâne de la Livinière) et le bombé de l'occipital au-dessus du foramen magnum est plus étendu. Cette région postérieure de la tête dénote ainsi également un renflement plus important de la boîte crânienne.

Les condyles occipitaux ont une allure très équoïde, à la fois plus larges et plus hauts que chez *P. livinierensis* avec une face postérieure plane et presque verticale.

#### B. — Base du crâne et région auditive.

La cavité glénoïde de l'articulation temporo-mandibulaire est allongée transversalement en forme d'ellipse et inclinée vers l'intérieur, vers le bas et un peu en avant. Elle est plus concave que chez *P. livinierensis*, un peu plus allongée et de contours mieux définis, révélant ainsi une spécialisation plus poussée de l'articulation.

L'apophyse post-glénoïde est déportée médianement par rapport à la cavité glénoïde; elle a la forme d'un mamelon bien développé allongé transversalement avec un bord externe incliné vers l'extérieur et vers le haut, un bord interne et une paroi postérieure abrupts; elle surplombe un foramen post-glénoïde relativement fin.

La région du trou déchiré moyen est difficile à interpréter du fait de la disparition de toute sa paroi antérieure. Du côté interne, l'axe médian de la base du crâne est constitué par une longue apophyse fortement convexe dans le plan frontal, limitée latéralement par des bords minces mais dédoublés sur une grande partie de leur longueur et qui concourent vers l'avant; un épais bourrelet au tiers antérieur indique la position de l'ankylose sphéno-occipitale, ce qui implique la participation du basisphénoïde à la paroi interne du trou déchiré moyen. Le périotique se termine en avant par une pointe déportée du côté interne; son bord antéro-externe est marqué par une longue incisure peu profonde limitée latéralement par une courte pointe osseuse; son bord antéro-interne est mince et irrégulier, sans trace d'échancrure nettement individualisée. Le prolongement acuminé du périotique suggère une subdivision du trou déchiré moyen en deux secteurs, interne pour la carotide, externe pour le  $V_3$ ; il n'y aurait alors pas eu de trou ovale indépendant. Cependant on observe à la limite interne d'un petit fragment de l'alisphénoïde, à l'aplomb de l'apophyse post-glénoïde, une échancrure qui pourrait représenter la paroi postéro-externe d'un orifice que sa direction dorso-ventrale empêcherait d'attribuer au canal de l'alisphénoïde; s'il s'agissait de la voie de passage du  $V_3$ , sa position s'accorderait mal, semble-t-il, avec le schéma précédent; mais ce n'est peut-être qu'un artefact. Ce détail montre toutefois que la fusion du trou ovale avec le trou déchiré moyen, bien que probable, ne peut être établie avec certitude. Quoi qu'il en soit, la discordance des parois petreuse et basi-

occipitale laisse supposer que ce dernier orifice devait affecter l'aspect d'un assez large hiatus.

Le bord interne du squamosal est entamé, immédiatement en arrière de la suture alisphénoïde, par une gouttière qui paraît correspondre à une concavité surmontant le *tegmen tympani*, sans qu'on puisse établir ses relations exactes avec le trou déchiré moyen; sans doute s'agit-il du canal pour l'artère méningée moyenne.

L'expansion latérale du squamosal, qui relie le versant antérieur de la crête lambdoïde de l'arrière-crâne au bord externe de l'arcade zygomatique, constitue entre les apophyses post-glénoïde et post-tympanique une partie du toit de la région auditive. Cette surface fortement concave (elle affecte la forme d'une demi-sphère ouverte vers le bas et l'extérieur mais devait être moins creuse sur le crâne intact) est limitée : 1) intérieurement par le rebord supéro-externe du périotique; 2) inféro-extérieurement par une crête allant de la paroi supérieure du trou post-glénoïde à la base de l'apophyse post-tympanique en passant sous le rebord externe du squamosal.

Chez *P. livinierensis* l'auvent squamosal est moins concave transversalement et sans limite anguleuse externe, conséquence probable de relations moins étroites avec le tympanique.

L'enfoncement du périotique relativement au squamosal semble en faveur de l'existence d'une bulle dont la connexion avec l'axe médian de la base du crâne pourrait avoir été constituée par la crête inféro-externe des basioccipital et -sphénoïde. Toutefois, la conservation du fragile tympano-hyal (cf. *infra*) et sa courbure prononcée, prouvent que celle-ci ne pouvait être que très incomplètement calcifiée.

Le promontoire, dont on a déjà noté le contour antérieur pointu, présente une convexité croissant vers l'arrière; son versant antéro-interne est perforé par plusieurs foramens très fins, prolongés en avant par des rigoles sinueuses sans doute d'origine vasculaire; on ne trouve pas trace d'artère stapédiale.

Le trajet du nerf facial est assez semblable à celui du crâne de la *Livinière*, mais il est un peu plus profondément canalisé; le VII sort du pétreux par un foramen situé au-dessus du promontoire et orienté légèrement vers l'avant; une courte gouttière correspondant au hiatus de Fallope le prolonge antéro-inféro-intérieurement. La crête supéro-externe du rocher, qui sépare les portions pétreuse et squamosale du récessus épitympanique forme un profond repli pour la protection du VII dans les 2<sup>e</sup> et 3<sup>e</sup> parties de l'aqueduc de Fallope : au niveau de l'orifice de sortie du nerf, elle est très excavée, comme la paroi du promontoire qui lui fait face, pour assurer le logement du ganglion géniculé; elle diminue de hauteur tout en restant bien marquée, en face de la fenêtre ovale; elle forme enfin en arrière une gouttière verticale très profonde ouverte en avant qui protège le VII jusqu'à l'aplomb du bord inférieur de la fenêtre ronde.

Cette dernière zone, constituant l'arrière-fond du récessus épitympanique est excavée à sa partie supérieure, mais pourtant sans trace de vacuolisation de la *pars mastoïdea* contre laquelle elle s'adosse. Une autre concavité, située à l'intérieur du repli facial du périotique, près de son bord antérieur et inférieur, pourrait correspondre à la base d'insertion du muscle du *stapes*.

Immédiatement en-dessous, le bord antérieur du repli facial est prolongé par le tympano-hyal, petite baguette osseuse cylindrique de 1 mm de diamètre et de 4 mm de longueur, se recourbant fortement vers l'avant presque à l'horizontale, et aplatie à son extrémité, sans doute pour l'insertion du cartilage tympano-styloïde.

Les fenêtres ovale et ronde sont situées à peu près dans la même position relative que sur le crâne de la Livinière, mais, corrélativement peut-être à la plus grande largeur du pétreux, elles sont un peu plus écartées.

La face tympanique du rocher est limitée sur son bord postéro-interne par une crête épaisse et irrégulière qui constitue le versant pétreux du trou déchiré postérieur. Sur la partie interne de ce versant débouche l'orifice de l'aqueduc de la cochlée qui se présente comme une étroite ouverture allongée sagittalement. Chez *P. livinierensis*, le rebord pétreux du trou déchiré postérieur n'est pas limité par une crête, mais doucement arrondi de la fenêtre ronde à l'aqueduc de la cochlée.

La paroi occipitale du trou déchiré postérieur échancre le rebord postéro-interne de l'épaisse racine de l'apophyse paroccipitale. Postérieurement, à mi-chemin du bord antérieur du condyle, s'ouvre vers l'avant le canal condylien. Enfin le dernier contact du facial avec la base du crâne est matérialisé par un sillon dirigé inféro-antéro-extérieurement sur le bord interne de l'apophyse post-tympanique et qui devait correspondre à la paroi externe du trou stylo-mastoïdien.

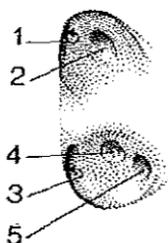


FIG. 11. — Conduit auditif interne droit.

1 : aqueduc de Fallope; 2 : fossette utriculaire; 3 : fossette cochléaire;  
4 : fossette sacculaire; 5 : foramen de Morgagni.

La face endocrânienne du pétreux est partiellement observable du côté droit dans sa partie antérieure, surface triangulaire à sommet antérieur, légèrement concave. Le rebord externe est un pilier épais et rugueux correspondant à la connexion avec le squamosal.

Le méat auditif interne qui s'ouvre à la limite postérieure de la zone découverte se présente comme une dépression profonde, allongée verticalement (4 mm sur 2 à 3) qu'une cloison antéro-postérieure divise en deux étages supéro-externe et inféro-interne. L'aqueduc de Fallope, ménagé à l'avant de l'étage supéro-externe est dirigé antérieurement et son trajet intra-osseux limité à 2 mm environ; la fossette utriculaire, étroite, s'ouvre sur son rebord postérieur. L'étage inféro-interne présente trois ouvertures peu cloi-

sonnées : la fossette cochléaire tournée vers l'avant est entièrement cachée sous le rebord antérieur du méat; dans l'axe de celui-ci deux orifices correspondent sans doute respectivement à la fossette sacculaire et au foramen de Morgagni destiné au canal semi-circulaire postérieur.

Le reste de la face endocrânienne du pétreux est inaccessible.

#### 4. — MANDIBULE.

Seules subsistent les branches montantes droite et gauche; la surface articulaire du condyle est convexe dans le plan sagittal et frontal et remarquablement allongée (5 fois plus longue que large). L'emboîtement dans la cavité glénoïde est relativement précis.

L'apophyse coronoïde est allongée mais non recourbée en arrière et ne surplombe pas le condyle. Le bord postérieur de la mandibule part obliquement en arrière, indiquant par là un grand développement de la région angulaire.

#### SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Bien que dissociés, les divers fragments osseux ont dans l'ensemble conservé leur situation relative; j'ai pu ainsi tenter de proche en proche une reconstitution du crâne.

Il faut toutefois noter que si les relations successives des os et les mensurations des différents secteurs offrent une bonne sécurité, des distorsions ont pu s'introduire d'un bout à l'autre de la reconstitution; l'arrière-crâne et la région maxillaire ont été mis en place par rapport au toit crânien, leur position relative peut donc être quelque peu faussée par le nombre des rapprochements successifs dont elle est le résultat. Ainsi l'angle entre la base du crâne et le plan occlusal des dents ne peut être garanti non plus que la position du trou optique par rapport à la région antérieure de l'orbite. Pour le reste, je pense avoir pu donner une image assez fidèle de la morphologie d'ensemble.

La comparaison avec les crânes d'*Hyracotherium vulpiceps* (Simpson, 1952) et de *P. livinierensis* est rendue particulièrement éloquente par le fait qu'il s'agit d'animaux de taille voisine : le coefficient linéaire de dimensions des dents, par exemple, (racine carrée de la surface des dents jugales) est, relativement à *H. vulpiceps*, de 1,05 chez *P. livinierensis* et de 1,22 chez *P. lavocati* (6).

BOÎTE CRÂNIENNE. — Le caractère le plus remarquable du crâne de Memerlein réside dans le développement relatif et les proportions de cette région. D'*H. vulpiceps* à *P. livinierensis* on n'observe qu'un accroissement de taille modéré sans autre changement de proportions qu'un redressement de la face postérieure du crâne; *P. lavocati* montre une transformation plus profonde.

(6) Soit un rapport de 1,16 à 1 entre *P. lavocati* et *P. livinierensis*.

La boîte crânienne offre un aspect particulièrement globuleux : surplomb de la cavité glénoïde, convexité du profil supérieur accompagnée du recul des crêtes post-orbitaires d'ailleurs peu accentuées, convexité de l'arrière-crâne. En superposant les profils, ce surcroît de développement est encore attesté par la rotation du contour postérieur de la tête et un fort recul du bombé de la voûte crânienne (Fig. 12). Mais la différence la plus notable réside dans l'accroissement de 75 % par rapport à *P. livinierensis* de la largeur minima du crâne derrière les apophyses post-orbitaires.

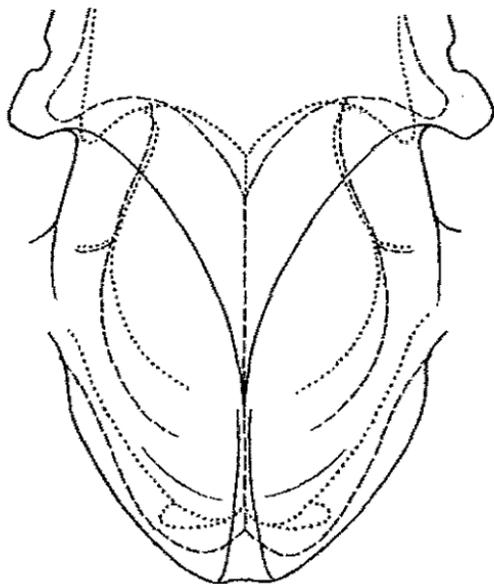


FIG. 12. — Superposition en plan des crânes de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (—), *Pachynolophus livinierensis* (— —) et *Hyracotherium vulpiceps* (.....). Alignement sur la constriction post-orbitaire ( $\times 1$ ).

Il faut toutefois apporter à ces observations le correctif du développement ontogénique. D'après l'état d'abrasion des dents, l'animal de la Livinière est le plus âgé : ses  $M^3$  par exemple, laissent apparaître de petits îlots de dentine dénudée; sur le type d'*H. vulpiceps*, ces dents sont également usées mais sans atteinte de la dentine. Sur le crâne de Memerlein, au contraire, les  $M^3$  ne présentent pas trace d'usure; elles sont cependant en place sur l'arcade. L'absence des dents antérieures et l'ignorance des relations chronologiques entre phénomènes de dentition et croissance générale ne permettent toutefois pas d'établir à quel stade de développement ontogénique correspond cet état dentaire.

Mais par ailleurs, si l'on prend les dimensions, d'emblée définitives, des dents comme éléments d'appréciation de la stature adulte définitive, on constate que les coefficients, par rapport à *P. livinierensis* des mesures osseuses effectuées sur le crâne de Memerlein (à l'exception des diamètres antérieur et

maximum de la boîte crânienne et de la hauteur de l'arrière-crâne) sont un peu inférieurs au coefficient dentaire (en moyenne, 10 % de décalage; voir tab. 3); à cet écart pourrait s'ajouter une certaine allométrie entre dents et stature générale, d'autant que, dans la comparaison entre deux espèces apparentées mais de taille différente, la différence entre les dents est généralement moins forte que la différence de stature.

Plus jeune que le type de *P. livinierensis*, l'animal de Memerlein ne possédait donc probablement pas encore sa taille définitive. Même si elle n'était que modérée, cette immaturité peut être tenue pour responsable de l'aspect globuleux du crâne en ce qui concerne le surplomb de la cavité glénoïde, la convexité de l'arrière-crâne et le modelé du profil supérieur; le manque de relief des crêtes post-orbitaires et sagittale, de même que la faiblesse des autres insertions musculaires (zygoma, apophyse coronéide) et l'étroitesse probable des fosses temporales sont également des caractères juvéniles.

S'il n'est donc pas possible de mettre en évidence un accroissement relatif du volume crânien, il n'en reste pas moins que celui-ci a fortement augmenté en valeur absolue comparativement à *P. livinierensis* (et *a fortiori*, à *H. vulpiceps*; cf. fig. 12 et 13); ceci peut être considéré en tout état de cause, comme un caractère de modernisation: Edinger (1948) a établi en effet qu'au cours de l'évolution des Equidae, les dimensions absolues de la boîte crânienne avaient progressivement augmenté, mais non le rapport de volume entre le crâne et la tête dans son ensemble (ce rapport ayant même regressé à partir du Miocène).

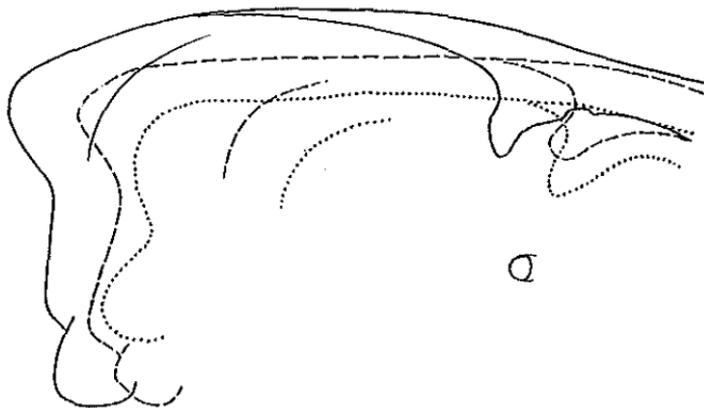


FIG. 13. — Superposition des profils crâniens de *Pachynolophus lavocati* n. sp., *Pachynolophus livinierensis* et *Hyracotherium vulpiceps*.  
Alignement sur le trou optique. (Mêmes figurés que Fig. 12) ( $\times 1$ ).

D'autre part, l'élargissement antérieur du crâne atteste probablement un plus grand développement des lobes frontaux, la constriction post-orbitaire correspondant en gros à la limite antérieure des hémisphères cérébraux (Edinger 1948); or chez les Equidae, le développement de cette région est relativement tardif. Le recul du point de jonction des crêtes temporales est,

TABLEAU 3  
Mensurations approximatives du crâne de Memerlein  
et comparaison avec *Pachynolophus livinierensis*.

	mesures en millimètres	coefficient par rapport à <i>P. livinierensis</i>	décalage (en %) par rapport au coeff. dentaire linéaire (1,16)
Longueur totale en arrière du bord antérieur de l'orbite	89	105	- 11
Longueur totale en arrière des crêtes temporales	60	98	- 18
Longueur de l'orbite en avant de l'apophyse post-orbitaire	30	104	- 12
Longueur totale du bord distal de M <sup>3</sup> au condyle occipital	67	108	- 8
Largeur maxima de l'arcade dentaire	41	108	- 8
Largeur maxima des frontaux	59	111	- 5
Largeur maxima inter-zygomatique	71	109	- 7
Constriction post-orbitaire	40	174	+ 58
Largeur maxima de la boîte crânienne	49	153	+ 37
Largeur maxima à la base des apophyses paroccipitales	36	106	- 10
Hauteur du crâne à l'aplomb de M <sup>3</sup>	44	102	- 14
Hauteur de l'orbite	24	100	- 16
Hauteur de la face postérieure du crâne	41	91	- 25

de son côté, probablement en relations avec ce changement de proportions. Edinger (1950) note que la crête sagittale qui occupe chez *Eohippus* les 8/9 de la longueur du crâne, n'en représente plus que les 5/8 chez *Mesohippus*, et à partir de *Merychippus* que la moitié environ. De même, chez *Hyracotherium vulpiceps*, la longueur de la crête sagittale atteint 85 % de la longueur du crâne en arrière des apophyses post-orbitaires; chez *Pachynolophus livinierensis*, un peu moins de 80 %; chez *P. lavocati*, elle ne dépasse guère la moitié de cette longueur. J'ai pu constater que, chez le cheval, l'âge n'avait guère d'influence sur la limite antérieure de la crête sagittale; je pense donc que ce caractère garde sa valeur chez l'animal de Memerlein.

L'extension de l'alisphénoïde vers le haut est peut-être encore une conséquence du développement antérieur de la boîte crânienne. Il est vrai que la jonction alisphénoïde-pariétal séparant frontal et squamosal est considérée comme un caractère constant chez les mammifères primitifs (Le Gros Clark, 1934). Mais cette disposition résulte alors d'une faible extension antéro-postérieure du frontal et du squamosal et l'alisphénoïde reste peu développé dorsalement. Ici au contraire, il dépasse nettement la limite supérieure du squamosal, schéma qu'on retrouve chez de nombreux mammifères récents; les Equidae ont suivi dans cette région une voie différente. La structure correspondante ne m'est malheureusement pas connue chez *Hyracotherium*; celle de *P. livinierensis* n'est pas établie de façon convaincante.

La distinction entre les trois formes européennes considérées est par contre tout à fait nette en ce qui concerne les orifices crâniens à l'arrière de l'orbite : *P. lavocati* possède, comme les Equidae, un trou déchiré antérieur distinct à la fois du trou optique et du trou rond, tandis qu'*Hyracotherium* et *P. livinierensis* ne présentent que deux foramens pour le passage des nerfs II, III, IV, V<sub>1</sub>, VI et V<sub>2</sub>, quelle que soit d'ailleurs l'utilisation exacte de ces deux orifices, Simpson et Kitts optant pour une fusion du T O avec le T D A, Savage *et alt.* argumentant en faveur d'une fusion T D A - T R. De *Mesohippus* à *Equus*, Edinger (1948) note un écartement progressif des troncs nerveux antérieurs sur les moulages endocrâniens; encore qu'il n'y ait pas nécessairement un étroit parallélisme entre les configurations exocrânienne et endocrânienne des orifices de sortie des nerfs crâniens, le cloisonnement supplémentaire observé chez *P. lavocati* est peut-être, de même, une conséquence du développement du cerveau.

La voie de passage du V<sub>3</sub> n'a pu être établie avec certitude; l'absence d'un trou ovale distinct paraît cependant probable en raison de la configuration antérieure du périotique, disposition s'accordant au surplus avec la tendance générale chez les Equoidea puisque chez *Hyracotherium* lui-même, on note parfois une fusion du trou ovale avec le trou déchiré moyen (Edinger et Kitts, 1954).

La région auditive présente une grande ressemblance avec celle de *P. livinierensis*; l'auvent squamosal de l'oreille, plus large et limité plus nettement à l'extérieur, suggère toutefois des relations plus étroites avec le tympanal et un éventuel conduit auditif osseux. La conservation en place du fragile tympano-hyal prouve qu'il n'existait pas de bulle auditive complètement ossifiée.

On retiendra encore comme caractère marquant de la région crânienne la structure de l'apophyse paroccipitale, très différente de celle des Equidae et présentant une convergence morphologique avec celle du tapir.

ORBITE. — Les parois antérieures de l'orbite ne révèlent pas de différences importantes entre les deux espèces de *Pachynolophus*.

La présence d'un trou frontal antérieur paraît une disposition originale; j'ignore toutefois s'il existe chez *Hyracotherium*. Il paraît exclu que cet orifice soit en relation avec un sinus frontal. Edinger (1950) a montré que la vacuolisation du frontal est, chez les Equidae, la conséquence d'un grand développement des hémisphères cérébraux et n'apparaît qu'au Miocène, à partir de *Parahippus*. *Pachynolophus livinierensis*, ni même *P. lavocati*, ne pouvaient avoir atteint ce stade. D'ailleurs chez *Equus*, dont on connaît la grande taille des sinus frontaux, il n'existe, médianement par rapport au canal sourcilier, qu'un très fin orifice (qui paraît constant bien que je ne l'ai pas trouvé mentionné dans la littérature) aboutissant dans les cellules supérieures du sinus. Le foramen en question est au contraire de grande taille chez *P. lavocati*. Situé sur le trajet des vaisseaux et nerfs sourcilliers, il pourrait être destiné à l'innervation et à la vascularisation des muqueuses de la partie supérieure des fosses nasales, en conséquence du développement en hauteur de la face (cf. *infra*) et selon une disposition qui n'est pas sans rappeler le trou ethmoïdal antérieur de l'anatomie humaine.

Le mur orbitaire présente la structure habituelle chez les Equoidea, avec un processus orbitaire du palatin bien développé, séparant frontal et maxillaire, percé par un large trou sphéno-palatin et participant aux parois du canal maxillaire; sa limite inférieure est percée par deux canaux palatins postérieurs. *Hyracotherium* et *P. livinierensis* présentent, semble-t-il une disposition similaire; chez ce dernier cependant, les orifices en question sont un peu plus espacés et le palatin plus développé dans sa partie antérieure.

Enfin, le canal maxillaire est en position habituelle, à l'angle inféro-antérieur de l'orbite; il en est de même chez *P. livinierensis* et sans doute chez *Hyracotherium* (Savage et al., 1965).

MASSIF FACIAL. — Dans cette région également, *P. lavocati* se distingue d'*Hyracotherium* et de *P. livinierensis* par des transformations qui parallèlisent les tendances évolutives des Equidae. La superposition des crânes montre un élargissement des frontaux, un accroissement de hauteur du museau et un important déplacement en avant de la série dentaire par rapport à l'orbite (situation correspondant approximativement à celle observée chez *Mesohippus* ou *Miohippus*); la poursuite de la croissance aurait probablement encore accru la différenciation de *P. lavocati* dans cette région.

La face exo-orbitaire du lacrymal est particulièrement développée; elle témoigne d'un plus grand allongement du massif facial dont la destruction de la plus grande partie empêche malheureusement de connaître les limites antérieures.

Le recul du trou sous-orbitaire par rapport aux dents semble également en rapports avec le déplacement de la rangée dentaire, car ses relations avec

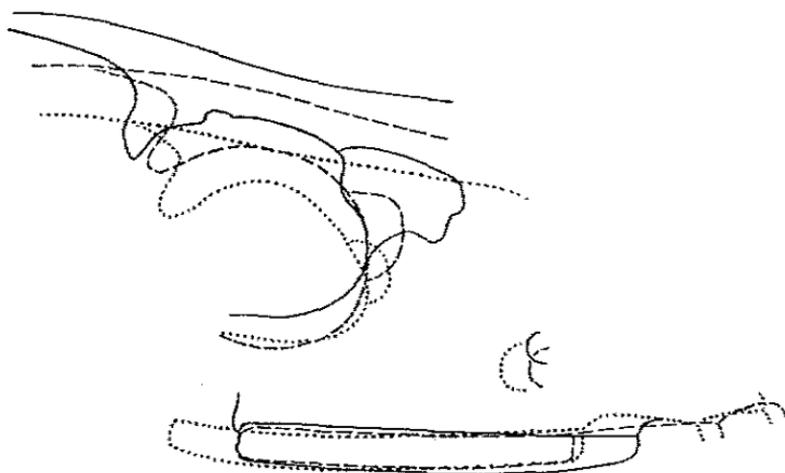


FIG. 14. — Superposition des profils faciaux de *Pachynolophus lavocati* n. sp., *Pachynolophus livinierensis* et *Hyracotherium vulpiceps*. Alignement sur le bord antérieur de l'orbite. (Mêmes figurés que Fig. 12) ( $\times 1$ ).

l'orbite restent inchangées; ceci impliquerait une stabilité de la région du sinus maxillaire, l'allongement de la face concernant surtout la partie antérieure, la plus étroite, du museau. Le jeune âge de l'animal de Memerlein pourrait toutefois être en cause sur ce point.

Enfin, les caractères distinctifs de l'articulation temporo-mandibulaire, concavité un peu plus marquée de la cavité glénoïde, allongement du condyle, adaptation relativement étroite de ces composants osseux de l'articulation, sont à rapprocher de la lophodontie des dents jugales et révèlent une spécialisation du système maxillo-dentaire vers une mastication plus typiquement herbivore que chez les formes plus anciennes.

## CONCLUSIONS

Le crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. de Memerlein, malgré son délabrement, se révèle riche d'informations et permet, grâce à son âge tardif, d'entrevoir les orientations évolutives de la morphologie crânienne et dentaire d'un genre mal connu (ou tout au moins de la lignée la plus persistante de celui-ci).

La denture, tout en s'intégrant bien à la définition générique, est très différenciée par sa lophodontie, la réduction de surface des prémolaires et l'effacement presque complet des cingulum; sa morphologie peut être considérée comme l'aboutissement de tendances observées chez les formes plus

anciennes; elle reflète ainsi une nette modernisation. Sans atteindre la même caractérisation, les autres lignées de *Pachynolophus* montrent aussi une accentuation progressive de certains attributs morphologiques des dents; c'est ce dont témoignent par exemple les gradients des paramètres considérés dans ce travail. Bien que d'autres caractères, comme l'absence de molarisation des prémolaires et le maintien d'une faible hauteur de couronne soient peu évolutifs, l'aspect le plus remarquable de la morphologie dentaire de *Pachynolophus* ne réside donc pas tant dans la persistance de ces caractères archaïques que dans l'association originale de diverses tendances évolutives dont les plus constantes sont :

— l'accroissement de surface des dernières molaires, en commun avec d'autres Palaeotheriidae à prémolaires non molariformes, *Plagiolophus*, *Leptolophus* (Remy, 1967),

— l'accentuation de la lophodontie, propre à presque tous les Equoidea,

— et surtout la réduction progressive de surface des prémolaires, tout à fait inhabituelle au contraire dans cette superfamille.

La difficulté de différencier certaines dents de *Pachynolophus* et d'*Hyracotherium* (F. Cooper, 1932) concerne surtout les formes anciennes et résulte de la gradation progressive entre les deux genres.

Pour ce qui est de la morphologie crânienne également, *P. lavocati* se distingue de ses précurseurs par des caractères progressifs affectant différentes parties du crâne; on constate par rapport à *Hyracotherium* une importante dilatation de la boîte crânienne plus particulièrement marquée dans la région frontale, un élargissement des frontaux, un allongement et un exhaussement de la région faciale, un déplacement vers l'avant du massif alvéolo-dentaire, une spécialisation de l'appareil masticatoire vers un régime plus strictement herbivore. Toutefois, l'insuffisance de la documentation paléontologique, en particulier l'absence de descriptions de crânes du même groupe (hormis celles des deux autres espèces mentionnées précédemment) et l'impossibilité de fixer avec certitude l'âge de l'animal de Memerlein, empêchent de dissocier dans le processus de modernisation observé la part qui revient au déroulement du temps de celle qui résulte d'une différenciation systématique.

Par rapport aux Equidae, *P. lavocati* offre diverses particularités anatomiques qui témoignent sans doute de l'indépendance des formes européennes; ainsi l'extension dorsale de l'alisphénoïde, en relations avec le développement de la boîte crânienne, la présence d'un trou frontal antérieur pour desservir la partie supérieure des fosses nasales, et la structure tapiroïde de l'apophyse paroccipitale.

Les tendances générales de l'évolution observée sont toutefois parallèles à celles des Equidae. Il serait certes imprudent de faire référence à des genres américains déterminés pour fixer le degré d'évolution atteint par ce crâne, spécialement en ce qui concerne le développement cérébral dont on ne possède que des indices trop superficiels. A s'en tenir au seul aspect extérieur, il paraît établi néanmoins qu'il présente des caractères de modernisation au moins aussi avancés dans la région faciale et certainement plus avancés dans la région de la boîte crânienne que ceux des Equidae contemporains.

On ne peut manquer d'évoquer à ce propos les observations d'Edinger (1929) sur les moulages endocrâniens de divers autres Palaeotheriidae, *Palaeotherium medium*, *P. kleini* et *Anchilophus desmaresti*, qui faisaient état d'une certaine précocité des structures cérébrales chez ces animaux comparativement aux formes américaines. Chez *Pachynolophus lavocati*, espèce attardée d'un genre proche de sa disparition, la morphologie crânienne relativement très évoluée, contrastant avec l'archaïsme de son précurseur de la Livinière, pourrait témoigner, me semble-t-il, des possibilités de survie offertes par un surdéveloppement cérébral dans un groupe en voie d'extinction.

## BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER P. M., 1952. — Molarization of the premolars in the Perissodactyla. *Proc. Zool. Soc. London*, 121 (4) : 819-843, 93 fig.
- COOPER C., 1932. — The Genus *Hyracotherium*. A revision and description of new specimens found in England. *Philos. Trans. Roy. Soc. London*, B, 221 : 431-448, 3 fig., 3 pl.
- CRUSAFONT-PAIRO M. et REMY J. A., 1970. — Les Equoidea (Perissodactyla) de l'Eocène préaxial pyrénéen espagnol. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 42 (2) : 428-434, 2 fig.
- DEPERET C., 1901. — Révision des formes européennes de la famille des Hyracothéridés. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4 (1) : 199-225, 2 pl.
- DEPÉRET C., 1917. — Monographie de la Faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Ann. Univ. Lyon*, n. sér., I Sc. Med., 40 : 1-228, 25 pl.
- EARLE C., 1896. — Notes on the Fossil Mammalia of Europe. I, Comparison of the American and European forms of *Hyracotherium*. *Amer. Natur.*, 30 : 131-135.
- EDINGER T., 1929. — Die fossilen Gehirne. *Zeits. für gesam. Anat.*, 3 (28) : 1-249.
- EDINGER T., 1948. — Evolution of the horse brain. *Mem. Geol. Soc. Amer.*, 25 : 1-174, 24 fig., 4 pl.
- EDINGER T., 1950. — Frontal sinus evolution (particularly in the Equidae). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 103 (8) : 411-496, 7 fig., 9 pl.
- EDINGER T. and KITTS D. B., 1954. — The foramen ovale. *Evolution*, 8 : 389-404, 4 fig.
- GREGORY W. K., 1920. — Studies in Comparative Myology and Osteology, n° V. On the Anatomy of the Preorbital Fossae of Equidae and other Ungulates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 42 (3) : 265-284, 26 fig., 1 pl.
- HARTENBERGER J.-L., 1969. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu. *Palaeovertebrata*, 3 (2) : 27-61, 6 fig., 4 pl.
- KITTS D. B., 1956. — American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 110 (1) : 1-60, 10 fig., 7 pl.

- LE GROS CLARK W. E., 1934. — Early forerunners of Man. A morphological study of the evolutionary origin of the Primates: 1-296, 89 fig., Baillière, Tindall and Cox, London.
- LOUIS P., 1966. — Note sur un nouveau gisement situé à Condé-en-Brie (Aisne) et renfermant des restes de Mammifères de l'Eocène inférieur. *Ann. Univ. et A.R.E.R.S. Reims*, 4: 108-118.
- MAC KENNA M. C., 1960. — Fossil Mammalia from the early Wasatchian Four Mile fauna, Eocene of northwest Colorado. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 37: 1-130, 64 fig.
- MONTANE L. et BOURDELLE E., 1913. — Anatomie régionale des animaux domestiques. I Cheval: I-VII, 1-1069, 564 fig., Baillière, Paris.
- OSBORN H. F., 1918. — Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, Iconographic Type Revision. *Mem. Am. Mus. Nat. Hist.*, n. ser., 2 (1): 1-217, 173 fig., 54 pl.
- POMEL A., 1847. — Notes sur les mammifères et reptiles fossiles des terrains éocènes de Paris, inférieurs au dépôt gypseux. *Arch. Sci. Phy. et Natur.*, Genève, 4: 326-330.
- REMY J. A., 1967. — Les Palaeotheridae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur). *Palaeovertebrata*, 1 (1): 1-46, 20 fig., 8 pl.
- RUSSELL D. E., 1964. — Les Mammifères paléocènes d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.* n. sér., C, 13: 1-324, 73 fig., 16 pl.
- SAVAGE D. E., RUSSELL D. E. and LOUIS P., 1965. — European Eocene Equidae (Perissodactyla). *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 56: 1-94, 1 pl.
- SIMPSON G. G., 1945. — The Principles of Classification and a Classification of Mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 85: I-XVI, 1-350.
- SIMPSON G. G., 1952. — Notes on British Hyracotheres. *Lin. Soc. Jour. Zool.*, 42 (284): 195-206, 4 fig., 2 pl.
- STEHLIN H. G., 1905. — Die Säugetiere des Schweizerischen Eocäens. Critischer Catalog der Materialen. 3ter teil. *Abh. Schweiz. pal. Ges.*, 32: 447-595, 34 fig., 2 pl.
- STEHLIN H. G., 1909. — Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 4 (9): 488-520.
- STEHLIN H. G., 1938. — Zur Charakteristik einiger Palaeotherium-arten des Oberen Ludien. *Schweiz. pal. Ges.*, 31 (2): 263-292, 17 fig., 1 pl.
- THALER L., 1966. — Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, n. sér., C, 17: 1-295, 25 fig., 27 pl.

## PLANCHES



PLANCHE I

*Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11

Crâne. Vue latérale droite

Grandeur nature.

(Abréviations : cf. planche IV).

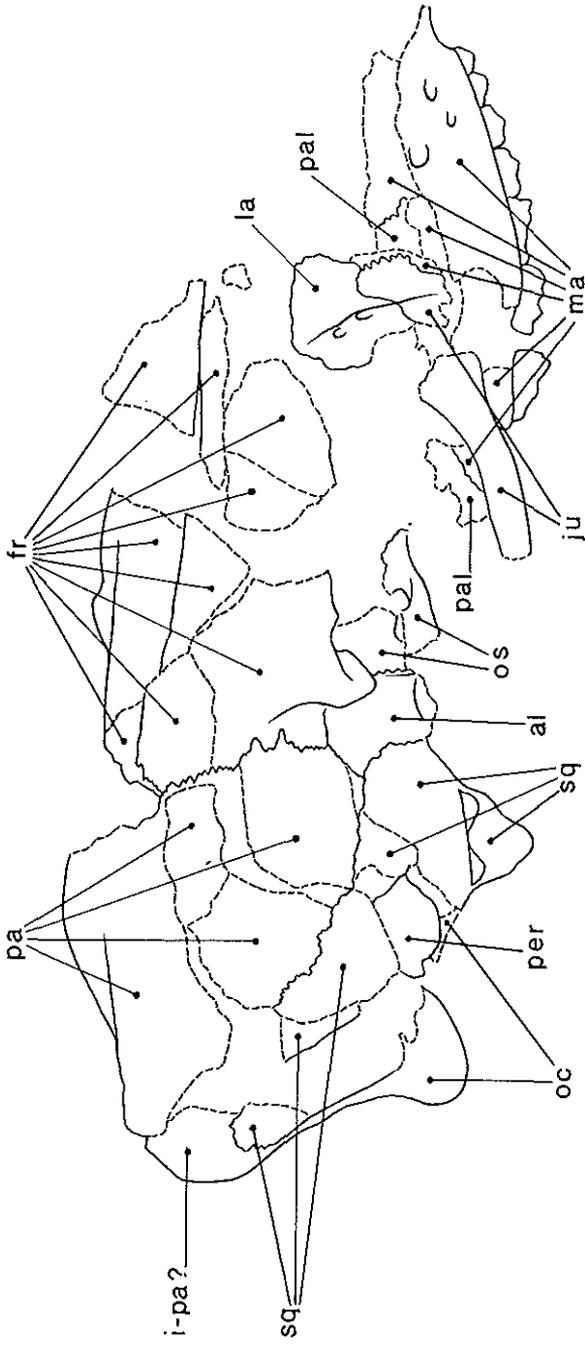




PLANCHE II

*Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11

Crâne. Vue latérale gauche.

Grandeur nature.

(Abréviations : cf. planche IV)

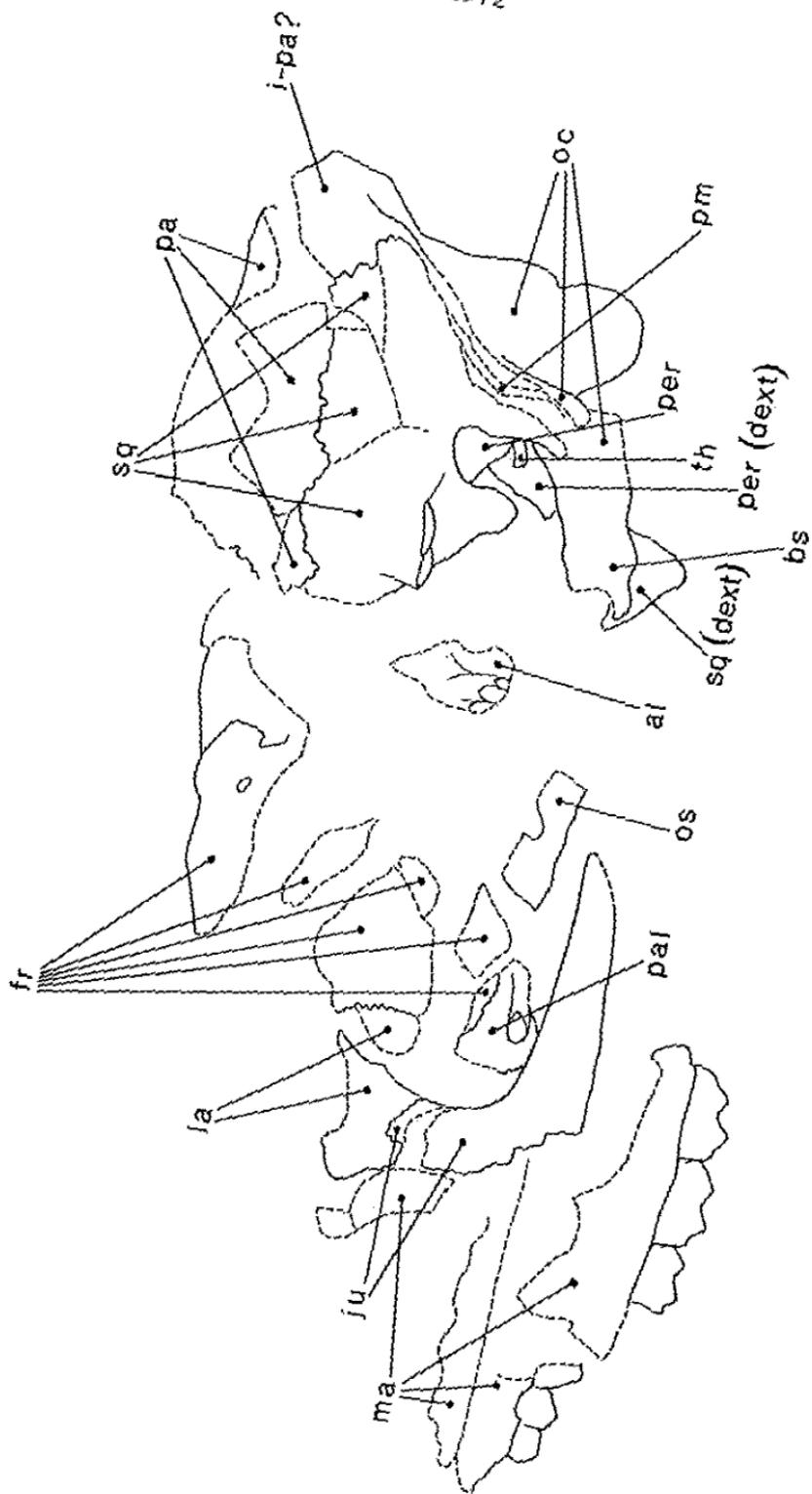




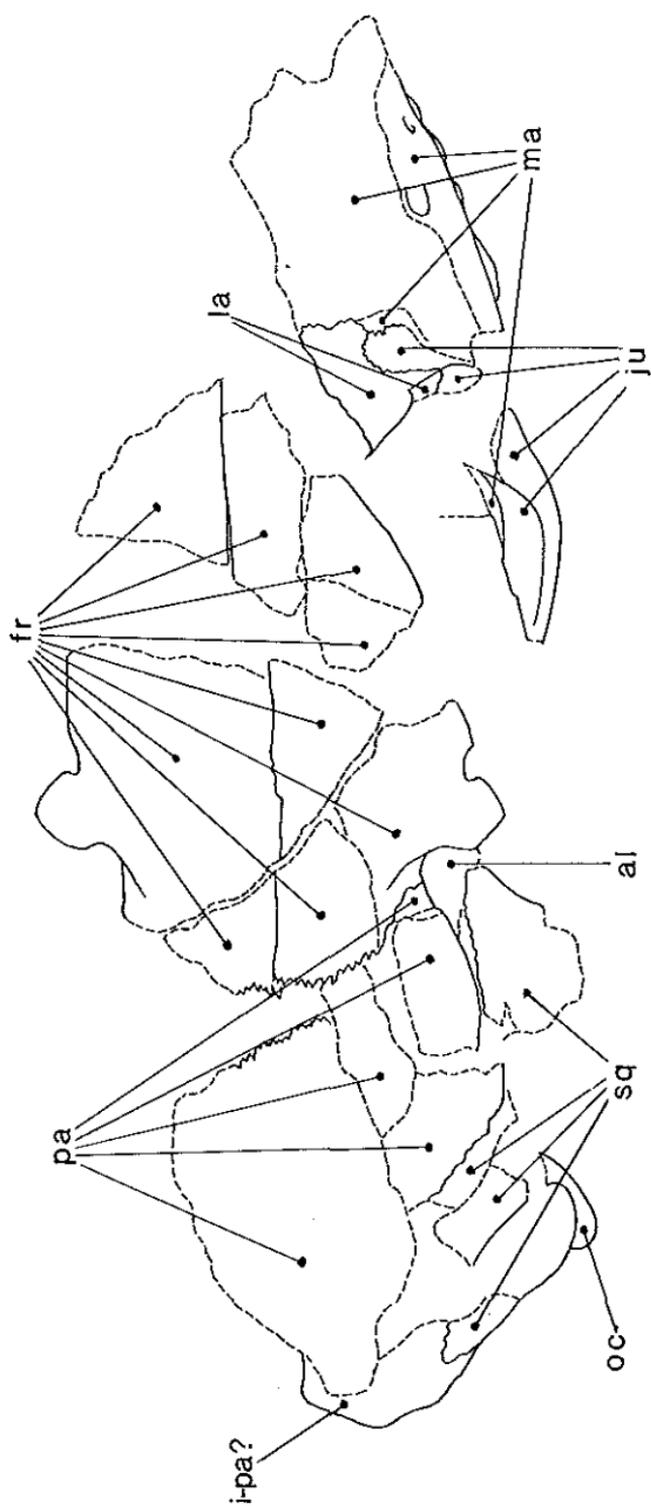
PLANCHE III

*Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11

Crâne. Vue dorsale.

Grandeur nature.

(Abréviations : cf. planche IV).





## PLANCHE IV

*Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11

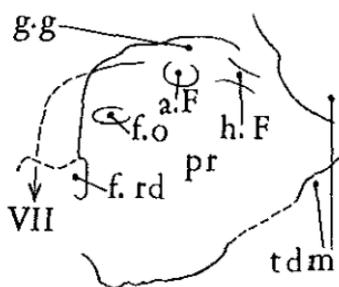
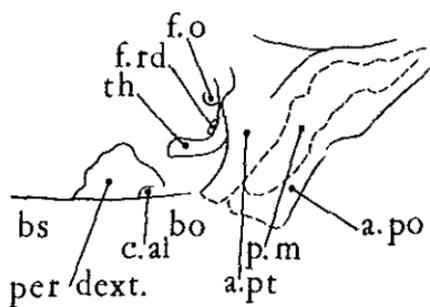
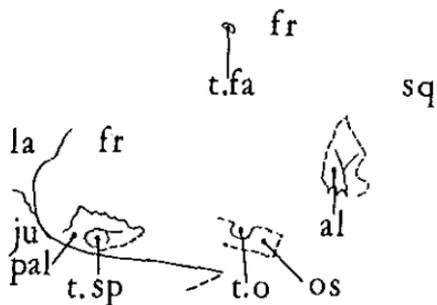
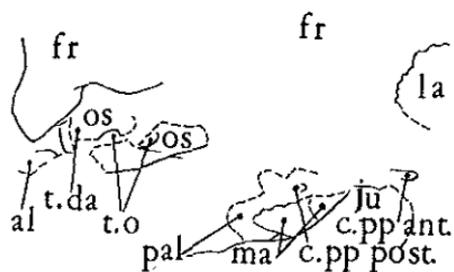
A : Orbite droite

B : Orbite gauche

C : Région auditive gauche

D : Périotique droit.

*a.F* : aqueduc de Fallope; *al* : alisphénoïde; *a.po* : apophyse paroccipitale; *a.pt* : apophyse post-tympanique; *bo* : basioccipital; *bs* : basisphénoïde; *c.ai* : conduit auditif interne; *c.pp* : canaux post-palatins; *f.o* : fenêtre ovale; *fr* : frontal; *f.rd* : fenêtre ronde; *g.g* : logement du ganglion géniculé; *h.F.* : hiatus de Fallope; *i-pa* : interpariétal; *ju* : jugal; *la* : lacrymal; *ma* : maxillaire; *oc* : occipital; *os* : orbitosphénoïde; *pa* : pariétal; *pal* : palatin; *per* : périotique; *p.m* : *pars mastoidea* du périotique; *pr* : promontoire; *sq* : squamosal; *t.da* : trou déchiré antérieur; *t.dm* : trou déchiré moyen; *t.fa* : trou frontal antérieur; *th* : tympano-hyal; *t.o* : trou optique; *t.sp* : trou sphéno-palatin.



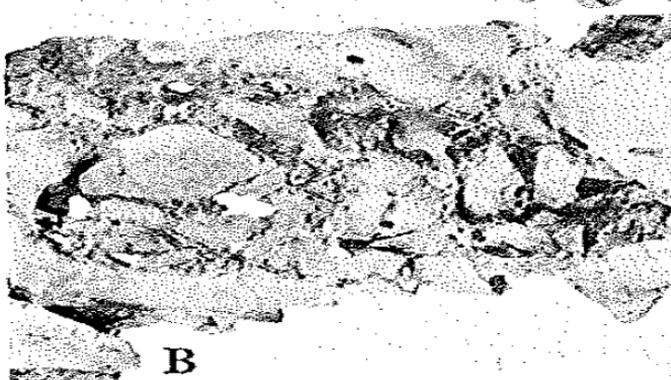
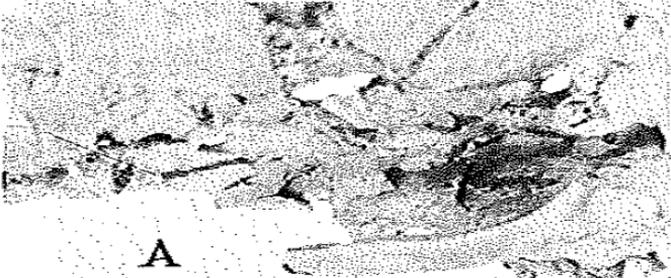


PLANCHE V

*Pachynolophus lavocati* n. sp. TYPE : MNHN 1893-11

A, B : Dents jugales

C : Face postérieure du crâne

D : Mandibule, face interne de la branche montante gauche

E : Condyle gauche en vue dorsale.

PLANCHE V

