
PALÆO VERTEBRATA

Vol. 27, Fasc. 1-2

MONTPELLIER

Septembre 1998

(Tiré à part)

J. A. Remy

**LE GENRE *LEPTOLOPHUS* (PERISSODACTYLA, MAMMALIA):
MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DENTAIRES, ANATOMIE CRÂNIENNE,
IMPLICATIONS FONCTIONNELLES**

LABORATOIRE DE PALEONTOLOGIE DES VERTEBRES DE L'ECOLE PRATIQUE DES HAUTES ETUDES
LABORATOIRE DE PALEONTOLOGIE DE L'UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC

**LE GENRE *LEPTOLOPHUS* (PERISSODACTYLA, MAMMALIA):
MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DENTAIRES, ANATOMIE
CRÂNIENNE, IMPLICATIONS FONCTIONNELLES**

par

Jean A. REMY

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Summary, Zusammenfassung	46
1 - Introduction	48
2 - Matériel et Méthodes. Sigles des collections	49
3 - Systématique	51
Genre <i>Leptolophus</i> REMY, 1965	51
<i>Leptolophus stehlini</i> REMY, 1965	52
<i>Leptolophus nouleti</i> (STEHLIN, 1904a)	54
<i>Leptolophus magnus</i> n. sp.	55
4 - Morphologie et histologie dentaires	56
4-1 Morphologie dentaire	56
Principaux caractères distinctifs de la morphologie dentaire de <i>Leptolophus</i>	62
4-2 Histologie dentaire	64
4-2-1 Email	64
4-2-2 Dentine	65
4-2-3 Commentaires	65
4-3 Conclusion	66

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

Mots-clés: Palaeotheriidae (Perissodactyla), Éocène, systématique, histologie dentaire, anatomie crânienne, anatomie fonctionnelle.

Key-words: Palaeotheriidae (Perissodactyla), Eocene, systematics, dental histology, skull anatomy, functional anatomy.

5 Anatomie crânienne	67
5-1 <i>Leptolophus nouleti</i>	67
5-1-1 Région faciale	68
5-1-2 Fosse orbito-temporale	71
5-1-3 Sommet de la boîte crânienne	72
5-1-4 Moulage endocrânien	73
5-1-5 Base du crâne	73
5-1-6 Mandibule	74
5-2 <i>Leptolophus stehlini</i>	75
5-3 Principaux caractères ostéologiques crâniens du genre <i>Leptolophus</i>	76
5-3-1 Caractères partagés avec d'autres paléothériidés	76
5-3-2 Caractères propres au genre <i>Leptolophus</i>	77
6- Position systématique et origine du genre <i>Leptolophus</i>	78
7- Approche fonctionnelle	79
7-1 Utilisation des données biométriques	79
7-2 Les dents comme référence de la stature générale	79
7-3 Développement facial	81
7-4 Surface orbitaire	82
7-5 Musculature masticatrice	83
7-5-1 Essai de comparaison des masses musculaires	84
7-5-2 Comparaison des moments des muscles masseter et temporal	85
7-5-3 Le bras de résistance du système masticateur	86
7-6 Evolution ontogénique de la dentition	87
7-6-1 Accroissement progressif de la surface masticatoire	87
7-6-2 Evolution des profils occlusaux observés en coupe	89
7-6-3 Morphologie et micro-structure des plans d'usure	89
Facettes d'attrition	89
Stries, marques d'impacts ("pits") et ébréchures	91
7-6-4 Gradient d'abrasion des séries dentaires	92
7-7 Cinématique mandibulaire	92
7-8 Commentaires	93
7-9 Conclusion	96
Remerciements	97
Références bibliographiques	99
Légendes des planches	106

RESUME

La morphologie dentaire du genre *Leptolophus*, un des Palaeotheriinae (= Palaeotheriidae s.s.), est dominée par sa très forte lophodontie, son extrême hétérodontie, son hypsodontie et la présence habituelle de cément coronaire. La structure histologique des dents associe de manière insolite des prismes adamantins de type II, connus chez les ongulés évolués, avec des caractères archaïques, absence quasi totale de zonation de Schreger, faible développement de la dentine péricanaliculaire. Le crâne est étroit et gracile avec une région faciale anté-orbitaire allongée, une ouverture nasale modérément échancrée, un diastème post-canin assez long, des arcades zygomatiques parallèles et une articulation squamoso-mandibulaire en position relativement dorsale.

L'analyse fonctionnelle met en lumière une activité masticatoire de type "ectolophodonte" à deux phases, centrée, à l'inverse des équidés, sur l'utilisation des dents les plus postérieures; de même, les ajustements de la morphologie crânienne à l'accroissement de hauteur des dents sont tout à fait différents

de ce qu'on observe chez ceux-ci. Cette étude conduit à émettre l'hypothèse que les *Leptolophus* pourraient avoir été des animaux alertes, vivant dans des milieux plutôt ouverts, brouteurs de plantes herbacées et de feuillages au ras du sol. Elle suggère aussi une possible inadaptation des structures dentaires au régime alimentaire, responsable d'une usure rapide des dents et de nombreuses ébréchures de l'émail, mais partiellement compensée par la précoce hypsodontie, dont le développement ne serait pas, en l'occurrence, consécutif à une altération des biotopes (comme ce sera le cas à la fin de l'Eocène). Cette inadaptation pourrait avoir été responsable de la faible durée de vie du genre *Leptolophus*, dont les 3 espèces, *L. stehlini*, *L. nouleti* et *L. magnus* n. sp. sont cantonnées en effet dans le niveau MP 16. Sa dispersion géographique (limitée au sud de l'Europe occidentale, pour ce qu'on sait jusqu'à présent) et son type morphologique dentaire laissent supposer que ce genre pourrait être apparenté aux formes endémiques espagnoles de la base de l'Eocène supérieur.

SUMMARY

A strong lophodonty, an extreme heterodonty, some hypsodonty and regular overlappings of coronal cement are prominent features of the genus *Leptolophus* (Palaeotheriinae = Palaeotheriidae s.s.). The histological pattern of the teeth unusually joins type II enamel prisms, characteristic of advanced ungulates, together with archaic features, such as an almost complete lack of Hunter-Schreger zonation and a weak expanse of peritubular dentine. The skull is narrow and slender, with an elongated ante-orbital facial region, a moderately notched nasal aperture, a rather elongated post-canine diastem, parallel zygomatic arches and a fairly dorsally located squamoso-mandibular joint.

The functional analysis brings to light "ectolophodont" masticatory cycles with two phases, in which maximum power was applied, contrary to equids, on hindmost teeth; likewise, skull accommodations to increasing height of the teeth are quite different. This study leads to the assumption that *Leptolophus* may have been light mammals, living in rather open surroundings, browsing on herbaceous plants or leaves cropped close to the ground. Moreover, it appears that it could have been some inadequacy of dental structures to the dietary, which led to quick wear of the teeth and to many enamel notches, but had been somewhat balanced by the early increase of hypsodonty, not induced in such a case by a biotope deterioration (as it will happen at the end of the Eocene). This inadaptation might account for the short duration of the genus *Leptolophus*, whose the 3 species, *L. stehlini*, *L. nouleti* and *L. magnus* n. sp. are indeed confined in the level MP 16. Its geographical spreading (as far as known, South of western Europe) and the morphological pattern of its dentition suggest that this genus would have been related to early upper Eocene endemic Spanish forms.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Zahnmorphologie der Gattung *Leptolophus*, einem Vertreter der Palaeotheriinae (= Palaeotheriidae s.s.), ist gekennzeichnet durch eine ausgeprägte Lophodontie, eine extreme Heterodontie sowie stets vorhandenen Kronenzement. In der histologischen Struktur der Zähne vereinigen sich ungewöhnlicherweise Schmelzprismen des Typs II, wie sie für höher evolvierte Ungulaten typisch sind, mit archaischen Merkmalen, wie dem fast völligen Fehlen von Hunter-Schreger-Bändern und der nur schwachen Entwicklung von peritubulärem Dentin. Der Schädel ist schmal und grazil, sein anteorbitaler Gesichtsabschnitt langgezogen, die Nasenöffnung nur mäßig eingeschnitten, das postcanine Diastem relativ lang, die Jochbögen sind parallel, und das Kiefergelenk ist verhältnismäßig hoch gelegen.

Die funktionsmorphologische Analyse ergab einen zweiphasigen ectolophodonten Kauzyklus, bei dem in Gegensatz zu den Equiden der maximale Kaudruck auf den hinteren Backenzähnen lag. Außerdem erfolgten die Umkonstruktionen des Schädels in Zusammenhang mit zunehmender Kronenhöhe der Zähne in ganz anderer Weise als bei den Equiden. Die hier vorgelegte Studie führt zu der Hypothese, daß die Gattung *Leptolophus* sehr bewegliche Tiere umfaßte, welche in eher offenen

Landschaften von buschigen Pflanzen lebten oder von Blättern, die dicht über dem Boden abgezupft wurden. Die Studie ergab darüber hinaus, daß der Bau der Zähne nicht vollkommen an die Nahrung angepaßt war, was eine rasche Abrasion zur Folge hatte. Dem wirkten zahlreiche Schmelzverfälschungen der Kaufläche sowie vor allem eine frühe Zunahme der Kronenhöhe entgegen, welche nicht (wie am Ende des Eozäns) mit einer zunehmenden Austrocknung des Biotops in Zusammenhang gebracht werden kann. Diese "Inadaptation" könnte den Grund dafür bilden, daß die Gattung nach kurzer Lebensdauer bereits im Niveau MP 16 wieder ausstarb. Innerhalb der Gattung *Leptolophus* werden drei Arten unterschieden: *L. stehlini*, *L. nouleti* und *L. magnus* n. sp. Ihre geographische Verbreitung (soweit bekannt im Süden Westeuropas) und ihre Morphologie deuten darauf hin, daß sie in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung auf endemische Formen zurückgehen, wie sie ab Beginn des Obereozäns aus Spanien bekannt sind.

1 - INTRODUCTION

Longtemps confondu avec *Plagiolophus* à cause d'une ressemblance superficielle des dents, le genre *Leptolophus* en tant que tel n'a fait l'objet jusqu'à maintenant que d'une courte note préliminaire (Remy, 1965). La dentition de l'espèce *nouleti* avait été auparavant brièvement décrite par Stehlin (1904a) et depuis, le genre *Leptolophus* a bien été pris en compte dans diverses publications (notamment Franzen, 1972, Remy, 1976), mais l'ensemble des données connues à son sujet n'a jamais été regroupé dans un travail synthétique. Ayant parachevé le dégagement du crâne signalé dans la note initiale, je me propose d'en donner une description détaillée, ce qui me fournit aussi l'occasion d'une révision systématique.

<u>Formation du Castrais</u> (Viviers-lès-Montagnes, Molinier, Montespieu, La Millette, Lautrec-Gare, La Badayre, Castayral):	<i>L. nouleti</i> (1)
<u>Robiac</u> :	<i>L. stehlini</i> , <i>L. magnus</i> n.sp.
<u>Mormont-Eclepens</u> :	<i>L. stehlini</i>
<u>Le Bretou</u> (Phosphorites du Quercy):	<i>L. ?stehlini</i>
<u>Mazateron</u> (Bassin du Duero, Espagne):	<i>L. sp.</i>

Tableau 1.— Liste des gisements ayant livré des restes de *Leptolophus*.

(1) Hooker (1986) signale la présence de *L. stehlini* dans "certains gisements du Castrais". Mais, hormis les deux premiers (Viviers et Molinier), les autres n'ont livré que des restes trop fragmentaires pour suggérer une différenciation biostratigraphique entre les localités de cette formation. Jusqu'à plus ample informé, il me paraît donc préférable de continuer à regrouper tout ce matériel sous une même dénomination spécifique.

Le genre *Leptolophus* est toujours rare dans les gisements et cantonné jusqu'ici aux régions méridionales. Reconnu d'abord dans le Castrais et à Robiac, il n'a pas été signalé vers le Nord au-delà du Quercy et de Mormont-Eclepens en Suisse. Par contre, on l'a récemment retrouvé dans le Bassin du Duero en Espagne (Cuesta, 1991). Ses gisements appartiennent tous au niveau paléomammalogique MP 16.

2 - MATERIEL ET METHODES

Les listes des spécimens fossiles et des gisements concernés sont données aux tableaux 1 et 2.

Cette révision est conçue comme le prolongement d'un récent travail sur le genre *Palaeotherium* (Remy, 1992). En conséquence, les données biométriques utilisées dans les graphiques sont reprises de cette publication. J'ai seulement ajouté quelques mesures, concernant notamment *Plagiolophus ministri* de Villebramar, dont le détail est donné dans les annexes A et B. Les droites de régression figurées sur les graphiques sont les axes principaux réduits. La valeur w , parfois mentionnée dans le texte, est la transformée a -dimensionnelle d'une donnée numérique, selon Radinsky (1984); c'est le rapport entre la valeur observée et la valeur calculée d'après la fonction établie pour la variable en question: $w_i = e^{[Ln Y_i - (Ln a + b Ln X_i)]}$.

La définition des mesures est rappelée (annexe C et fig. 22). Celle des degrés d'usure est donnée au tabl. 6. Au sujet des paramètres de référence de la stature générale, voir p. 79.

Pour plus de précisions, se reporter au travail précité (1992), ou à ma thèse (1976) en ce qui concerne l'histologie dentaire.

Sigles des collections

FMO: Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc.

FPO: Université de Poitiers.

FSL: Université Claude Bernard, Lyon.

IPS: Institut Paleontològic Dr M. Crusafont, Barcelona.

MBA: Naturhistorisches Museum, Basel.

MGE: Museum d'Histoire Naturelle, Genève.

MLA: Musée géologique, Lausanne.

MST: Staatliches Museum f. Naturkunde, Stuttgart.

MTO: Museum d'Histoire Naturelle, Toulouse (Collect. Noulet).

STUS: Universidad de Salamanca.

***Leptolophus nouleti.* - Castrais.**

- MTO 105: Holotype; maxillaire sin. avec P3/-M3/ (Viviers-lès-Montagnes). (Stehlin, 1904a, pl. 12, fig. 9).
MBA Cst-301: Crâne (Molinier).
MBA Cst-237: Maxillaire dext. avec P2/-M3/ (Molinier).
MTO 96: Fragment de maxillaire avec M2/-M3/ dext. et (M1/-)M3/ sin. (Montespieu).
MBA Cst-253: Mandibule avec P2-M/3 dext. et P3-M/3 sin. (Molinier).
MTO 113: Mandibule dext. avec D/3-M/2↑ (Montespieu).
MBA Cst-148: Fragment de mandibule dext. avec P3-M/3 (La Badayre).
MBA Cst-40: Mandibule avec P3-M/3 dext. et P2-M/3 sin. (Castayral [sic = Le Sestayral?]).
MTO sans n°: I2/ sin. (Montespieu). (Stehlin, 1904a, pl. 12, fig. 3).
MBA Cst-178, MTO, FSL 5348, 5349, 5350, 5351: Dents (gisements divers).

***Leptolophus stehlini.* - Robiac.**

- FSL 5104: Holotype; maxillaire dext. avec (rac. C/)-P2/-M3/ (Remy, 1965, fig. 2).
FMO RbS-535: Fragment de maxillaire dext. avec M1/-M3/.
FMO RbS-539: Fragment de maxillaire sin. avec P4/-M3/ (probablement même individu que ci-dessus).
FMO RbS-541: Fragment de maxillaire sin. avec M1/-M2/.
FSL 5105: Fragment de maxillaire sin. avec M2/-M3/.
FMO RbS-530: Mandibule sin. avec (alv. P3-P/4)-(M/1)-(M/2)-M/3.
FMO RbS-570: Mandibule sin. avec (alv. P3-P/4)-M/1-M/3.
FSL 5216: M3/ sin. (Remy, 1965, fig. 1).
FSL 5124: M2/ dext.; 5133: M1/ dext.; FMO RbS-508: D4/ dext.; -537: P4/ sin.; -538: M3/ dext.; -540: M3/ dext.; -563: (M3/) sin.; -565: M1/ sin.; -567: M1/ dext.; -569: M2/ dext.; RbN-5041: (D4/) sin.; -5694: P3/ dext.; -5750: M3/ dext...
FSL 5109: (M/3) dext.; 5113: M/3 dext.; 5123: (M/3) sin.; FMO RbS-536: M/2 sin.; -562: M/3 dext.; -566: M/3 sin.; RbN-5696: M/3 sin.; -5749: M/3 sin...

- Mormont-Eclepens

- MLA LM-547: P4/ dext.; -568: M3/ dext.; -575: M1/ sin.; -748: (M3/) sin.; -760: (M2/) sin.;
MGE Mg-30: I1/ sin.
MLA sans n°: M/1 dext.

- Le Bretou (*Leptolophus ?stehlini*)

- FMO BRT-908: M inf. dext. (Remy, 1988, pl. 1, fig. 11).
FMO BrB-1976: Fragment de M/3 (Remy, 1988, pl. 1, fig. 3).

***Leptolophus magnus* n. sp. - Robiac**

- MBA Rb-312: Holotype; P2/-P4/ dext.
FMO RbS-564: I2/ dext.

***Leptolophus* sp.**

- STUS 8599, 11018: M2/ dext. et M3/ sin. (Mazaterón).

Tableau 2.— Principaux spécimens rapportés au genre *Leptolophus*.

3 - SYSTEMATIQUE

PERISSODACTYLA OWEN, 1848
EQUOIDEA HAY, 1902
PALAEOTHERIIDAE BONAPARTE, 1850
PALAEOTHERIINAE BONAPARTE, 1850 (1)
Genre *LEPTOLOPHUS* REMY, 1965

Espèce-type: *L. stehlini* REMY, 1965

Espèces incluses: *L. nouleti* (STEHLIN, 1904a), *L. magnus* n. sp.

Diagnose émondée:

Dentition caractérisée par une forte hétérodontie due à la réduction des prémolaires et à l'allongement des dernières molaires. Dents jugales trapézoïdales de profil, beaucoup plus allongées au niveau de la face triturante qu'au collet et très lophodontes. 3 prémolaires non molariformes, les supérieures constituées d'un cône externe et d'un cône interne réunis par 2 crêtes transverses avec un fort cingulum postérieur; P/4 avec un talonide moins haut et moins allongé que le trigonide, sans entoconide. Ectolophe des molaires supérieures aplati avec mésostyle et parastyle peu

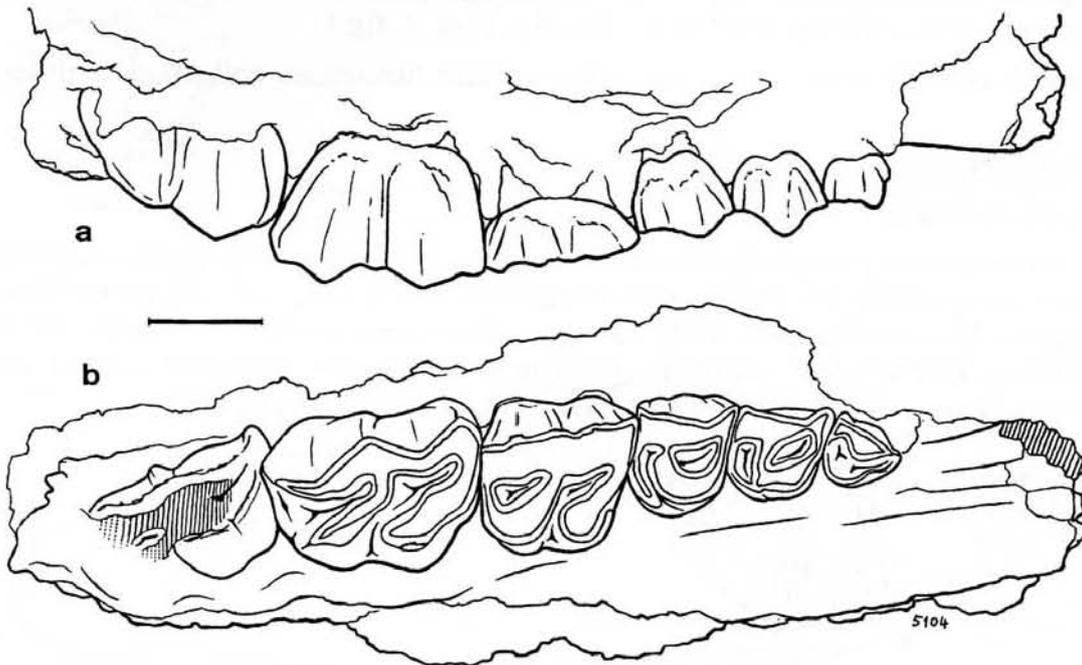


Figure 1.— *Leptolophus stehlini* (Robiac) FSL 5104 (holotype): P2/M3/ sup. dext. - a: vue labiale; b: vue occlusale. Echelle: 1 cm.

(1) Genres inclus: *Palaeotherium* CUVIER, 1804, *Plagiolophus* POMEL, 1847, *Paraplagiolophus* DEPÉRET, 1917, *Leptolophus* REMY, 1965, *Pseudopalaeotherium* FRANZEN, 1972, *Cantobrotherium* CASANOVAS & SANTAFE, 1987, *Franzenium* CASANOVAS & SANTAFE, 1989, *Metaplagiolophus* CHECA, 1994.

proéminents; paraconule et métaconule mal différenciés dans la crête allongée du protolophe et du métalophe; cingulums labiaux faibles, cingulums linguaux inexistant; pas de cingulums sur les dents jugales mandibulaires. Tendance au développement d'une hypsodontie symétrique avec des cuspidés labiales et linguales presque de même hauteur. Présence de ciment coronaire.

Structure histologique des dents très particulière: émail caractérisé par des prismes de type II et des bandes de Schreger faiblement marquées, alignées horizontalement mais très inclinées sur les coupes axiales; dentine présentant un indice péricanaliculaire faible.

Crâne relativement étroit avec un museau particulièrement mince. Echancre nasale atteignant le niveau de P2/ ou P3/, creusée aux dépens du nasal. Canal infra-orbitaire très court; diastème post-canin modérément allongé, plus long que chez *Palaeotherium*, plus court que chez *Plagiolophus* (*Paloplotherium*). Branche montante de la mandibule haute et resserrée dans la région articulaire.

***Leptolophus stehlini* REMY, 1965**

(Fig.1 à 5; pl. 1, fig.1, 2, 6; pl. 4, fig.1 à 5, 7 à 14)

Spécimen-type (holotype): FSL 5104: Maxillaire dext. avec l'alvéole de C et la série complète P2/-M3/ (Remy, 1965: fig.2. Ici: fig. 1; pl. 1, fig.1).

Gisement-type: Robiac (Gard), locus non précisé (anciennes collections), niveau MP 16.

Autres gisements: Mormont-Eclépens, Le Bretou.

Diagnose éméndée:

Hétérodontie particulièrement accentuée avec des séries prémolaires extrêmement courtes, un gradient de surface très marqué de M1 à M3, des M3 particulièrement allongées. En conséquence, PMI (2) particulièrement faible (de l'ordre de 45 au maxillaire). Hypsodontie maximale (hauteur des couronnes atteignant 21mm); ciment coronaire épais. Echancre nasale relativement profonde (jusqu'à P3/).

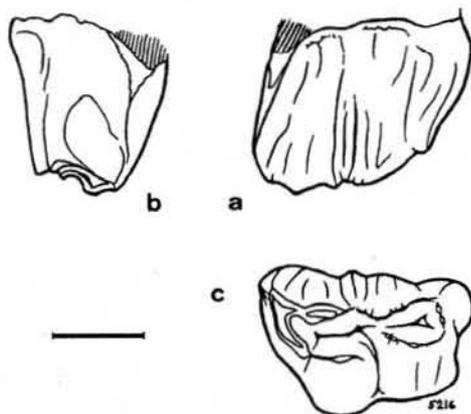


Figure 2.— *Leptolophus stehlini* (Robiac) FSL 5216: M3/ sup. sin. - a: vue labiale; b: vue mésiale; c: vue occlusale. Echelle: 1 cm.

(2) $PMI = L_{P2-P4} / L_{M1-M3} \times 100$ (Franzen, 1968).

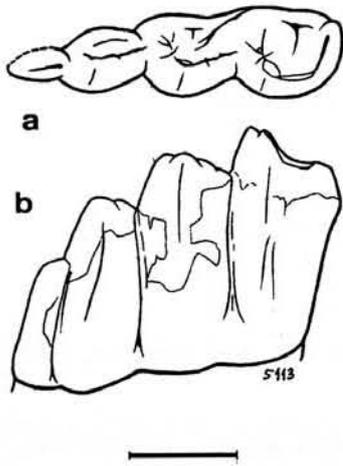


Figure 3.— *Leptolophus stehlini* (Robiac) FSL 5113: M/3 inf. dext. aberrante. - a: vue occlusale; b: vue labiale. - Echelle: 1 cm.

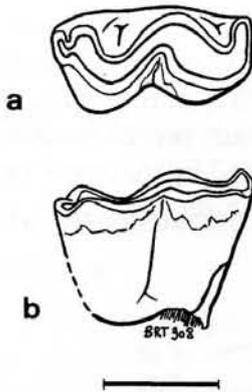


Figure 4.— *Leptolophus stehlini* (Le Bretou) FMO BRT-908: /M inf. dext. - a: vue occlusale; b: vue labiale. Echelle: 1 cm.

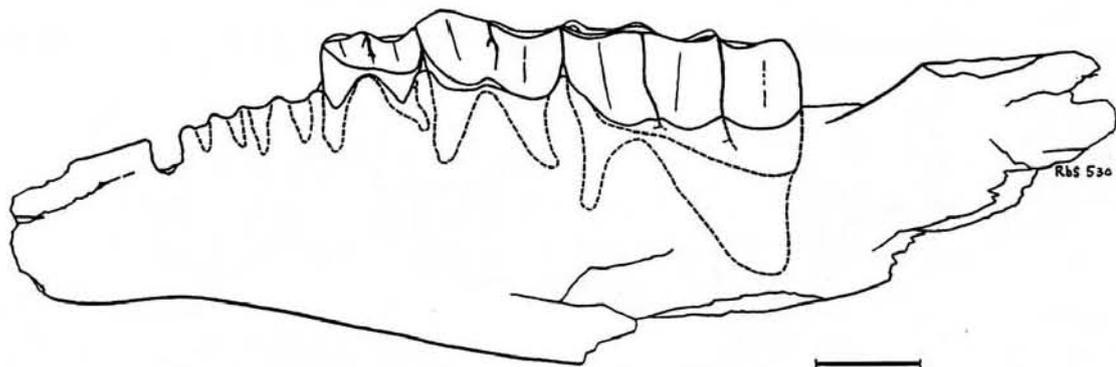


Figure 5.— *Leptolophus stehlini* (Robiac-Sud) FMO RbS-530: mandibule sin. avec M/1-M/3. - Vue labiale. Les tracés des racines ont été réalisés à partir d'une radiographie. Echelle: 1 cm.

***Leptolophus nouleti* (STEHLIN, 1904a)**
 (Fig. 6 à 8, 11; pl. 1, fig. 3, 7, 8; pl. 2; pl. 3; pl. 5)

Synonymie:

- Paloplotherium minus* in Noulet, 1863.
- Paloplotherium codiciense* (NOULET, d'après Stehlin, 1904a)
- Plagiolophus nouleti* STEHLIN, 1904a
- Plagiolophus cf minor* p.p. in Stehlin, 1904a

Spécimen-type (holotype): MTO 105: Maxillaire sin. avec P3/-M3/ (Stehlin, 1904a, pl. 12, fig. 9. Ici: fig. 6; pl. 1, fig. 3).

Gisement-type: Viviers-lès-Montagnes (Tarn), formation du Castrais, niveau MP 16.

Autres gisements: diverses localités du Castrais (voir tabl. 2).

Diagnose émendée:

Espèce de taille voisine de *L. stehlini* (longueur basale du crâne LBCT (3) estimée à 180mm), mais moins spécialisée: prémolaires moins réduites, molaires postérieures moins grosses et moins allongées; en conséquence, PMI plus élevés, de 54 à 59. Hypsodontie moins nette: hauteur des couronnes ne dépassant probablement pas 17mm. Liaison métalophe-ectolophe moins nette sur les molaires. Echancre nasale relativement peu profonde, ne dépassant pas P2/, sans participation du maxillaire à son rebord.

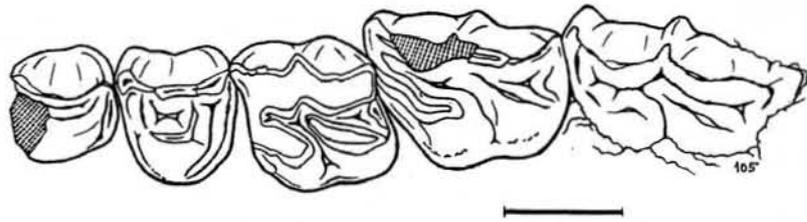


Figure 6.— *Leptolophus nouleti* (Viviers-lès-Montagne) MTO 105 (holotype): P3/-M3/ sup. sin. - Vue occlusale. Echelle: 1 cm.

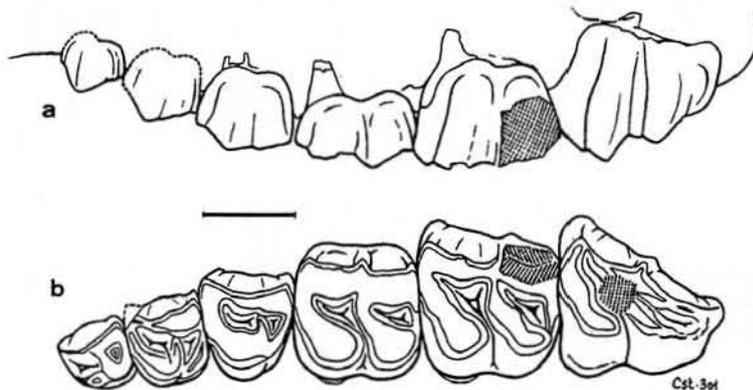


Figure 7.— *Leptolophus nouleti* (MOLINIER) MBA Cst-301 (pars): P2/-M3/ sup. sin.
 a: vue labiale; b: vue occlusale.
 Echelle: 1 cm.

(3) voir Annexe C

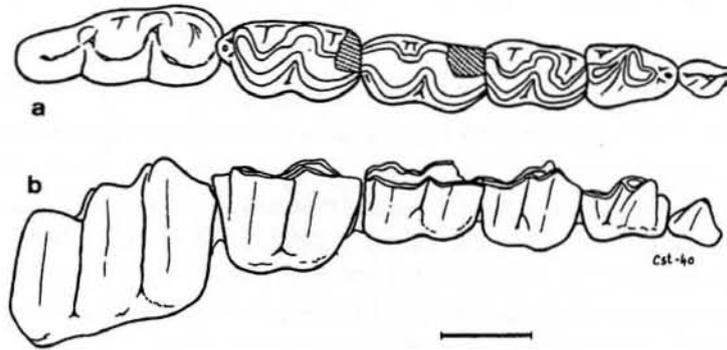


Figure 8.— *Leptolophus nouleti* (CASTAYRAL) MBA Cst-40 (pars): série de dents jugales (P/2 sin. retournée, P/3-M/3 dext.) - a: vue occlusale; b: vue labiale. Echelle: 1 cm.

***Leptolophus magnus* n. sp.**

(Fig. 9, 10; pl. 1, fig. 5)

Spécimen-type (holotype): MBA Rb-312, fragment de maxillaire dext. avec P2/-P4/ (fig. 9; pl. 1, fig. 5).

Gisement-type: Robiac (Gard), locus non précisé, niveau MP 16.

Diagnose:

Espèce de grande taille; série des prémolaires plus longue que chez *L. nouleti* de près de 30 % et que chez *L. stehlini* de près de 50% (env. 35 mm au lieu de 27 et 23 respect.). Les prémolaires supérieures sont un peu moins larges transversalement que chez les autres espèces avec un gradient de taille de P2/ à P4/ plus faible; leur cingulum postérieur est particulièrement élargi.

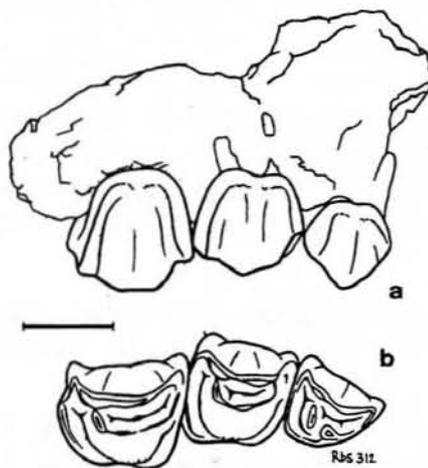


Figure 9.— *Leptolophus magnus* n. sp. (Robiac) MBA Rb-312 (holotype): P2/-P4/ sup. dext. - a: vue labiale; b: vue occlusale. Echelle: 1 cm.

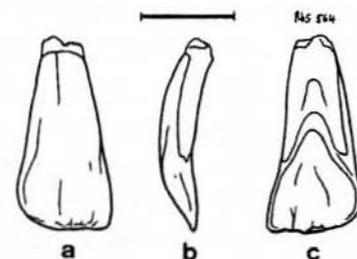


Figure 10.— *Leptolophus magnus* n. sp. (Robiac-Sud) FMO RbS-564: I2/ sup. dext. - a: vue labiale; b: vue mésiale; c: vue linguale. Echelle: 1 cm.

4 - MORPHOLOGIE ET HISTOLOGIE DENTAIRES

4-1 Morphologie dentaire (fig. 1 à 10; pl. 1; pl. 2, fig. 2, 3; pl. 3, fig. 2).

La dentition des 3 espèces de *Leptolophus* n'est qu'incomplètement connue. Si les molaires sont assez bien représentées dans les collections, sauf chez *L. magnus*, les prémolaires le sont beaucoup moins dans l'ensemble et il est difficile de se faire une idée de leur variabilité. Quant aux dents antérieures et aux dents de lait, elles sont presque toutes inconnues (v. tabl. 2). L'espèce *stehlini* étant la plus caractérisée va être la base de la description ci-dessous; j'indiquerai à la suite les différences affectant les deux autres taxons.

La dentition de *Leptolophus* se singularise en premier lieu par son hypsodontie. L'indice de la M/3 (Janis 1988) y atteint 2,5 (tabl. 7); il semble par ailleurs qu'au niveau des molaires supérieures le rapport H/L devait approcher ou même légèrement dépasser 1 (du moins sur les M2/ et M3/, car la M1/ FSL 5133 n'atteint que 0,76). Ces indices ne dénotent évidemment qu'une hypsodontie modérée puisque les équidés hypsodontes atteignent des valeurs de 5,7 à 8,7 pour les M/3 et couramment de 2,5 à 4 pour les M/, et même jusqu'à 10 chez *Pseudhipparion* (Webb et Hulbert, 1986). Mais, à la différence des autres paléothériinés, c'est une hypsodontie presque symétrique; les cuspidés linguales sont à peine moins hautes que les labiales, et par suite, la paroi labiale des molaires supérieures n'est que faiblement convexe, leur paroi linguale à peine concave. Chez *L. nouleti* toutefois, l'hypsodontie était sans doute un peu moins prononcée: les cuspidés linguales sont nettement plus concaves et la hauteur maximale des dents ne semble pas avoir dépassé 17 mm contre 21 chez *L. stehlini*, pour des dimensions très voisines par ailleurs.

Une hétérodontie très accentuée caractérise aussi cette dentition: les prémolaires, au nombre de 3, sont courtes et non molarisées; elles sont associées à des M3 très allongées au contraire. Par suite, les index PMI ($L_{P2-P4} / L_{M1-M3} \times 100$) sont très faibles; au maxillaire, 45,3 chez *L. stehlini*; c'est la valeur la plus faible observée chez les paléothériidés. *L. nouleti* est un peu moins spécialisé de ce point de vue, avec des PMI de 53,7 à 58,7, du même ordre que ceux des plagiolophes (tabl. 3 et 4).

L'affaiblissement de l'indice PMI constaté ainsi chez l'espèce la plus progressive laisse d'ailleurs supposer que la petite taille des prémolaires de *Leptolophus* pourrait être, plutôt qu'une réminiscence archaïque, un caractère acquis secondairement, consécutif à une véritable régression de ces dents, de manière analogue à ce qui s'est produit vraisemblablement aussi chez *Plagiolophus* (Stehlin, 1904a: 463; Hooker, 1986: 371).

La dentition de *Leptolophus* est enfin extrêmement lophodonte, avec des crêtes hautes et minces (d'où le nom donné au genre) dans lesquelles les cuspidés sont mal individualisées ou même indiscernables.

Du ciment, qui devait se déposer assez tard ontogéniquement, recouvre les couronnes à partir du collet, d'une couche d'autant plus épaisse qu'il s'agit de dents plus postérieures, d'abord au niveau des parois externes et jusqu'à combler parfois les profondes vallées intercuspidiennes.

	L _{P2/-M3/}	L _{P2/-P4/}	L _{M1/-M3/}	PMI (1)
<i>L. nouleti</i> MBA Cst-301	70,3	27,1	46,2	58,7
<i>L. stehlini</i> FSL 5104	71,4	23,0	(50,8)	(45,3)
<i>L. magnus</i> MBA Rb-312		35,0		

		N	L-V	L ⁽²⁾ X̄	s	V	N	L-V	I ⁽³⁾ X̄	s	V	N	L-V	D ⁽⁴⁾ X̄	s	V	N	L-V	d ⁽⁵⁾ X̄	s	V
P2/	<i>L. nouleti</i> (6)	2	7,4-7,8	7,6			2		7,6			2	7,8-8,4	8,1			2	8,1-8,5	8,3		
	<i>L. stehlini</i> (7)	1		6,7			1		6,4			1		7,2			1		6,7		
	<i>L. magnus</i> (8)	1		10,6			1		9,9			1		10,9			1		10,2		
P3/	<i>L. nouleti</i>	3	8,3-9,0	8,7			3	10,0-11,7	11,0			3	10,1-11,9	10,9			3	11,9-12,9	12,3		
	<i>L. stehlini</i>	1		8,1			1		9,5			1		10,2			1		10,6		
	<i>L. magnus</i>	1		11,7			1		12,7			1		14,7			1		12,5		
P4/	<i>L. nouleti</i>	3	9,7-10,7	10,3			3	12,4-13,3	12,8			3	12,4-14,2	13,3			3	13,0-14,6	13,6		
	<i>L. stehlini</i>	3	8,3-8,6	8,4			3	11,2-12,4	11,9			3	11,4-13,1	12,2			3	11,4-12,3	11,8		
	<i>L. magnus</i>	1		13,6			1		13,2			1		16,3			1		13,5		
M1/	<i>L. nouleti</i>	4	9,8-14,3	12,3			3	13,9-16,0	15,0			3	16,9-18,0	17,3			3	14,3-17,3	16,2		
	<i>L. stehlini</i>	7	9,9-16,0	12,4	2,04	16,4	7	13,4-16,0	15,0	0,93	6,2	6	15,7-18,4	16,7	1,01	6,0	7	15,3-16,3	15,7	0,42	2,6
	<i>L. magnus</i>	-		-			-		-			-		-			-		-		
M2/	<i>L. nouleti</i>	3	14,8-16,6	15,9			4	14,3-18,3	16,3			4	18,5-20,0	19,4			4	16,3-19,4	18,0		
	<i>L. stehlini</i>	7	13,5-19,3	17,4	1,88	10,8	7	14,3-16,9	16,0	0,88	5,5	7	18,3-20,9	19,8	0,95	4,8	7	17,0-19,9	18,2	0,94	5,1
	<i>L. magnus</i>	-		-			-		-			-		-			-		-		
M3/	<i>L. nouleti</i>	4	19,6-23,4	21,1			4	13,9-17,8	16,1			4	19,4-22,4	20,6			4	15,5-17,6	16,6		
	<i>L. stehlini</i>	6	21,0-24,9	23,2	1,28	5,5	5	14,0-18,0	15,8	1,43	9,0	6	20,5-23,6	22,5	1,40	6,2	6	18,1-21,3	19,0	1,23	6,5
	<i>L. magnus</i>	-		-			-		-			-		-			-		-		

Tableau 3.— Mesures des dents jugales supérieures chez *Leptolophus* (Le Castrais et Robiac).

N: nombre de spécimens.- L-V: limites de variation.- X̄: moyenne.- s: écart-type.- V: coefficient de variation.

- (1) Indice prémolaire/molaire = $L_{P2/-P4/} / L_{M1/-M3/} \times 100$.- (2) L: longueur maximale de l'ectolophe.- (3) I: largeur mesurée parallèlement à la face antérieure (à la face postérieure pour P2/).- (4) D: diamètre maximal du parastyle à l'hypocône.- (5) d: diamètre perpendiculaire à D.- (6) Spécimens du Castrais.- (7) Spécimens de Robiac.- (8) Holotype.

Les **molaires supérieures** ont une forme trapézoïdale, à la fois en vue triturante, avec un contour lingual plus court que le contour labial (au moins sur les dents peu usées), et en vue latérale pour ce qui est des M1/ et M2/, avec un bord triturant beaucoup plus allongé sagittalement que le collet. M3/ diffère sur ce point en ce sens qu'elle est très allongée au collet en direction distale; cette dent est donc relativement étroite dans le sens transversal. Il en va de même pour les faces triturantes des M1/ et M2/ tant qu'elles restent peu abrasées. Chez *L. nouleti*, l'allongement de la M3/ est généralement moins accentué.

L'ectolophe, relativement aplati, est remarquable par le caractère le plus souvent mal défini, irrégulier et onduleux des reliefs, comparativement aux autres genres de paléothériidés (fig. 2a). Le cingulum labial, étroit, est le plus souvent réduit à un mince bourrelet mal délimité. Le parastyle, débordant vers l'extérieur (plutôt que vers l'avant), présente un développement variable: parfois assez fort chez *L. nouleti*, il est généralement peu proéminent chez *L. stehlini*. Le mésostyle est mince, peu saillant, plus ou moins irrégulier, et il s'estompe à l'approche du collet. On note une vague costulation à l'aplomb des cuspides.

On peut considérer que les conules intermédiaires sont bien développés, à cause de l'épaisseur des crêtes transverses à leur niveau, quoiqu'ils ne soient pas nettement délimités. Protocône et hypocône ont un contour arrondi à la base de la couronne et sont au contraire très aplatis et allongés sagittalement au niveau des faces triturantes. Par suite, l'aspect des lophes se modifie fortement au fur et à mesure de la réduction de hauteur de la couronne, plus encore que chez les autres paléothériinés. Raccordés à l'ectolophe respectivement en face du para- et du mésostyle, protolophe et métalophe sont arqués vers l'arrière et d'épaisseur assez constante sur les dents peu usées. Avec le progrès de l'abrasion, ils tendent à devenir plus transverses et fortement épaissis du côté lingual. Chez *L. nouleti* les conules sont un peu mieux individualisés et le métaconule se relie plus tardivement à l'ectolophe.

Il n'y a pas de cingulum palatin, mais un vague bourrelet à la base des couronnes, prolongé parfois par un cingulum antérieur fin et qui peut s'élever jusqu'à proximité du plan triturant. Le contour arrière de la M3/ a un aspect variable par suite du développement éventuel d'un hypostyle plus ou moins bien individualisé et globuleux, qui peut combler la concavité présente derrière métastyle et hypocône, jusqu'à former une crête continue entre ces deux éléments (fig. 2 et 7). On retrouve une sorte de crête hypostyloïde analogue à l'arrière de M1/ et M2/.

Les **prémolaires supérieures** sont relativement étroites, allongées transversalement (sur le type de *L. magnus* cependant, elles sont un peu moins étroites, et paraissent même presque carrées, mais c'est dû en partie à un écrasement qui a réduit les dimensions transversales). L'ectolophe est dépourvu de mésostyle; le cingulum labial est à peine soupçonné. Para- et métastyle sont peu proéminents chez *L. stehlini*, ils le sont davantage chez *L. nouleti* et plus encore chez *L. magnus*.

Sur P3/ et P4/ deux côtes externes, parallèles et très rapprochées, (et une indentation du bord libre de l'ectolophe pour ce qui est des prémolaires non usées) constituent l'indice d'une subdivision de la cuspide labiale; chez *L. nouleti*, ces reliefs peuvent se retrouver sur le versant lingual de l'ectolophe. Toutefois, sous l'effet de l'abrasion par le trigonide élevé des dents inférieures, le bord triturant de la muraille

	$L_{P/2-M/3}$	$L_{P/2-P/4}$	$L_{M/1-M/3}$	PMI (1)
<i>L. nouleti</i>				
MBA Cst-253	74,2	26,2	48,8	53,7
MBA Cst-40	75,8	27,0	49,2	54,9

		L (2)					l ₁ (3)					l ₂ (4)					l ₃ (5)					
		N	L-V	\bar{X}	s	V	N	L-V	\bar{X}	s	V	N	L-V	\bar{X}	s	V	N	L-V	\bar{X}	s	V	
P/2	<i>L. nouleti</i>	2	6,1-7,2	6,7							1		4,4									
	<i>L. stehlini</i>	-		-							-		-									
P/3	<i>L. nouleti</i>	3	8,9-10,2	9,5							3	5,8-7,0	6,2									
	<i>L. stehlini</i>	-		-						-		-										
P/4	<i>L. nouleti</i>	3	10,8-11,5	11,1			3	6,7-7,0	6,9			3	7,1-7,4	7,3								
	<i>L. stehlini</i>	-		-			-		-		-		-									
M/1	<i>L. nouleti</i>	4	11,3-14,5	12,7			4	6,9-8,2	7,7			4	7,9-8,5	8,2								
	<i>L. stehlini</i>	2	9,6-10,5	10,1			1		7,3			1		8,3								
M/2	<i>L. nouleti</i>	3	15,0-16,3	15,5			3	8,5-9,0	8,8			3	8,6-8,8	8,7								
	<i>L. stehlini</i>	3	13,1-18,5	15,8			3	8,1-8,9	8,5			3	8,5-9,2	8,9								
M/3	<i>L. nouleti</i>	4	22,8-26,8	24,2			4	8,3-10,1	9,1			3	7,4-8,3	7,9			3	5,8-6,3	6,0			
	<i>L. stehlini</i>	7	23,7-30,9	27,3	2,34	8,6	7	8,2-9,8	9,0	0,55	6,1	7	7,5-8,8	8,1	0,45	5,5	7	5,7-7,4	6,6	0,58	8,7	

Tableau 4.- Mesures des dents jugales inférieures chez *Leptolophus* (Le Castrais et Robiac).

N: nombre de spécimens.- L-V: limites de variation.- \bar{X} : moyenne.- s: écart-type.- V: coefficient de variation.

(1) Indice prémolaire/molaire = $L_{P/2-P/4} : L_{M/1-M/3} \times 100$.- (2) L: longueur maximale mesurée parallèlement au plan occlusal.- (3) l₁: largeur du trigonide.- (4)

l₂: largeur du talonide.- (5) l₃: largeur de l'hypoconulide de M/3.

externe des prémolaires supérieures ne comporte généralement plus qu'une seule pointe, avec une facette d'usure élargie sur son versant postérieur.

Le protocône est allongé dans un plan parasagittal, de telle sorte que, sur les dents intactes, la face triturante est réduite à 2 crêtes parallèles resserrées; avec le progrès de l'usure se forme un protolophe arqué, relié au parastyle, et dans lequel protocône et paraconule sont indiscernables. Le métaconule, relié à l'arrière du protocône, s'étire en direction du métacône; chez *L. nouleti* son développement est variable, il peut être moins allongé et même séparé du protocône.

Le cingulum interne, plus ou moins marqué, se relève à l'avant et à l'arrière en direction triturante; le cingulum antérieur est net mais très fin; le postérieur est beaucoup plus remarquable, il est très haut, relativement épais et rapidement écrêté par l'usure.

La P2/ est moins allongée transversalement que les autres prémolaires; elle est relativement grosse chez *L. magnus*. A cause de la forme triangulaire de la dent, la muraille externe est oblique en avant vers l'intérieur; on n'y observe qu'une seule cuspide, soulignée par une forte convexité labiale; toutefois, chez *L. magnus*, une légère ondulation du versant interne rappelle le dédoublement de la cuspide des P3/ et P4/. Le protocône, déporté en avant, est proéminent sur la P2/ de *L. nouleti* et *L. magnus*; chez *L. stehlini* au contraire, il n'y a qu'une crête continue qui court du parastyle au bord postérieur, arrondi, de la dent, sans cuspide individualisée. Le cingulum postérieur, appliqué contre la P3/, délimite l'arrière d'un large bassin où se reconnaît, quand la dent n'est pas trop abrasée, un métaconule bas, arrondi (Cst 237) ou allongé (Rb-312).

Les **molaires inférieures** sont, comme les dents jugales supérieures, trapézoïdales à petite base cervicale, en vue latérale. Ce sont des dents étroites transversalement; les croissants du trigonide et du talonide sont peu creusés du côté lingual et parfois assez aplatis ou légèrement dissymétriques par suite du raccourcissement et de l'alignement transverse des lophides (protolophide et hypolophide). Si on fait le rapport entre les largeurs des M2/ et M/2, l'index d'anisodontie (Fortelius, 1985: 51 et fig. 28) est assez élevé, 1,88 en moyenne pour les molaires de Robiac, bien dans la norme des ongulés trilophodontes (tabl. 11).

Par ailleurs, le métaconide n'est pas dédoublé; le métalophide en est séparé sur les dents intactes. Il n'y a pas de cingulums. M/1 et M/2 sont pourvues d'un hypoconulide bien développé au sommet de la couronne; l'abrasion le fait assez rapidement disparaître à cause du rétrécissement cervical de la dent (chez *Plagiolophus*, l'hypoconulide remonte moins haut, mais il est conservé même en cas de forte usure). Les M/3 sont extrêmement allongées, comme leurs homologues du maxillaire, surtout chez *L. stehlini*. Une M/3 de Robiac est même pourvue d'un "post-hypoconulide" formant un 4ème lobe! (fig. 3). L'hypoconulide des M/3 est très aplati, à peine crescentiforme.

Les **prémolaires inférieures** ne sont connues que chez *L. nouleti*; les couronnes de P/3 et P/4 sont dominées par la crête élevée du protolophide aligné transversalement et qui devait s'engrener dans le bassin de la prémolaire supérieure de rang précédent. Les deux lobes de la P/4 sont crescentiformes mais le talonide est un peu plus court, comme pincé, et moins haut. La P/3 possède une crête antérieure courte avec un petit paraconide aligné sur le protoconide; son talonide incomplet et bas est dépourvu

d'entoconide. La P/2 de Cst-40 est une dent simple, comportant une seule cuspide légèrement déportée vers l'avant; celle de Cst-237 possède en outre un petit paraconide et une très courte crête distale.

En fait de **dentition lactéale**, une petite dent maxillaire, Rbs-508, a l'apparence d'une molaire en miniature (L: 10,4; l: 10,9; D: 12,7; d: 12,0). Le mésostyle est fin et décalé vers l'arrière: il se raccorde au cingulum à l'aplomb de la racine disto-labiale; il y a un bourrelet cingulaire interne. C'est une dent assez basse, mais on ne peut pas estimer quel a été son degré réel d'hypsodontie, à cause de l'usure. L'émail est mince; il s'agit probablement d'une D4/ et c'est la seule molaire de lait supérieure disponible aujourd'hui.

La D/3 et la D/4 de la mandibule MTO 113 sont des dents molariformes assez petites, au collet pourvu d'un bourrelet cingulaire labial mal délimité et surmontant des racines très divergentes; elles sont malheureusement trop abrasées pour permettre d'autres observations.

En ce qui concerne les **dents antérieures**, je n'ai eu connaissance que de 3 incisives. Il s'agit de dents spatulées, fortement convexes du côté labial. Le revêtement d'émail lingual, délimité par un très fin cingulum interne qui se prolonge de part et d'autre jusqu'au bord libre de la dent, présente une hauteur conforme aux incisives des autres paléothériidés. Par contre, l'émail de la face labiale est beaucoup plus étendu en direction radiculaire et la hauteur de couronne est presque doublée de ce côté (tabl. 5).

L'aspect de ces dents évoque ainsi un peu les incisives à croissance continue des rongeurs, courbes et recouvertes d'émail sur une seule face. Mais le collet labial, dépourvu de cingulum, est ici rétréci, plus étroit que le bord libre et prolongé par une minuscule racine. Hypsodontie et étroitesse des collets sont 2 caractères diagnostiques du genre *Leptolophus*; ils donnent donc toute certitude quant à la détermination de ces 3 incisives.

	L ₁ (1)	L ₂ (2)	l (3)	H ₁ (4)	H ₂ (5)	H ₁ /L ₁ (6)
<i>L. nouleti</i> I2/ MTO (sans n°)	7,6	3,2	3,5	15,0	9,2	1,97
<i>L. stehlini</i> I1/ Mg-30	8,2	3,8	4,1	17,5	11,9	2,13
<i>L. majus</i> I2/ RbS-564	9,8	5,4	3,8	20,5	13,0	2,09

Tableau.5.— Mesures des incisives de *Leptolophus*.

- (1) L₁: longueur mésio-distale du bord libre;
- (2) L₂: longueur mésio-distale au collet;
- (3) l: largeur antéro-postérieure maximale;
- (4) H₁: hauteur coronaire labiale;
- (5) H₂: hauteur coronaire linguale;
- (6) H₁/L₁: indice d'hypsodontie.

Par contre, leur position sur l'arcade est incertaine et ne peut qu'être supposée par analogie de forme avec les incisives des genres voisins. La dent de Montespieu, figurée par Stehlin comme une I/1 dext. (et attribuée alors à *Plagiolophus* cf. *minor*) me semble être plutôt une incisive supérieure gauche, d'après sa face d'usure et plus précisément une I2/ sin. d'après sa légère dissymétrie. Une obliquité identique affecte Rbs-564, attribuée à l'espèce *magnus* en raison de sa grande taille, et qui pourrait donc être une I2/ dext. La Mg-30 du Mormont, moins oblique, est probablement une I1/ sin.

	<u>Supérieures</u>	<u>Inférieures</u>
0	Absence totale d'usure (germe ou dent encore non fonctionnelle)	
1	Dentine exposée au niveau du paracône, du paraconule et de la précrista du métacône	Dentine exposée sur le trigonide; début d'usure du talonide sans exposition de la dentine
2	Dentine exposée sur le protocône et le métalophe; cingulum postérieur intact	Croissant de dentine exposée sur tout le talonide
Perte de 2/5 de hauteur		
3	Les facettes d'usure des lophes, du protocône et de l'hypocône restent allongées et très obliques; usure du cingulum postérieur	Usure de l'hypoconulide
Dent réduite au 1/3 de sa hauteur		
4	Les lophes sont pratiquement transverses, les faces d'usure du protocône et de l'hypocône rondes	Disparition de l'hypoconulide sur M/1 et M/2
Dent usée presque jusqu'au collet		
5	Coalescence de toutes les surfaces d'usure dentinaire; seuls subsistent 1 ou 2 îlots d'émail	Large surface de dentine à peine indentée au niveau de la vallée médiane

Tableau 6.- Définition des stades d'usure des dents jugales chez *Leptolophus*.

Principaux caractères distinctifs de la morphologie dentaire de *Leptolophus* comparativement aux autres paléothériidés

Hypsodontie véritable (symétrique) quoique modérée.

cuspidés internes aussi hautes que les externes.

incisives remarquablement allongées.

Hétérodontie accentuée avec des PMI pouvant descendre jusqu'à 45,3.

Corrélativement:

Régression des prémolaires.

absence de P1.

prémolaires petites; les supérieures allongées transversalement.

non molarisées:

une seule pointe labiale pour les P sup. (malgré réminiscence d'une subdivision de l'ectolophe -parfois même sur P2/-).

absence d'hypocône.

absence d'entoconide sur P/3.

Macrodontie des molaires.

M1 et M2 trapézoïdales en vue latérale.

M3 relativement grosses et très allongées.

Lophodontie accentuée avec notamment perte d'individualité des conules des M sup.

Cingulums labiaux et linguaux faibles ou inexistantes.

Cingulums postérieurs très développés sur les M sup. et surtout sur les P sup.

Orientation presque parasagittale des lophes sur les M sup. fraîches.

Ectolophe des M sup. aplati mais irrégulièrement onduleux avec des mésostyles faibles.

Croissants des dents jugales inf. dissymétriques par suite de l'alignement transversal des proto- et métaconide et éventuellement des hypo- et entoconide.

Abondance de ciment coronaire.

	M1/				M2/				M3/			
	U (1)	H (2)	L (3)	H/L	U	H	L	H/L	U	H	L	H/L
<i>nouleti</i> MTO 105					1,5	13,5	16,6	0,81				
<i>stehlini</i> FSL 5216									0,5	19,9	19,5	1,02
RbS-538									1	17,8	21,4	0,83
RbS-563									1	19,0	18,5	1,03
FSL 5104					2,5	14,4	19,3	0,75				
FSL 5133	0	12,2	16,0	0,76								

	M/3			
	U	h (4)	l (5)	h/l (6)
<i>nouleti</i> MBA Cst-162	1 (7)	18,5 (7)	10,1	1,83
<i>stehlini</i> RbS-562	2	18,2	9,1	2,00
FSL 5113	0	21,6	8,6	2,51
RbN-5696	0,5	20,2	8,2	2,46

Tableau 7.—Evaluation de l'hypsodontie chez *Leptolophus*.

- (1) Degré d'usure. Voir tabl. 6
- (2) Hauteur de l'ectolophe
- (3) Longueur de l'ectolophe mesurée au niveau de la face triturante
- (4) Hauteur du protoconide
- (5) Largeur maximale (trigonide)
- (6) Indice d'hypsodontie selon Janis (1988)
- (7) Mesures à l'hypoconide.

4-2 Histologie dentaire (pl. 4, fig. 1 à 8)

La structure histologique des dents a été étudiée en microscopie photonique chez *L. stehlini* sur 2 molaires de Robiac (une M/3 et une M3/) à partir de répliques de surface, de lames minces observées en lumière polarisée et de microradiographies (Remy, 1976). D'autre part, un fragment dentaire du Bretou (Phosphorites du Quercy) s'est révélé posséder une structure adamantine analogue (Remy, 1988), ce qui a permis de le rapprocher du même taxon. Certaines particularités histologiques de l'émail et de la dentine présentent en effet une bonne caractérisation et sont par ailleurs susceptibles de contribuer à une meilleure compréhension de la spécificité du système masticatoire de ces animaux. Dans l'attente d'une réactualisation de ces recherches (travail en cours), voici un bref rappel des résultats obtenus précédemment (Remy, 1976).

4-2-1 *Email*

On y a retrouvé uniquement des prismes du type 2 de Boyde, c'est à dire des prismes de section ovale, alignés régulièrement selon le grand axe de leur section, et qui sont caractéristiques des ongulés évolués.

La superficie moyenne des sections prismatiques passe de $18\mu^2$ env. à proximité de la limite amélo-dentinaire à $52\mu^2$ à la surface de la dent (avec des variations de 44 à $72\mu^2$) (pl. 1, fig. 8). Ce type d'amplification des prismes de la profondeur vers l'extérieur est habituelle chez les mammifères, mais on retiendra qu'elle est plus importante ici que chez les autres paléothériidés dont les prismes sont nettement moins vastes près de la surface.

L'orientation et l'agencement des prismes présentent aussi une grande spécificité. La zone interne, dépourvue de bandes de Schreger, qui atteint jusqu'à 12% de l'épaisseur totale de l'émail, est particulièrement développée. Les prismes sont fortement inclinés en direction triturante, notamment dans la zone interne où ils font un angle de 55 à 57° par rapport à la limite amélo-dentinaire, angle plus élevé que chez tous les autres Equoidea, à l'exception des équins. Ces deux particularités de la zone interne de l'émail pourraient être corrélées avec les progrès de l'hypsodontie (Remy, 1976: 62).

Leptolophus se caractérise aussi par un développement extrêmement atténué des bandes de Schreger dans la partie moyenne de l'émail. Il s'agit d'une zonation interne de l'émail, liée à des différences d'orientation entre des groupes de prismes, sectionnés longitudinalement (parazonies) ou obliquement (diazonies), que l'on observe sur les coupes. Les bandes de Schreger, horizontales comme chez les autres paléothériidés, sont assez bien visibles en zones concentriques sur les coupes horizontales, mais à peine perceptibles dans le plan vertical, à cause de la valeur exceptionnellement faible des divergences angulaires entre para- et diazonies, qui ne dépasse pas $9,5^\circ$ au lieu de 45 à 54° chez *Palaeotherium* et *Plagiolophus*; c'est de loin la valeur la plus faible observée chez les Equoidea. Elle pourrait avoir été responsable de nombreuses ébréchures des dents (voir plus loin), dans la mesure où l'on admet que le développement des bandes de Schreger a pour effet de limiter la propagation des microfissures consécutives aux stress masticatoires.

4-2-2 *Dentine*

Au niveau de ce tissu également, diverses particularités contribuent à individualiser *Leptolophus* par rapport aux genres voisins. Ainsi la densité des canalicules dentinaires, observée à mi-épaisseur de la dentine est généralement plus grande (autour de 19000 par mm², au lieu de 10500 chez *Palaeotherium* et 13700 chez *Plagiolophus*). Le diamètre maximal des sphérolithes de la dentine intercanaliculaire est en moyenne plus petit que chez *Plagiolophus* et du même ordre que chez *Palaeotherium*.

Mais la différenciation la plus importante concerne la dentine péricanaliculaire (DP); il s'agit d'une zone hyperminéralisée, bien délimitée, entourant comme un manchon la lumière des canalicules dentinaires. C'est une structure modernisée, propre aux mammifères, et d'acquisition relativement récente, qui a eu pour effet d'augmenter la dureté globale de la dentine (Bradford, 1967). J'ai pu mettre en évidence son développement progressif chez les équidés au cours du Tertiaire, depuis les hyracothères chez qui l'indice I_{DP} est parfois nul, jusqu'aux formes modernisées où il peut s'élever jusqu'à 67 (Remy, 1972). Les paléothériidés se révèlent précoces à ce sujet, puisqu'ils atteignent les taux les plus importants de DP dès l'Eocène supérieur, bien avant les équidés.

Or *Leptolophus* se singularise par un indice très faible ($I_{DP} = 19$), plus dans les normes des pachynolophinés (0 à 27) que des paléothériinés (33 à 67, à l'exception du primitif *Paraplagiolophus*: $I_{DP} = 6$). Si l'on s'en tient au seul niveau biochronologique d'où provient le *Leptolophus* considéré (Robiac), on constate que *Palaeotherium castrense* y atteint déjà un indice de 33, *P. siderolithicum* de 49 et *Anchilophus desmaresti* de 21 (pl. 4, fig. 5, 6).

Ce faible indice I_{DP} chez *Leptolophus* est d'autant plus surprenant que 2 autres des caractéristiques de ce genre, hypsodontie relativement avancée et petitesse des sphérolithes dentinaires sont habituellement associées à des taux élevés de DP (Remy, 1976, tabl. 33, 37).

4-2-3 *Commentaires*

L'étude de la microstructure des tissus dentaires calcifiés au microscope photonique est quelque peu critiquée actuellement et délaissée au profit des examens en microscopie électronique. Ainsi pour le calcul de l'indice de DP, Frank et al. (1987) reprochent aux microradiographies leur manque de netteté dû au grain du film employé. Mais, pour autant que, dans un travail donné, toutes les espèces sont traitées de la même manière, et que l'on réalise un nombre suffisamment grand de mesures, on peut raisonnablement considérer que les différences observées reflètent correctement les caractéristiques spécifiques. Quant aux coupes d'émail, on les accuse d'être constituées de plusieurs assises de prismes confondues. Or, cette superposition, loin d'être un inconvénient, est utile pour mettre en évidence en lumière polarisée l'orientation moyenne dans un plan des prismes des zonies adjacentes (parazonies et diazonies); et cela plus facilement que sur une observation au MEB. Finalement, les résultats obtenus jadis grâce à des techniques jugées aujourd'hui un peu obsolètes gardent pour l'essentiel leur valeur.

	N	Stades d'usure (1)				$\Delta_{M1/-M3/}$
		M1/		M3/		
		L-V	\bar{X}	L-V	\bar{X}	
<i>Leptolophus</i>	4	4-5	4,5	0-3	2,0	2,50
<i>Plagiolophus (Plagiolophus)</i>	8	2,5-5	3,9	1,5-4,5	2,2	1,69
<i>Plagiolophus (Paloplotherium)</i>	20	1,5-5	3,4	0-5	1,8	1,60
<i>Palaeotherium</i>	31	2-5	3,3	0-5	2,0	1,27

Tableau 8.— Gradients d'usure entre les M1/ et M3/.

(1) V. Tabl. 6. Des stades d'usure comparables, compte tenu des différences morphologiques, ont été pris en considération chez *Palaeotherium* et *Plagiolophus*.

4-3 Conclusion

Leptolophus présente un assemblage très original de caractères dentaires archaïques et modernisés. La polarité de ses principales particularités est proposée au tabl. 9. Son appartenance au groupe des paléothériinés est suffisamment évidente pour ne pas nécessiter de discussion, mais les différences avec les autres genres sont considérables.

Il est vrai qu'on l'avait d'abord intégré parmi les *Plagiolophus*, à cause de l'hétérodontie qui allie des secteurs prémolaires courts à des M3 allongées, de l'orientation très oblique des lophes internes des molaires supérieures et de la présence de cément coronaire. Mais ce ne sont là probablement que des convergences. Car, chez les plagiolophes, l'hypsodontie n'est jamais aussi nettement symétrique, les dents jugales sont moins trapézoïdales, un cingulum labial existe sur les inférieures, l'ectolophe des supérieures est plus nettement divisé par un mésostyle puissant et bien raccordé au cingulum, les conules intermédiaires restent distincts, les prémolaires sont moins réduites et dépourvues du cingulum postérieur proéminent.

L'individualité de *Leptolophus* est aussi affirmée en face des autres genres de paléothériinés. La véritable hypsodontie qui le caractérise est inconnue chez eux: tous présentent des ectolophes courbes plus hauts que les cuspidés internes et aucun ne possède d'incisives hypsodontes. Même chez les genres à prémolaires peu molarisées, *Paraplagiolophus* et *Franzenium*, l'hétérodontie ne détermine pas des PMI aussi faibles. La forme trapézoïdale des couronnes des dents jugales, rétrécies au collet, n'est jamais aussi accentuée. L'ectolophe aplati des molaires supérieures de *Leptolophus* et leur mésostyle irrégulier et estompé à la base s'oppose aux ectolophes en W des *Palaeotherium*, *Cantabrotherium* et *Franzenium*; chez *Paraplagiolophus* la face labiale est relativement plane mais elle reste entièrement subdivisée par un mésostyle complet et bien développé. L'orientation des crêtes internes est beaucoup plus transverse

sur les dents peu usées chez *Palaeotherium*, *Pseudopalaeotherium* ainsi que *Paraplagiolophus*, comme chez les plagiolophes anciens. Enfin, à des degrés divers, tous ces genres de paléothériinés ont des dents jugales pourvues de cingulums labiaux et linguaux mieux différenciés et plus nets que ceux de *Leptolophus*.

caractères plésiomorphes	caractères apomorphes
<p>Faible molarisation des prémolaires: pas d'hypocône sur les P/; pas d'entoconide sur P/3.</p>	<p>Réduction de taille secondaire des prémolaires.</p> <p>Grandes dimensions des M3. Hypsodontie. Lophodontie accentuée. Atténuation des cingulums. Abondance de ciment coronaire.</p>
<p>Bandes de Schreger très faiblement développées.</p> <p>Faible développement de la dentine péricanaliculaire.</p> <p>Grande densité des canalicules dentinaires.</p>	<p>Prismes adamantins de type II. Forte inclinaison des prismes et des bandes de Schreger.</p> <p>Sphérolithes dentinaires de petit diamètre.</p>

Tableau 9.- Polarité des principaux caractères distinctifs de la dentition du genre *Leptolophus*.

L'originalité de ce genre est également très marquée au niveau des structures microscopiques. Le médiocre développement des bandes de Schreger de l'émail et le faible indice de dentine péricanaliculaire sont à l'opposé de ce qu'on observe chez les paléothères et les plagiolophes (à l'exception de *Paraplagiolophus*). On a vu enfin que diverses autres particularités relatives à l'inclinaison des prismes adamantins, à la densité des canalicules dentinaires, au diamètre maximal des sphérolithes... concourent aussi à une différenciation histologique du genre *Leptolophus*.

5 - ANATOMIE CRÂNIENNE

5-1 *Leptolophus nouleti*. (Fig. 11; pl. 2, fig. 1; pl. 3, fig. 1, pl. 5)

La description qui suit est fondée sur le crâne de Molinier Cst 301 que je rapporte à *L. nouleti* malgré quelques différences mineures avec le type de l'espèce en ce qui concerne la structure des prémolaires (cingulum postérieur de P4/ moins épais, métalophe plus orienté vers l'avant). Comme critères déterminants, je retiens en effet que le PMI est nettement plus élevé que chez *stehlini*, que la P4/ en particulier est plus grande et la M3/ plus réduite; en outre le gradient d'abrasion entre M1/ et M2/ est plus

faible qu'à Robiac (5 mm au lieu de 9).

Il s'agit d'un crâne mutilé (il ne reste rien de la région incisive ni de l'arrière-crâne au-delà des pétreux), un peu comprimé latéralement et tordu vers la droite dans la région postérieure. Lorsque je l'ai décrit sommairement (Remy, 1965), il était encore en grande partie enfoui dans sa gangue marno-gréseuse; j'ai dégagé depuis (avec des moyens mécaniques) les régions orbitaires et auditives en prenant soin toutefois de laisser soutenue par une travée calcaire la fragile arcade zygomatique, conservée du côté gauche. On est en présence d'un individu adulte dont les M3/ sont en place sur l'arcade et légèrement abrasées.

Je justifierai au cours de la description la reconstitution que je propose ici. On notera toutefois dès maintenant que l'arrière-crâne est restitué sur la pl. 5 en prolongeant les courbures de la boîte crânienne et en tenant compte du faible développement probable de la crête sagittale; la région occipitale est dessinée selon la morphologie habituelle chez les paléothériidés. L'avant du museau a été complété de manière analogue et en tenant compte de ce qu'on sait de la morphologie particulière des incisives: l'hypsodontie qui les caractérise implique une forte obliquité de leur implantation dans le prémaxillaire dont on entrevoit la hauteur décroissante vers l'avant. La mandibule représentée avec le crâne (pl. 5) est reconstituée à partir de divers spécimens du Castrais (voir légende).

La restitution des extrémités antérieure et postérieure du crâne laisse une marge d'incertitude; pourtant on peut raisonnablement supposer que la longueur basicrânienne totale LBCT était comprise entre 175 et 185 mm. Pour les statistiques, j'ai retenu une estimation moyenne de 180 mm: *L. nouleti* était un paléothériiné de petite taille (voir annexe A et Remy, 1992, tabl. 3 et 4).

Le trait le plus marquant de la tête est son aspect gracile, museau allongé et étroit, branche horizontale mandibulaire basse, zygoma fragile, insertions musculaires et crêtes peu développées. La petite section de la racine de la canine donne à penser qu'on est en présence d'une femelle (tandis que le maxillaire de *L. stehlini* décrit plus loin appartenait probablement à un mâle), mais faute de matériel de comparaison on ne peut guère évaluer la part qui revient à la différenciation sexuelle dans cette gracilité.

5-1-1 *Région faciale*

Du côté du palais, l'observation d'une assez bonne continuité de la voûte osseuse dans la région prémolaire, la mesure du chevauchement de ce qui semble être des restes de la suture médiane dans la région molaire, et le prolongement de la courbure de l'ouverture des choanes montrent qu'il n'y a eu qu'un écrasement latéral modéré de la voûte osseuse (accompagné d'une légère rotation des dents vers l'intérieur). La largeur du palais peut ainsi être estimée, me semble-t-il, avec une marge minimale d'incertitude.

Les dents jugales sont pratiquement alignées sur leur face linguale. Par contre, du fait de la grande largeur des molaires, l'arcade dentaire est fortement élargie à leur niveau du côté labial. De profil également, la courbe de l'arcade est très convexe, avec les dents intermédiaires (M1/ et M2/) proéminentes ventralement. En avant, la gracilité du museau s'allie à la petitesse des prémolaires et de la canine; il n'y en a pas moins un

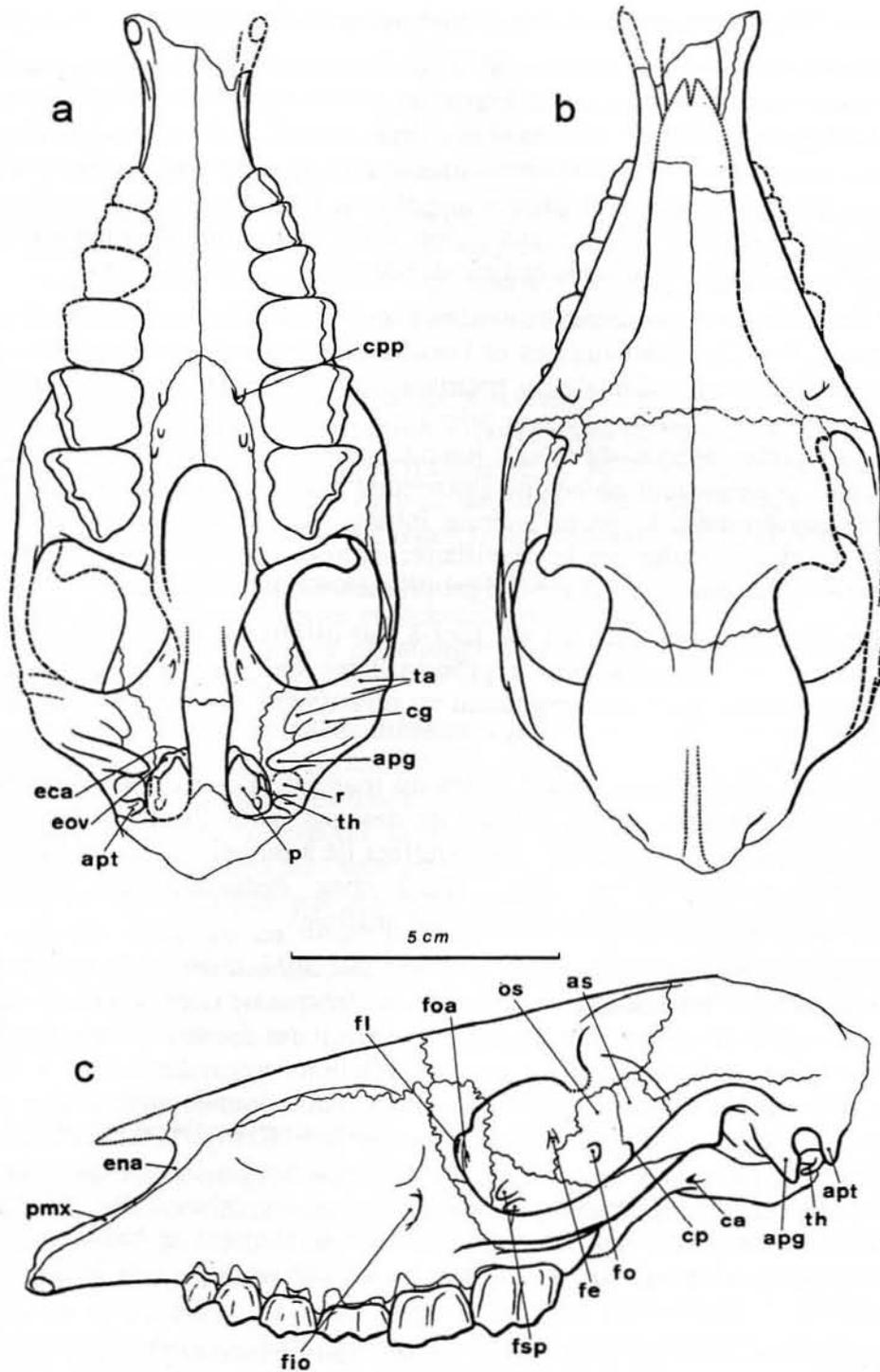


Figure 11.— *Leptolophus nouleti* (MOLINIER) MBA Cst-301: crâne - a: vue ventrale; b: vue dorsale; c: vue latérale sin. - **apg**: apophyse post-glénoïde. **apt**: apophyse post-tympanique. **as**: alisphénoïde. **ca**: canal de l'alisphénoïde. **cg**: cavité glénoïde. **cp**: sommet de la crête ptérygoïdienne. **cpp**: canal palatin postérieur. **eca**: échancrure carotidienne. **ena**: apophyse nasale inférieure. **eov**: échancrure ovale. **fe**: foramen ethmoïdal. **fio**: foramen infra-orbitaire. **fl**: foramen lacrymal. **fo**: foramen optique. **foa**: fosse orbitaire antérieure. **fsp**: foramens sphéno-palatins. **os**: orbito-sphénoïde. **p**: pétreux (pars petrosa du périotique). **pmx**: prémaxillaire. **r**: recessus supra-méatique. **ta**: tubercule articulaire (apophyse glénoïde). **th**: tympano-hyal.

rétrécissement post-canin assez sensible, comme chez *Plagiolophus*.

La fenêtre palatine antérieure n'est pas conservée. La crête osseuse édentée derrière la canine est mince et aiguë. Franzen (1972) donne au diastème post-canin une longueur de 21,5 mm d'après le maxillaire droit; en fait il s'est produit de ce côté un déplacement post mortem vers l'avant du massif alvéolo-dentaire, ce qui l'a raccourci; la superposition des profils droit et gauche alignés sur l'ouverture nasale permet d'estimer la longueur du diastème à 23 mm env.; c'est cette valeur que je retiens ici. Il mesure donc 31% env. de la longueur de la rangée dentaire ($L_{P2-M3} = 70,2$ mm).

L'échancrure nasale ne s'étend en arrière que jusqu'à l'aplomb du bord antérieur de P2/. Ses parois latérales sont minces et bordées uniquement par le prémaxillaire et le nasal. En effet l'apophyse dorsale du prémaxillaire se présente en vue latérale comme une pointe très fine qui remonte à peu près à mi-hauteur de l'ouverture du nez jusqu'au contact de la pointe latérale du nasal, longue, quant à elle, d'env. 13 mm. Ces deux pointes effilées représentent en réalité l'extrémité antérieure de deux écailles osseuses qui tapissent entièrement la paroi latérale interne du nez et sont presque totalement recouvertes du côté externe par le maxillaire; celui-ci apparaît en effet en léger relief mais il n'atteint en aucun point le rebord proprement dit de l'ouverture.

La configuration observée ici est tout à fait différente de celle des *Plagiolophus* ou des espèces de *Palaeotherium* à prémaxillaire terminé en pointe, car chez ces animaux, le maxillaire participe largement au revêtement interne de la paroi latérale du nez.

On constate la présence, des 2 côtés du museau, d'une concavité ovalaire assez vaste mais mal délimitée, centrée un peu en-dessous de la suture naso-maxillaire. On peut se demander s'il ne s'agirait pas d'un artefact lié à un aplatissement post mortem du crâne; Franzen a montré en effet (1968) chez *Palaeotherium magnum*, qu'un enfoncement analogue pouvait être totalement artificiel.

Toutefois et bien que le crâne Cst-301 ait subi indéniablement une certaine compression latérale, le caractère bilatéral et symétrique de cette structure et le fait que les os nasaux aient conservé une section régulièrement arrondie dans le plan frontal, presque sans chevauchement, ainsi que des relations normales avec le frontal et le maxillaire, m'inclinent à penser qu'il s'agit plutôt d'une donnée anatomique comparable à celle que j'ai observée chez plusieurs *Palaeotherium* (Remy, 1992: 195) et qui d'après son emplacement s'apparenterait à la fosse pré-orbitaire antérieure ou naso-maxillaire des équidés (Skinner et Mc Fadden, 1977). Diverses hypothèses ont été émises sur la signification de cette fosse (voir Remy, *o.c.*); il est finalement probable qu'elle révèle la présence de diverticules nasaux, qui auraient pu jouer un rôle dans l'émission d'appels (Gregory, 1920).

Il apparaît en outre que l'ouverture nasale était beaucoup plus haute que large, ce qui est en harmonie avec l'aspect grêle de la région canine.

Le profil supérieur du museau est assez nettement abaissé vers l'avant. Les nasaux, bien visibles latéralement, sont particulièrement étroits en vue dorsale; leurs bords sont parallèles et ne divergent qu'à proximité de la voûte frontale. Leur extrémité antérieure est brisée; en prolongeant leurs contours supérieur et inférieur on aboutit à la conclusion qu'ils ne dépassaient probablement pas le tiers antérieur du diastème post-canin. La

suture naso-maxillaire est particulièrement longue et presque rectiligne.

L'orbite est centrée très en arrière de la mi-longueur du crâne; la longueur faciale anté-orbitaire LFAO est estimée à 96 mm tandis que la longueur post-orbitaire LFT ne devait mesurer que 62 mm. L'orbite est également très reculée par rapport à la rangée dentaire, son bord antérieur étant aligné sur la limite M2/-M3/.

Cette cavité est régulièrement arrondie, orientée presque parallèlement au plan sagittal et sa superficie est proche de la moyenne des autres Equoidea (fig. 16). L'apophyse post-orbitaire semble avoir été courte. L'érosion du rebord sourcilier ne permet pas de retrouver trace d'une éventuelle échancrure supra-orbitaire. Le tubercule lacrymal ne semble pas avoir été très saillant.

Le foramen infra-orbitaire est situé extrêmement en arrière et très près de l'orbite contrairement à *Plagiolophus* et à la plupart des espèces de *Palaeotherium*: son rebord postéro-externe se profile au-dessus du mésostyle de M2/. Le canal infra-orbitaire est donc exceptionnellement court (une dizaine de mm). Une morphologie comparable n'a été retrouvée que chez *Palaeotherium curtum frohnstettense* et *Pseudopalaeotherium*.

Lacrymal et jugal exo-orbitaires sont peu développés vers l'avant; le lacrymal est surtout allongé dorsalement; il entre en contact avec le nasal sur 2 à 3 mm, séparant le maxillaire du frontal. Le maxillaire est allongé dans sa partie dorsale; la longue suture naso-maxillaire est peu incurvée.

L'arcade zygomatique est particulièrement grêle; sa largeur, régulière, est de 5 à 6 mm seulement; elle remonte fortement en arrière en direction de l'articulation squamoso-mandibulaire qui est très haute, insérée à une quarantaine de millimètres au-dessus du plan d'occlusion centrée (cf. ci-dessous, § 5-1-6 et § 7-5-2); enfin le zygoma reste parallèle au plan sagittal sur tout son trajet, contrairement à *Palaeotherium* et à *Plagiolophus*, ce qui implique une moindre ampleur de la fosse temporale. Son bord inférieur aigu est prolongé en avant par une crête qui déborde légèrement sur l'os maxillaire. La suture squamoso-jugale est courte, oblique vers le bas et vers l'avant; le squamosal ne devait pas atteindre le maxillaire au niveau du plancher orbitaire (contrairement à *Palaeotherium*).

5-1-2 *Fosse orbito-temporale*

La cavité orbitaire est profondément creusée en avant, comme chez *Plagiolophus*. Le lacrymal, allongé verticalement, en occupe la partie la plus antérieure; il y a deux foramens lacrymaux; le premier derrière le tubercule lacrymal, l'autre en-dessous, juste à l'intérieur du rebord orbitaire. Un peu plus bas, une lacune ovale de 5 mm de haut sur 2,5 est présente des 2 côtés du crâne; celle de gauche, bien dégagée, est apparemment sans fond et ses bords sont nets et fins, mais elle est surmontée par une dépression semblable à l'entrée d'un canal, ce qui confirme qu'il ne s'agit pas d'un artefact; peut-être faut-il y voir l'homologue d'une poche observée au même endroit chez les *Plagiolophus*. Le lacrymal constitue enfin le rebord supéro-externe du canal infra-orbitaire.

Le frontal occupe la moitié supérieure de la paroi orbitaire interne; on reconnaît près de sa limite postérieure le foramen ethmoïdal surmonté par un petit sillon recourbé

vers le haut et vers l'avant.

Le palatin présente une face endo-orbitaire allongée sagittalement, plus haute en avant qu'en arrière; une très étroite bande de palatin prolonge en outre la séparation entre maxillaire et sphénoïde jusqu'au bord libre, ventral, de la gouttière pharyngienne. A l'avant de la face endo-orbitaire du palatin s'ouvrent 2 canaux orientés vers l'avant, allongés horizontalement et superposés; le plus grand mesure 5 x 3 mm; le 2ème, situé en-dessous à proximité de la suture maxillo-palatine, 3 x 2 mm. Ils représentent vraisemblablement un dédoublement du canal sphéno-palatin. Le palatin constitue enfin tout le rebord interne et l'angle supéro-interne de l'orifice postérieur du canal infra-orbitaire.

Le canal infra-orbitaire, dont le maxillaire constitue le plancher, est assez vaste et un peu aplati. Il est relativement peu enfoncé dans l'orbite, à 10 mm seulement du rebord orbitaire. Ce canal, dont on a déjà noté l'extrême raccourcissement, se dirige vers l'avant en faisant un angle de 20° en direction latérale par rapport au plan sagittal.

Plus en arrière et près de la suture palatine, le maxillaire est creusé par 2 autres canaux assez mal délimités mais visibles dans les 2 orbites: le premier, situé sous les orifices percés dans le palatin, est le canal palatin postérieur; le second, inhabituel, est vaste, ovalaire et limité par des rebords arrondis; il s'ouvre au sommet de la face postérieure de la tubérosité maxillaire; peut-être s'agit-il d'un canal accessoire pour la vascularisation et l'innervation des dernières molaires.

Le jugal enfin participe à la paroi antéro-externe de l'orbite; il s'insère en coin entre maxillaire et lacrymal mais n'atteint pas -ou à peine- l'entrée du canal infra-orbitaire.

On ne peut pas préciser la disposition des orifices recouverts par la crête ptérygoïdienne en raison de l'émiettement des os des deux côtés du crâne. Le foramen optique, large de 3 mm env., est par contre bien individualisé, situé nettement en avant de ce repli osseux et un peu plus dorsalement; le crâne est très peu épais à cet endroit, mais je n'ai pas pu établir quel était le degré de confluence entre les 2 foramens optiques, droit et gauche.

Les ailes du sphénoïde sont très développées et remontent dorsalement jusqu'à hauteur du toit de l'orbite; la suture entre orbito- et alisphénoïde est verticale. Une bande de pariétal large de 7 à 8 mm atteint l'alisphénoïde en avant de la crête temporale antérieure, séparant ainsi le frontal du squamosal.

5-1-3 *Sommet de la boîte crânienne*

La constriction antérieure maximale de la boîte crânienne se situe juste en arrière des apophyses post-orbitaires et à quelques millimètres en avant de la suture fronto-pariétale. J'ai estimé la largeur du crâne à ce niveau d'après le côté gauche qui est le moins endommagé et en tenant compte de la déformation subie par le toit frontal. Par contre, c'est du côté droit que le modelé latéral de la boîte crânienne est le mieux préservé.

Les crêtes frontales et sagittale sont complètement érodées; on ne peut pas voir où se situait leur jonction. Il semble exclu cependant que la crête sagittale ait pu être très

proéminente. Rien ne subsiste de la région occipitale.

5-1-4 *Moulage endocrânien*

Un fragment de moulage endocrânien est mis au jour du côté gauche (pl. 2, fig. 1a) mais il a souffert de la pénétration de fragments osseux dans la masse de remplissage. J'ai renoncé à en faire un dégagement plus complet car il aurait pu en résulter d'autres artefacts.

Pour interpréter néanmoins les structures visibles, un repère est fourni par la suture fronto-pariétale qui barre l'encéphale à 8 mm en arrière de son affleurement superficiel, soit au tiers antérieur de la région découverte. Un sillon net et sinueux parcourt la moitié postérieure du moulage en direction dorso-médiane vers l'avant, puis il s'incurve vers l'extérieur jusqu'à une zone déprimée située juste derrière la suture en question: ce pourrait être la suprasylvia. La circonvolution sous-jacente, qui serait alors le gyrus arcuatus 2, est limitée ventralement par un autre sillon qui serait l'ectosylvia. En-dessous, le moulage est confus, car le matériau de remplissage a été lui-même érodé et écaillé; en outre, un fragment osseux, qui s'enfonce vers l'arrière dans le moulage, barre obliquement cette circonvolution et le gyrus arcuatus 3 sus-jacent. En avant de la suture fronto-pariétale, une surface mamelonnée un peu en relief pourrait représenter une partie des gyrus coronoïde et sigmoïde entre les sulcus ansatus et coronalis.

Le moulage endocrânien de *Leptolophus* présenterait ainsi une certaine ressemblance dans la zone accessible avec celui de *Plagiolophus minor* (Remy, 1978), mais il faut admettre que cette interprétation est quelque peu conjecturale; il reste établi en tout cas que ce fragment de moulage dénote une gyrencéphalie assez avancée avec des sillons sinueux et, semble-t-il, relativement ramifiés, et des circonvolutions onduleuses et mamelonnées.

5-1-5 *Base du crâne*

La racine de l'apophyse zygomatique du squamosal qui supporte l'articulation squamoso-mandibulaire est insérée presque horizontalement sur la paroi latérale du crâne, et très haut (comme on l'a déjà noté). Elle est incomplète du côté droit, mais semble avoir gardé son orientation originelle, oblique dorsalement vers l'extérieur et vers l'avant.

Le condyle (tuberculum articulare) est entièrement conservé du côté gauche, mais brisé en 2 fragments décalés; on peut estimer sa longueur à 22 mm env. Mal défini, large et aplati dans son tiers interne, il devient semi-cylindrique, d'un diamètre de 4 mm, et bien délimité dans sa partie externe; il se termine extérieurement avec un rebord net et apparaît comme un tubercule proéminent en vue latérale. La cavité glénoïde devait être ovale, allongée et très creuse.

L'apophyse post-glénoïde qui la surplombe à l'arrière, du côté médian, est longue et étroite et se prolonge ventralement par un mamelon arrondi et bien dégagé; un foramen post-glénoïdien s'ouvre sur son versant postéro-interne.

Le méat auditif externe est surmonté, comme chez *Palaeotherium*, par une cavité

hémisphérique de 5 à 6 mm de diamètre à bords nets, creusée aux dépens du squamosal et sous la base de l'apophyse post-glénoïde (fig. 11: r). L'apophyse post-tympanique est bien développée quoiqu'un peu moins longue que la précédente. Il ne reste rien de l'apophyse paroccipitale mais il se pourrait qu'une étroite lame de la pars mastoidea du périotique ait séparé ces deux composants du processus jugulaire.

Le périotique droit est resté en place, mais il est brisé postéro-ventralement, ce qui a mis au jour la paroi antérieure du vestibule avec l'orifice d'un canal semi-circulaire (probablement le canal postérieur), qui est très fin, et la section du premier tour de la cochlée. Le pétreux gauche, refoulé dans la masse de remplissage de la cavité crânienne et exposé par son bord ventral médian, a pu être partiellement dégagé pour compléter la description de cet os.

La face latéro-ventrale du promontoire est triangulaire, symétrique à l'avant et pointue; la surface de l'os est plissotée longitudinalement, mais il n'y a pas trace d'empreinte vasculaire sur la convexité de la cochlée, derrière laquelle s'ouvre transversalement la fenêtre ronde.

La deuxième portion de l'aqueduc de Fallope n'est que faiblement canalisée; il n'y a pas de logement bien défini pour le ganglion géniculé. A l'issue de sa 3ème portion au contraire, l'aqueduc est presque complètement encerclé par un repli osseux qui constitue en même temps la base du tympano-hyal (conservé à gauche); ce dernier se présente comme une petite baguette de 5 mm de long sur 1,8 de diamètre, fortement recourbée vers l'avant. Juste derrière, une gorge arrondie signale l'orientation latéro-ventrale du VII à son émergence que l'on peut qualifier de foramen stylo-mastoïdien en l'absence de bulle ossifiée: comme chez la plupart des autres paléothériidés, il paraît peu probable qu'il y ait eu une ossification tympanique complète.

Le méat auditif interne, visible sur le pétreux gauche, occupe le fond d'une large concavité; il est subdivisé en quatre secteurs d'importance sub-égale, répartis en 2 étages superposés séparés par une crête horizontale proéminente. Quoiqu'il soit bien détaché de la fossette utriculaire, l'aqueduc de Fallope n'est pas déporté à l'écart comme chez *Palaeotherium*. Les fossettes de l'étage ventral sont relativement écartées.

L'axe osseux de la base du crâne, brisé à l'arrière, se présente comme une poutre étroite plus épaisse que large. Le basisphénoïde est incliné d'env. 30° par rapport au palais secondaire, mais l'angle palato-crânien devait être plus faible car la synostose sphéno-occipitale est très en relief et le basi-occipital apparaît plus redressé vers l'arrière.

Le rebord antérieur du hiatus pétro-sphénoïdal est lisse et ne montre qu'une vague ondulation médiane; c'est surtout la pointe du promontoire qui devait le subdiviser en deux secteurs. On reconnaît plus en avant l'orifice postérieur du canal alaire; il n'y a pas, apparemment, d'anastomose transverse entre les 2 canaux alaires homologues; une petite cavité visible à gauche, plus dorsalement et à l'arrière de la crête ptérygoïdienne, pourrait correspondre à un canal accessoire.

5-1-6 *Mandibule*

Divers fragments (voir tabl. 2) permettent de reconstituer la morphologie

mandibulaire, du moins au-delà du diastème post-canin. La mandibule de *L. nouleti* se caractérise en premier lieu par la faible hauteur de la branche horizontale: Cst-253 mesure 23,5 mm de hauteur sous la M/3 et Cst-148 env. 22 mm sous la M/2; il s'agit pourtant d'individus adultes; avec une longueur de rangée dentaire ($L_{P2-M/3}$) de 74mm env., ce sont des valeurs notablement inférieures à celles que l'on note chez les autres paléothériidés. Les branches horizontales de Cst-40 semblent avoir conservé leur écartement d'origine; associées au crâne Cst-301, elles conduiraient à un indice d'anisognathie de 1,23 (pour un indice d'anisodontie de 1,92; voir tabl. 11). Le foramen mentonnier s'ouvre entre les racines de P/3 et P/4.

La région angulaire est vaste et largement arrondie, sans traces d'insertions musculaires très marquées. La branche montante est très haute; sur MTO 113, l'articulation est à env. 40 mm au-dessus du plan d'occlusion des dents, ce qui est en accord avec la situation très dorsale de la racine zygomatique du crâne Cst-301. Le bord postérieur de la mandibule est très oblique, si bien que la branche montante est étroite au niveau articulaire: la variable représentative du bras de levier du masséter, MMM, atteint 63 mm pour MTO 113, alors que celle du temporal, MMT, n'est que de 19 mm. La mandibule Cst-253 semble moins caractérisée de ce point de vue; malheureusement, la région angulaire de ce spécimen est détruite et il ne subsiste que la partie interne, abaissée, du condyle articulaire (voir § 7-5-2).

Le condyle est grêle et relativement peu allongé; il est incliné d'env. 30° vers l'intérieur et vers le bas. L'échancrure sigmoïde est peu profonde. L'apophyse coronoïde (dont l'extrémité n'est conservée sur aucun spécimen) est étroite, moins puissante que chez *Palaeotherium* ou *Plagiolophus*, et elle ne devait pas être très longue ni surplomber la surface articulaire. Il n'y a pas de fosse zygomatoco-mandibulaire bien définie.

5-2 *Leptolophus stehlini*

Sur le plan ostéologique, on ne dispose, pour cette espèce, en fait de restes crâniens, que du spécimen-type FSL 5104, constitué par un fragment de maxillaire droit avec la rangée dentaire jugale, dégagé seulement du côté interne nasal.

Il s'agit d'un individu jeune chez qui la M3/ arrivait à peine sur l'arcade, sans trace d'abrasion, bien que la M1/ soit déjà considérablement raccourcie. Le renflement de l'os en avant de la P2/ laisse supposer la présence d'une forte canine à la différence du crâne de *L. nouleti* et indique qu'on est vraisemblablement en présence d'un mâle.

Les seuls renseignements anatomiques fournis par cette pièce concernent 1) la largeur du palais dans la région antérieure, qui est un peu plus grande que chez *L. nouleti* pour une même longueur de la série dentaire; 2) l'allongement du diastème post-canin, probablement plus faible, encore que l'os soit brisé en-deçà du rebord alvéolaire de la C/; et 3) la plus grande profondeur de l'ouverture nasale, qui s'enfonçait au moins jusqu'au-dessus de la P3/.

Bien que le nez soit complètement dégagé par l'intérieur, l'état de l'os ne m'a pas permis d'y reconnaître la disposition des sutures.

Pour ce qui est de la mandibule, on ne connaît de *L. stehlini* que des restes très

fragmentaires ne dépassant pas en avant le niveau des premières dents jugales. Il se pourrait, d'après eux, que la branche horizontale de la mandibule ait été un peu plus robuste que chez *L. nouleti*; FMO Rbs-530 par exemple mesure 25 mm de haut sous le protoconide de M/3.

Les différences discernables par rapport à *L. nouleti* sont sans doute en partie d'origine sexuelle; mais compte tenu de l'âge un peu plus tardif de l'espèce de Robiac, la profondeur plus grande de son échancrure nasale pourrait être apomorphe.

A noter la corrélation observée chez les plagiolophes par Brunet et Jehenne (1989): diastème post-canin court et échancrure nasale profonde pour les formes archaïques, *Plagiolophus (Paloplotherium)*, diastème long et échancrure réduite pour les *Plagiolophus* s.s. Chez *Leptolophus*, l'évolution se serait produite, semble-t-il, en sens inverse : par raccourcissement du diastème et approfondissement de l'échancrure nasale.

5-3 Principaux caractères ostéologiques crâniens du genre *Leptolophus*

5-3-1 Caractères partagés avec d'autres paléothériidés:

1) Longueur relativement grande du diastème post-canin, comme chez *Plagiolophus* et *Pseudopalaeotherium*, mais contrairement à *Palaeotherium*;

2) existence d'un rétrécissement post-canin, comme chez *Plagiolophus*, *Paraplagiolophus* et *Pseudopalaeotherium*, mais à la différence de *Palaeotherium* et de *Franzenium*;

3) profondeur relativement faible de l'échancrure nasale, du moins chez *L. nouleti*, comme chez *Plagiolophus (P.)* et *Paraplagiolophus*;

4) réduction de l'apophyse dorsale du prémaxillaire, comme chez tous les paléothériidés, sauf *Paraplagiolophus*;

5) absence de participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale, comme chez *Paraplagiolophus*;

6) faible développement du lacrymal anté-orbitaire, comme chez tous les paléothériidés, sauf *Paraplagiolophus*;

7) une suture naso-lacrymale à l'avant de l'orbite, comme chez la plupart des paléothériidés;

8) raccourcissement extrême du canal infra-orbitaire, qu'on retrouve chez *Pseudopalaeotherium* et *Palaeotherium curtum frohnstettense*;

9) il n'y a pas de rétrécissement du zygoma à sa racine antérieure, comme chez la plupart des autres genres, mais contrairement à certains *Palaeotherium*;

10) il n'y a pas de contact entre le maxillaire et l'apophyse zygomatique du squamosal à l'angle externe du plancher orbitaire, à la différence de *Palaeotherium*, mais comme chez la plupart des autres genres;

11) présence d'une fosse préorbitaire naso-maxillaire comme chez quelques *Palaeotherium*;

12) constriction maximale de la boîte crânienne située juste derrière les crêtes supra-temporales, comme chez tous les autres paléothériidés à l'exception de *Palaeotherium* (*Palaeotherium*);

13) surface de l'orbite dans la norme des autres paléothériidés, à la différence de *Palaeotherium*;

14) présence d'une petite fosse endo-orbitaire antérieure, comme chez *Plagiolophus*;

15) absence de contact entre frontal et squamosal séparés par la suture pariéto-alisphénoïde, comme chez tous les paléothériidés;

16) présence d'un foramen post-glénoïdien comme chez tous les paléothériidés;

17) l'anastomose entre les canaux alisphénoïdiens, observée chez *Palaeotherium*, est absente comme chez *Plagiolophus*;

18) présence d'une excavation du toit du méat auditif externe, à la base de l'apophyse post-glénoïde, comme chez tous les paléothériidés;

19) absence probable d'annexes tympaniques ossifiées, (qu'on n'a retrouvées que chez *Palaeotherium crassum* et *P. muehlbergi*) ou de bulle auditive;

20) morphologie du pétreux conforme à celle des autres paléothériidés, mais écartement relativement faible entre les fossettes pour le VII et le VIII dans le méat auditif interne, comme chez *Plagiolophus*, à la différence de *Palaeotherium*;

21) moulage endocrânien dénotant une gyrencéphalie relativement avancée, comme chez *Plagiolophus minor*.

L'ensemble de ces caractères contribue à ancrer le genre *Leptolophus* dans la famille des Palaeotheriidae; en outre, les caractères 1, 2, 4, 7, 8, 11, 18 et 21 peuvent être considérés comme apomorphes dans ce groupe.

5-3-2 *Caractères propres au genre Leptolophus:*

22) face plus allongée que chez *Plagiolophus* (et *a fortiori* que chez *Palaeotherium*); l'orbite est située nettement en arrière de la mi-longueur du crâne (voir plus loin);

23) morphologie du crâne remarquablement grêle (museau particulièrement fin, os nasaux très étroits et allongés, zygoma extrêmement faible, condyles maxillaire et mandibulaire grêles, apophyse post-glénoïde mince et bien dégagée, processus jugulaire peu puissant) (caractères pro parte sexuels ?);

24) arcades zygomatiques parallèles, et non pas divergentes vers l'arrière comme chez les autres paléothériidés;

25) structure particulière de l'ouverture nasale, avec une longue pointe du nasal atteignant l'apophyse dorsale du prémaxillaire; les deux os tapissent seuls la paroi antéro-interne du nez;

26) présence d'un canal dentaire accessoire à l'arrière de la tubérosité maxillaire;

27) branche montante de la mandibule haute, et étroite dans la région articulaire.

6 - POSITION SYSTEMATIQUE ET ORIGINE DU GENRE *LEPTOLOPHUS*

On se bornera ici à quelques remarques concernant spécialement le genre *Leptolophus*. Une contribution personnelle au débat sur la systématique des Equoidea paléogènes européens (Palaeotheriidae s.l.), toujours très discutée (Savage & al., 1965; Radinsky, 1969; Franzen, 1968, 1989, 1995; Remy, 1976; Hooker, 1989, 1994; Froehlich, 1991), et sur leur origine géographique sera développée dans une publication ultérieure. Je rappelle seulement que le groupe traité présentement sous la dénomination de Palaeotheriinae correspond aux Palaeotheriidae s.s. de certains auteurs (Franzen, 1989).

J'avais précédemment (Remy, 1976) rapproché le genre *Leptolophus* des *Plagiolophus* et *Paraplagiolophus*, dans une tribu des Plagiolophini, caractérisés par leur hétérodontie, avec des prémolaires non molarisées et des molaires de plus en plus grandes vers l'arrière, par opposition aux Palaeotheriini (*Palaeotherium* + *Pseudopalaeotherium*) plus homéodontes et à prémolaires plus ou moins molariformes. Le présent travail a mis en évidence chez *Leptolophus* diverses autapomorphies, tant du point de vue de la morphologie et de la structure dentaires que de l'anatomie crânienne, qui dénotent une séparation ancienne du tronc ancestral des Paléothériinés, et pourraient conduire à le dissocier des Plagiolophini.

Pour ce qui est de son origine géographique, on se souviendra d'abord que *Leptolophus* n'a été rencontré jusqu'à présent que dans la France méridionale, la Suisse et l'Espagne, et seulement dans le niveau MP 16 (4). (Les 2 molaires de Mazaterón, seuls fossiles espagnols, ne permettent pas une détermination spécifique, mais elles sont parfaitement caractérisées au plan générique). D'autre part, le morcellement de l'Europe occidentale en plusieurs provinces fauniques (2, 3, voire 5) à l'Eocène supérieur est assez bien établie aujourd'hui (Franzen, 1968; Schmidt-Kittler & Vianey-Liaud, 1975; Sudre, 1978; Vianey-Liaud, 1979; Hooker, 1987; Legendre, 1987), suggérant l'existence possible de plusieurs centres de cladogénèse des Equoidea. On a notamment mis en évidence un fort endémisme espagnol à partir des niveaux MP 15-16 (Casanovas & Santafé, 1987; Cuesta, 1991). Or, le "style" morphologique dentaire de *Leptolophus* (hypsodontie précoce, développement précoce de ciment coronaire, tendance à une régression des prémolaires) correspond à celui des Paléothériinés endémiques espagnols, influencé sans doute par des conditions écologiques particulières. Par suite, en l'absence de données précises sur la chronologie relative de ses gisements des deux côtés de la barrière (physique ou écologique) isolant le territoire espagnol, on peut supposer que le genre *Leptolophus* s'est tout d'abord individualisé sur ce territoire et qu'il n'est apparu que secondairement dans la province franco-suisse. Dans cette hypothèse, il serait intéressant de rechercher si d'autres formes ibériques présentent des adaptations similaires à celles de *Leptolophus*, au niveau des structures histologiques dentaires et de l'anatomie crânienne fonctionnelle.

(4) Je récusé l'attribution au genre *Leptolophus*, proposée par Hooker (1986: 428), de la molaire inférieure du Guépelle (MNHN EBP-98), rapportée jadis par Pomerol & al. (1965) à un *Plagiolophus*, car cette dent présente des "croissants", trigonide et talonide, bien arrondis et symétriques; elle n'est que très peu élargie vers la face triturante et ne possède pas de ciment coronaire; il s'agit donc bien d'un *Plagiolophus*.

7 - APPROCHE FONCTIONNELLE

7-1 Utilisation des données biométriques

Bien que les données quantitatives soient limitées à un seul spécimen crânien, j'ai cherché à les exploiter au mieux pour situer *Leptolophus* par rapport aux autres Equoidea. Leur définition est rappelée à l'annexe C et à la fig. 22; je renvoie au travail réalisé récemment sur le genre *Palaeotherium* (Remy, 1992) en ce qui concerne le traitement de ces données; toutefois les limitations imposées par le matériel ici en cause m'ont contraint à modifier quelque peu la manière de les utiliser (voir tabl. 10).

7-2 Les dents comme référence de la stature générale

A défaut de données concernant le reste du squelette, il est admis que les paramètres les plus représentatifs de la stature générale étaient, soit une mesure de longueur du crâne, et notamment la longueur du neurocrâne (Radinsky, 1984), soit une évaluation de surface des dents jugales.

Mais, sur le crâne Cst-301, la longueur du neurocrâne, LBNC, ne peut être estimée qu'avec une marge d'incertitude trop grande pour étayer des interprétations fonctionnelles.

En ce qui concerne les paramètres dentaires, j'en ai retenu deux, la surface réelle de la M1/ (SM1) et une évaluation de la surface totale des dents jugales (SMST), à ramener, l'une comme l'autre, à la puissance 0,5 lors des comparaisons avec des données unidimensionnelles (discussion in Remy, 1992).

Or, l'un des traits qui semblent caractériser *Leptolophus* est la grosseur des molaires, d'autant plus frappante que les prémolaires sont réduites. La question se pose donc de savoir si le paramètre SM1 est bien approprié pour rendre compte de la stature de ces animaux.

SM1 et SMST sont liés chez les Equoidea par un coefficient de corrélation élevé ($r = 0,97$), mais on constate sur leur diagramme de répartition (fig. 12) que *Leptolophus* se singularise par une surface de la M1/ particulièrement élevée par rapport à la surface totale des dents jugales ($w = 1,25$), sans qu'on puisse déterminer pour autant laquelle de ces deux variables est aberrante.

J'ai essayé de résoudre cette alternative en reprenant comme élément de comparaison la valeur supposée de LBNC telle qu'on la mesure sur la reconstitution du crâne de la pl. 5. Tandis que Cst-301 se positionne dans le diagramme de répartition de SMST^{.5} en fonction de LBNC sur l'axe de régression général, il est de nouveau nettement au-dessus de la moyenne pour SM1^{.5} ($w = 1,24$; fig. 13, 14). Pour ramener le spécimen au niveau de l'axe principal sur ce dernier graphique, on calcule qu'il faudrait donner à LBNC une valeur de 74 mm au lieu de 59. La conformation du crâne rend cette hypothèse hautement improbable.

Il semble donc bien que *Leptolophus* ait été affecté d'un certain degré de macrodontie au niveau des molaires. Par suite, il m'est apparu judicieux de préférer le paramètre SMST^{.5} comme référence de la stature générale plutôt que SM1^{.5}, dans les

comparaisons biométriques ci-dessous.

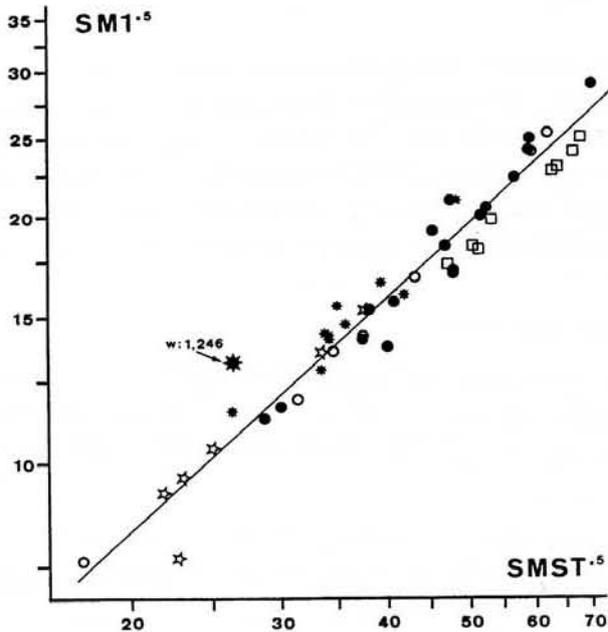


Figure 12.— Relation entre la surface de la M1/ ($SM1^5$) et une évaluation de la surface globale des dents jugales supérieures ($SMST^5$) chez les Equoidea.

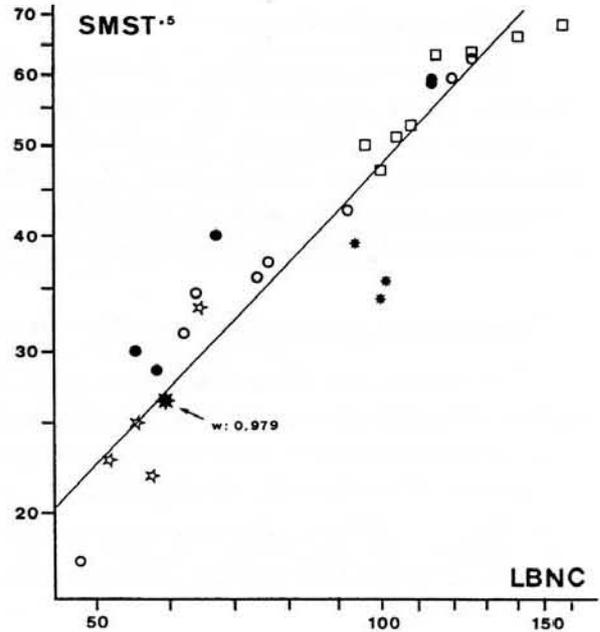


Figure 13.— Diagramme de répartition de la surface globale des dents jugales supérieures ($SMST^5$) en fonction de la longueur basicrânienne (LBNC) chez les Equoidea.

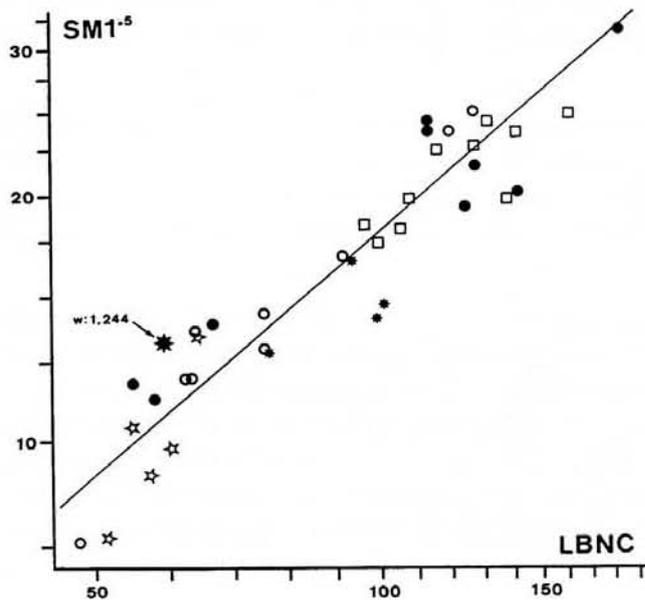


Figure 14.— Diagramme de répartition de la surface de la M1/ ($SM1^5$) en fonction de la longueur basicrânienne (LBNC) chez les Equoidea.

Légende commune aux fig. 12 à 19:

- Voir la définition des paramètres à l'annexe C (p. 105).

- Les droites figurées sont les axes principaux réduits (best fit line)

- Pal *Palaeotherium*
- * Plag *Plagiolophus*
- * Lept *Leptolophus*
- ☆ Autres *Palaeotheriidae*
- Pald *Palaeotheriidae*
- Eqdb *Equidae brachyodontes*
- Eqdh *Equidae hypsodontes*
- Eqd *Equidae*
- EQDA *Equoidea*

- w: transformées adimensionnelles (Radinsky, 1984).

7-3 Développement facial

A la différence de *Palaeotherium* s.s. (Remy, 1992), *Leptolophus* ne se distingue pas fondamentalement des autres Equoidea en ce qui concerne le développement de la région faciale post-orbitaire (LFPO): le rétrécissement post-orbitaire reste situé juste derrière l'apophyse post-orbitaire.

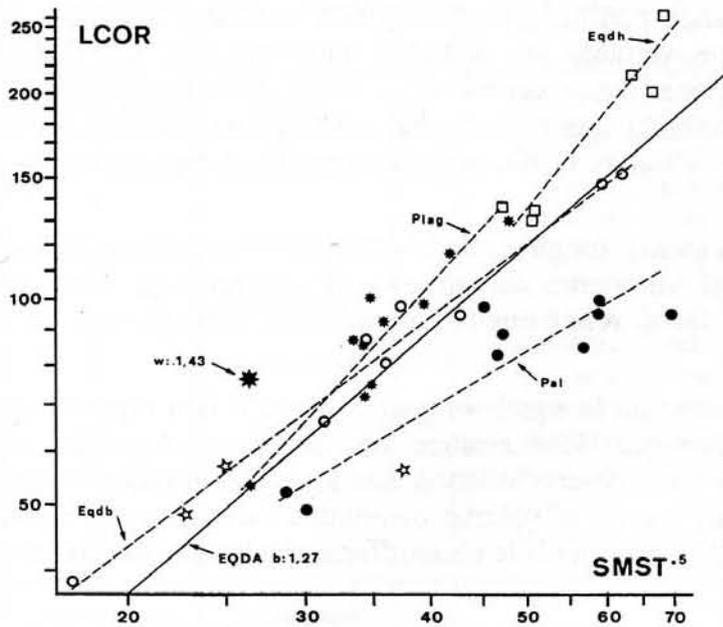


Figure 15.— Allongement de la région faciale anté-orbitaire, chez les Equoidea, d'après la distance canine-orbite (LCOR), en fonction de la surface globale des dents jugales supérieures ($SMST^5$), paramètre représentatif de la stature générale. Voir légende à la fig. 12.

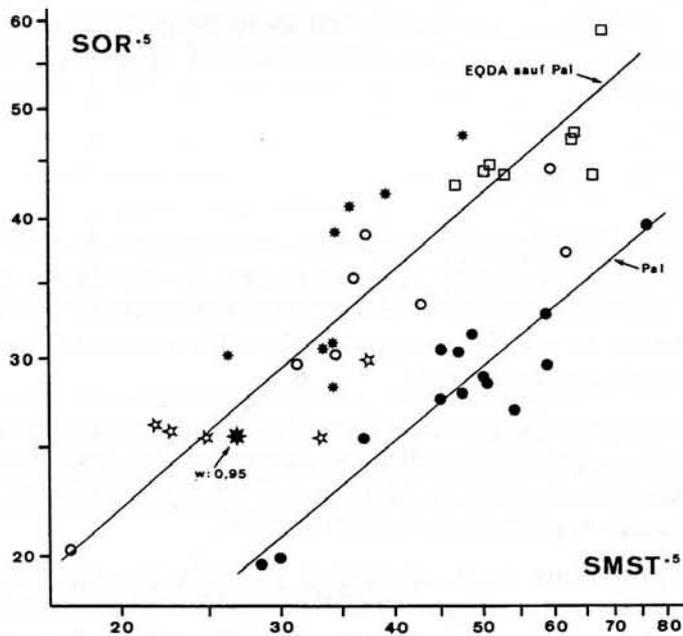


Figure 16.— Surface relative de l'orbite (SOR^5), chez les Equoidea, en fonction de la surface globale des dents jugales supérieures ($SMST^5$), paramètre représentatif de la stature générale. Voir légende à la fig. 12.

Quant à la longueur faciale anté-orbitaire (LFAO), elle n'est pas connue avec certitude sur le crâne Cst-301, à l'inverse de LFPO, à cause de la disparition du secteur incisivo-canin. Celui-ci a été restitué sur la fig. 12 en se basant sur les contours du palais et de l'échancrure nasale. Mais l'estimation de LFAO que j'ai donnée précédemment (Remy, 1992, tabl. 4), à partir du crâne reconstitué, ne peut être considérée que comme une approximation, proposée à titre comparatif.

On peut pourtant appréhender le développement relatif du museau à partir d'une donnée partielle, qui est la distance canine - bord orbitaire antérieur (LCOR). Le diagramme de régression de cette variable sur SMST⁵ (tabl. 10, fig. 15) met en évidence une assez large dispersion des mesures ($r = 0,83$ pour l'ensemble des Equoidea). On peut néanmoins constater que *Leptolophus* occupe une situation à part: le secteur facial y est plus allongé, à stature égale, que chez tous les autres genres ($w = 1,43$).

On a déjà noté par ailleurs la grande longueur de la suture naso-maxillaire. Malgré l'incertitude concernant l'extrémité antérieure du museau, il se confirme donc que *Leptolophus* possédait un massif facial relativement très allongé, compte tenu de sa taille.

En l'absence de données concernant le squelette post-crânien, il faut rappeler que l'allongement de la face peut être considéré comme une réponse adaptative aux exigences physiologiques requises par l'hyperventilation liée à une locomotion de type cursorial. En effet, cet allongement accroît le volume disponible dans la cavité nasale pour le logement des cornets dont la fonction est le réchauffement, l'humidification et le dépoussiérage de l'air inspiré.

Corrélativement au développement facial, on note aussi que le diastème post-canin, qui équivaut à plus de 30% de la longueur de la rangée dentaire jugale (v. p. 70), est proportionnellement un des plus longs connus chez les paléothériinés, aussi allongé que chez les anchithériinés (Franzen, 1972, fig. 1), ce qui devait avoir pour conséquence d'assurer une parfaite séparation entre les fonctions de préhension des aliments et de mastication proprement dite (Franzen, 1983).

7-4 Surface orbitaire

La surface orbitaire des Equoidea (SOR) a été représentée en fonction de SMST sur le graphique de la fig. 16. Si l'on exclut le genre *Palaeotherium*, la corrélation est assez étroite entre les mesures ($r = 0,88$), en dépit de leur imprécision (Remy, 1992: 208) et la pente de la droite de régression ($b = 0,71$) est proche de celle dont j'avais fait état précédemment à partir d'autres références de stature.

Toutefois, on ne retrouve pas chez les paléothères l'allométrie négative que j'avais constatée alors; un artefact d'échantillonnage est peut-être en cause, car les spécimens pris en considération ne sont pas les mêmes dans les deux cas. Quoiqu'il en soit, la petitesse de l'orbite propre à ces animaux est pleinement confirmée ici.

Cst-301 se positionne sur le graphique bien au-dessus de l'axe principal des *Palaeotherium*, à proximité de celui des autres Equoidea. *Leptolophus* semble donc avoir présenté une orbite d'une taille conforme aux normes habituelles de cette superfamille. Dans le même sens, la section du nerf optique est proportionnellement

plus grande que chez *Palaeotherium*.

Y	X		N	L-V	\bar{X}	s	cov	r	a	b	Fig.		
SM1 ⁻⁵	SMST ⁻⁵	Equoidea	49	x 17,69-69,79 y 7,55-28,78	3,706 2,777	0,3291 0,3124	0,0982	0,975	0,476	0,949	12		
SM1 ⁻⁵	LBNC	Equoidea	38	x 48,0-183,5 y 7,55-31,84	4,501 2,781	0,3668 0,3579	0,1198	0,937	0,200	0,976	14		
SMST ⁻⁵	LBNC	Equoidea	29	x 48,0-161,0 y 17,69-67,64	4,441 3,690	0,3438 0,3739	0,1159	0,934	0,320	1,088	13		
LCOR	SMST ⁻⁵	<i>Palaeotherium</i>	9	x 28,63-69,79 y 49,0-99,0	3,856 4,380	0,3046 0,2676	0,0649	0,896	2,697	0,879	15		
			<i>Plagiolophus</i>	9	x 26,42-47,95 y 53,0-130,0	3,564 4,450						0,1563 0,2506	0,0317
		Equidés brachyo.		8	x 17,69-62,10 y 38,5-151,0	3,631 4,476	0,3946 0,4394	0,1499	0,988	1,542	1,113		
			Equidés hypso.	6	x 47,00-67,64 y 130,0-260,0	4,043 5,148	0,1604 0,2941	0,0374	0,951	0,104	1,833		
		Equoidea		37	x 17,69-69,79 y 38,5-260,0	3,705 4,518	0,3348 0,4238	0,1144	0,829	0,842	1,266		
			SOR ⁻⁵		SMST ⁻⁵	<i>Palaeotherium</i>	14	x 28,63-76,40 y 19,70-39,37	3,852 3,337	0,2599 0,1803	0,0402	0,924	1,943
		autres Equoidea		29			x 17,69-67,64 y 20,30-58,82	3,673 3,572	0,3548 0,2515	0,0761			
			LIMS	LFT	Paléothériidés	26	x 60,0-290,0 y 50,0-206,0	4,686 4,453	0,4172 0,3524	0,1389	0,983	1,639	0,885
Equidés brachyo.	10	x 49,0-165,0 y 49,0-138,0				4,498 4,392	0,3576 0,3281	0,1013	0,959				
	Equidés hypso.	11			x 114,0-183,0 y 131,0-273,0	4,946 5,196	0,1557 0,2359	0,0304	0,910	0,101	1,515		
MMM					MMT	<i>Pal. + Plagio.</i>	37	x 28,5-97,0 y 64,5-191,0	3,907 4,681	0,3167 0,2912	0,0834	0,930	2,970
	Equidés	16	x 22,5-69,0 y 38,0-227,0	3,776 4,727			0,3024 0,4703	0,1299	0,974	0,318			
		PGM1	SMST ⁻⁵	Equidés hypso.		8	x 50,40-67,64 y 140,0-242,0	4,046 5,181	0,1433 0,2066	0,0250	0,966	0,522	1,441
	autres Equoidea					27	x 17,69-62,10 y 52,5-168,0	3,564 4,612	0,3383 0,3216				

Tableau 10.— Relations allométriques pour divers paramètres chez les Equoidea

Voir annexe C et fig. 12 à 19.- : nombre de couple de données. \bar{X} (moyenne), s (écart-type) et cov (covariance) calculés d'après les valeurs logarithmiques de x_i et y_i et exprimés en valeurs logarithmiques. r: coefficient de corrélation. a: ordonnée 0 et b: pente de la droite d'allométrie (axe principal réduit).

7-5 Musculature masticatrice

Parmi les muscles adducteurs de la mandibule, le masséter (avec notamment sa

composante superficielle) et le temporal offrent les meilleures possibilités de restitution à partir du matériel fossile à cause de la netteté de leurs insertions. Leurs fonctions assez différenciées dans les processus masticatoires rendent une étude comparative instructive; c'est donc à ces 2 groupes musculaires que j'ai limité mes investigations chez *Leptolophus* comme chez *Palaeotherium*.

7-5-1 Essai de comparaison des masses musculaires

Les longueurs d'insertion des 2 muscles sur le crâne, respectivement LIMS et LFT, donnent une première indication sur l'importance relative des masses musculaires. J'ai confronté ces 2 paramètres chez les Equoidea (fig. 17). La longueur relative de l'insertion massétérine chez *Leptolophus* se révèle ainsi légèrement au-dessus de la moyenne ($w = 1,12$ par rapport à l'ensemble des paléothériidés). Cependant la valeur de LFT retenue pour le crâne Cst-301 n'est qu'une estimation peu assurée; ce résultat ne serait donc pas très significatif, à lui seul.

Mais, d'autre part, on a déjà observé que les arcades zygomatiques ne divergeaient pas vers l'arrière chez *Leptolophus*, contrairement aux paléothères et aux plagiolophes; elles restent quasiment parallèles au plan sagittal sur tout leur trajet, à la manière des équidés, ce qui donne un crâne plutôt étroit (fig. 11). Cette différence indique à la fois une moindre ampleur de la fosse temporale destinée au logement de ce muscle, et une plus grande épaisseur de l'insertion antérieure du masséter, où se situent les fibres les plus efficaces mécaniquement.

Ces observations indiquent que le temporal devait être plutôt moins développé chez *Leptolophus*, comparativement au masséter, que chez les autres paléothériidés. Mais il faut aussi rappeler à cette occasion que les supports osseux étant particulièrement graciles (du moins chez cet individu femelle), ces ensembles musculaires ne devaient pas être très puissants en valeur absolue.

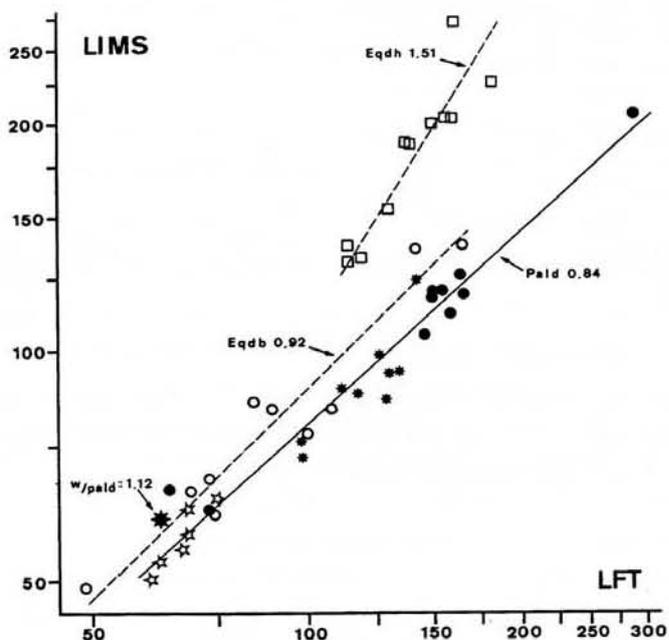


Figure 17.— Allongement comparé des zones d'insertion des muscles masséter superficiel (LIMS) et temporal (LFT) chez les Equoidea. Voir légende à la fig. 12.

7-5-2 Comparaison des moments des muscles masséter et temporal

Les variables représentatives des bras de levier des deux muscles, MMM et MMT, étant prises sur la mandibule, on ne dispose pour *Leptolophus* que de deux spécimens ayant conservé leur branche montante. Mais Cst-253 est privée de la région angulaire et de presque tout son condyle. MTO 113 est la seule mandibule où cette région est complète; on a déjà noté sa remarquable hauteur qui, conjuguée à l'étroitesse de la région articulaire, lui donne un aspect très équin. Cette impression est confirmée par l'analyse quantitative.

Sur le graphique de répartition de MMM en fonction de MMT chez les Equoidea (fig. 18), la mandibule MTO 113 se singularise par une position tout à fait aberrante, très au-dessus de l'axe principal réduit des paléothériinés ($w = 1,41$). Elle apparaît d'autant plus isolée sur ce graphique que c'est une mandibule de petite taille, alors que ceux des équidés, chez qui le rapport masséter/temporal est notablement supérieur à la moyenne des paléothériidés, sont des animaux beaucoup plus grands (et aussi beaucoup plus tardifs).

Cependant, MTO 113 est un spécimen juvénile. On peut se demander si sa conformation particulière ne serait pas d'origine ontogénique. Je n'ai pas trouvé d'information explicite sur ce sujet dans la littérature, mais les observations de Radinsky (1984) sur les variations ontogéniques et intraspécifiques chez le cheval montrent que les jeunes ne s'écartent pas des normes allométriques des adultes en ce qui concerne le moment du masséter (o.c., fig. 5). On peut encore déduire des données de son tableau 2 que le rapport allométrique entre masséter et temporal (b_{MAM} / b_{MAT}) est peu différent entre jeunes et adultes (respect. 1,114 et 1,056).

Rappelons aussi que l'articulation squamoso-mandibulaire est en position très dorsale sur le crâne adulte Cst-301, ce qui implique une branche verticale mandibulaire relativement haute. L'immaturation de MTO 113 pourrait donc ne pas être la cause de sa morphologie particulière.

Toutefois, la mandibule adulte Cst-253 devait être moins spécialisée de ce point de vue. En effet, si on tente de compléter la région angulaire et le condyle de ce spécimen, il semble qu'on ne puisse pas aboutir à une valeur de la transformée adimensionnelle w supérieure à 1,26 et probablement comprise entre 1,17 et 1,26, ce qui donnerait à *Leptolophus* une configuration moins originale.

On ne peut apprécier actuellement, par manque de documentation, la part qui revient aux facteurs individuels, sexuels ou ontogéniques dans ces variations. Néanmoins, il reste indéniable qu'on observe chez *Leptolophus* un moment du muscle masséter proportionnellement plus grand que celui du temporal comparativement aux autres paléothériinés.

En **conclusion**, la musculature adductrice de la mandibule, de puissance probablement modérée, comportait chez *Leptolophus* une nette prédominance du masséter sur le temporal, tant en ce qui concerne leurs volumes que leurs moments de force. Cette prédominance, dont Turnbull (1970) a montré qu'elle correspondait, chez les herbivores, à une modernisation de la musculature masticatrice, est opposée à la disposition observée chez les *Palaeotherium* (voir §7-8).

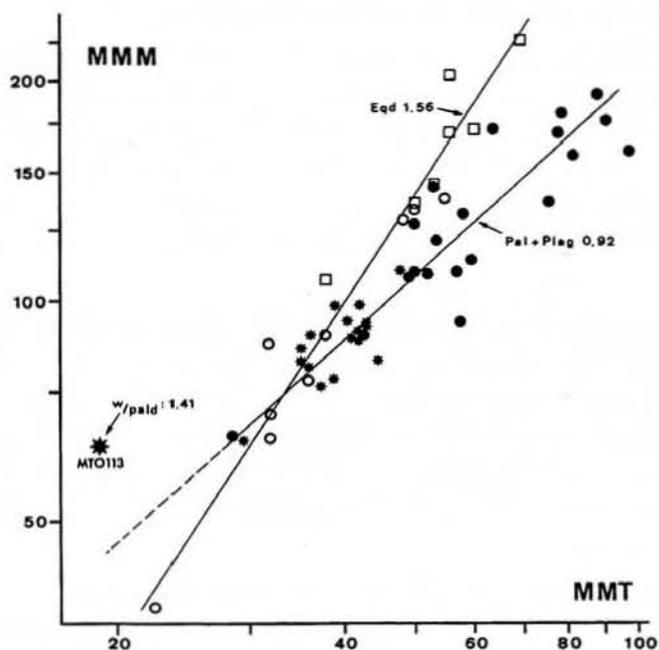


Figure 18.— Valeurs comparées des moments des muscles masséter (MMM) et temporal (MMT) chez les Equoidea. Voir légende à la fig. 12 * : MTO-113.

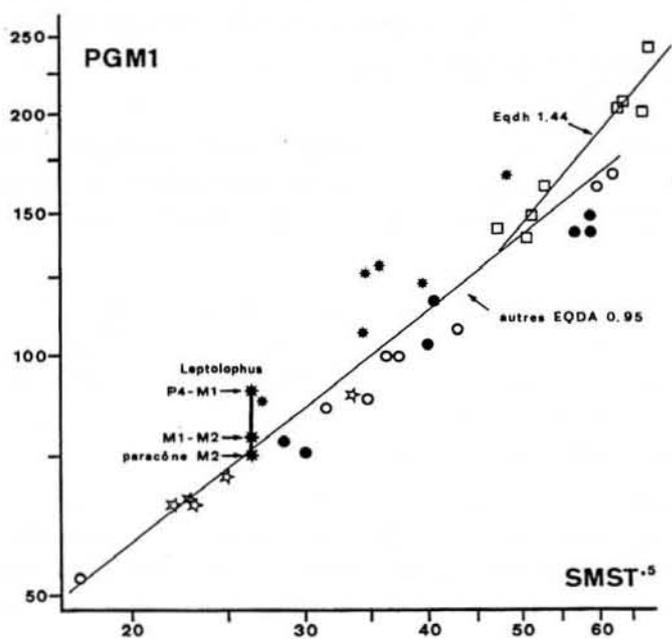


Figure 19.— Allongement du bras de résistance du système masticatoire (PGM1) chez les Equoidea, en fonction de la surface globale des dents jugales supérieures (SMST⁵), paramètre représentatif de la stature générale. Voir légende à la fig. 12 et pour *Leptolophus*, voir le texte.

7-5-3 Le bras de résistance du système masticateur

Le positionnement de la rangée des dents jugales par rapport à l'articulation squamoso-mandibulaire intervient dans l'efficacité de l'effort musculaire. En effet, l'efficacité d'une force appliquée sur un levier est conditionnée entre autres par la longueur relative du bras de résistance. Dans le cas de la mastication, cette notion est plutôt floue car les forces se répartissent plus ou moins sur toute la longueur de la

rangée dentaire, en fonction des déplacements du bol alimentaire.

Dans une démarche comparative, on peut toutefois définir conventionnellement un "centre de gravité" de l'application de la force résistante. Ainsi, pour les équidés, Radinsky (1983, 1984) a utilisé un paramètre COM1, qui est la distance entre la face arrière du condyle mandibulaire et la limite P4-M1. Chez ces animaux dont les prémolaires sont particulièrement molarisées, ce point correspond à peu près au milieu de la rangée dentaire retenu comme référence par Turnbull (1970, fig. 39, 44). Radinsky a mis ainsi en évidence l'existence d'un gradient d'allongement de cette variable chez les équidés hypsodontes.

Sur le diagramme représentant les variations d'un paramètre voisin mesuré sur le crâne, PGM1 (Remy, 1992), en fonction de SMST⁵ (fig. 19), on retrouve cette forte allométrie positive chez les équidés hypsodontes, et une répartition presque isométrique des autres Equoidea.

La valeur de PGM1 est relativement élevée chez *Leptolophus* ($w = 1,18$ par rapport à ce dernier groupe). Mais sur le crâne Cst-301, qui ne possède que 3 prémolaires relativement réduites et des molaires très allongées, le milieu de la rangée dentaire se situe bien en arrière du contact P4-M1/, approximativement au niveau du métacône de M1/. Si l'on raisonne en termes de surfaces, le "centre de gravité" de l'aire masticatoire est même encore plus en arrière, à l'aplomb de la partie antérieure de M2/.

Pour une comparaison valable avec les Equoidea, il faudrait donc corriger cette donnée chez *Leptolophus*. Si l'on prend en compte une valeur moyenne, soit la limite M1-M2/, la longueur du bras de résistance se réduit à 79 mm et le crâne en question se positionne près de l'axe de régression général ($w = 1,03$; voir fig. 19).

Or, bien que le massif alvéolo-dentaire soit resté remarquablement bas (HTMX = 6,5) malgré l'acquisition d'une certaine hypsodontie, on observe chez cet animal un éloignement de la rangée dentaire par rapport au centre de rotation mandibulaire, comme chez les équidés hypsodontes, et qui est lié à la position très dorsale de l'articulation.

***Leptolophus* a donc compensé efficacement l'allongement défavorable du bras de résistance, qui aurait pu résulter de l'acquisition de l'hypsodontie, par un déplacement vers l'arrière du point d'application des forces, (grâce à la réduction des prémolaires et au développement de grosses molaires postérieures), contrairement aux équidés hypsodontes chez qui cette compensation a été obtenue par un important déplacement vers l'avant de l'insertion du masséter (en raison de l'accroissement de taille des dents jugales antérieures).**

7-6 Evolution ontogénique de la dentition

7-6-1 *Accroissement progressif de la surface masticatoire*

L'étroitesse des faces occlusales des dents jugales supérieures lors de leur mise en place sur l'arcade, et la forme trapézoïdale de toutes les dents en coupe sagittale déterminent une transformation progressive de la surface masticatoire fonctionnelle.

Bien que les 5 premières dents jugales deviennent de plus en plus courtes mésio-

distalement au fur et à mesure de leur usure, l'arrivée successive sur l'arcade de dents postérieures de plus en plus grosses aboutit à un accroissement continu de la longueur du secteur fonctionnel, d'autant plus qu'à la différence des autres dents, la face triturante des M3 s'allonge avec les progrès de l'usure. Fortelius (1985) a décrit de même chez *Dicerorhinus* un raccourcissement progressif des dents au collet et un allongement des M3; mais la longueur totale des ectolophes reste à peu près constante chez ces animaux, à cause d'une plus grande homéodontie; c'est donc une évolution ontogénique assez différente.

Comme par ailleurs toutes les faces triturantes des dents jugales supérieures deviennent de plus en plus larges transversalement, il y a chez *Leptolophus* un accroissement considérable de la surface fonctionnelle de la dentition au cours de l'ontogénèse (fig. 20).

A noter au passage que le maintien du contact entre les différentes dents jugales, qu'on observe à tous les stades d'usure, implique une migration constante des dents postérieures vers l'avant, au fur et à mesure de leur égression. Il s'agit d'un phénomène assez habituel chez les mammifères herbivores, (développé à l'extrême par les proboscidiens récents), mais qui est ici relativement accentué à cause de la morphologie des dents de *Leptolophus*, particulièrement rétrécies au collet.

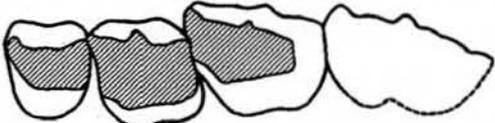
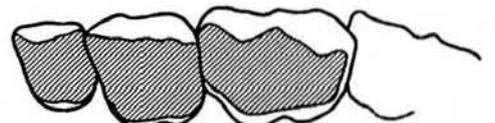
		ΣU (1)	ΣS_{ϕ} (2)
MTO 105	 U: 1,5 3 1,5 0	6	221
FSL 5104 (inversé)	 U: 3 4 2 0	9	321
Cst-301	 U: 3,5 4,5 3,5 2	13,5	441
RbS-539	 U: 4 5 3,5 3	15,5	548

Figure 20.— Evolution ontogénique des surfaces occlusales fonctionnelles de P4/- à M3/ chez *Leptolophus*.

1: Σ_u = somme des indices U d'usure des dents (voir tabl. 6). 2: $\Sigma_{s\phi}$ = somme des surfaces occlusales fonctionnelles, en mm^2 , d'après les limites des marques d'abrasion (mesurées sur photo).

7-6-2 *Evolution des profils occlusaux observés en coupe*

Des moulages de molaires supérieures, à différents stades de vieillissement ont été sectionnés axialement dans un plan parallèle aux stries d'usure, au niveau du "mésocylix" (5) (fig. 21). Ces sections sont à comparer à celles que Fortelius a présentées (1985, fig. 13-16).

Sur les structures triturantes secondaires ainsi observées en coupe, on distingue un plan d'abrasion externe plus ou moins oblique dorso-médianement et un plan interne, légèrement oblique ventro-médianement. Au fur et à mesure de la perte de hauteur de la couronne, le dièdre formé par ces 2 plans s'ouvre progressivement. Sur les dents peu usées (stade 2, voir tabl. 6), il est de l'ordre de 130°; au stade fonctionnel ultime il peut atteindre jusqu'à 170° (quoiqu'avec d'assez larges variations individuelles et/ou locales).

Au niveau des dents peu usées, on peut donc décomposer le cycle masticatoire en deux phases bien différenciées, comme chez de nombreux ongulés (Kay et Hiiemae, 1974), mais sur les plus abrasées, on n'en distingue pratiquement plus qu'une.

J'ai retrouvé chez les autres paléothériinés une évolution similaire au cours de la vie. Chez *Plagiolophus*, les angles se modifient de façon analogue avec l'âge et ils ont à peu près les mêmes valeurs. Par contre, le dièdre paraît être systématiquement moins ouvert chez *Palaeotherium* (de 103° à 144° sur les spécimens mesurés). La structure de la partie moyenne des dents est certainement en cause (Fortelius, 1981: 156): tandis que chez *Leptolophus* et *Plagiolophus* toutes les sections d'émail ont approximativement la même épaisseur, l'émail des conules et de la paroi linguale de l'ectolophe est particulièrement mince chez *Palaeotherium* (Remy, 1992: 206), ce qui facilite l'usure de cette zone médiane et maintient une angulation entre les 2 plans de la face triturante.

Les plages dentinaires exposées présentent fréquemment une concavité particulièrement accentuée. Peut-être est-ce la conséquence d'une résistance mécanique médiocre, parce que non renforcée par des zones suffisamment développées de dentine péricanaliculaire hypercalcifiée, à la différence des autres paléothériidés ou des équidés hypsodontes (voir plus haut: § 4-2-2).

7-6-3 *Morphologie et microstructure des plans d'usure*

Facettes d'attrition

Un petit nombre d'observations est seulement possible et on ne dispose pas, au surplus, de tous les stades d'usure des différentes dents, à cause notamment du gradient d'abrasion le long des arcades dentaires: les 1ères molaires sont connues surtout à des stades tardifs, les dernières surtout au début de leur activité fonctionnelle. Il est donc un peu hasardeux de généraliser.

Il semble pourtant qu'on puisse mettre en évidence, au niveau des molaires supérieures, une modification dans le temps de la localisation des facettes d'attrition. Il s'agit de facettes planes, à bords nets, révélatrices de contacts directs dent contre dent

(5) **Mesocylix** : domaine fonctionnel passant entre paracône et métacône et correspondant à la trajectoire du protoconide de la dent mandibulaire opposée ; **amphicylix** : domaine fonctionnel commun à 2 dents jugales supérieures adjacentes et correspondant à la trajectoire de l'hypoconide de la dent mandibulaire opposée (Butler, 1952a).

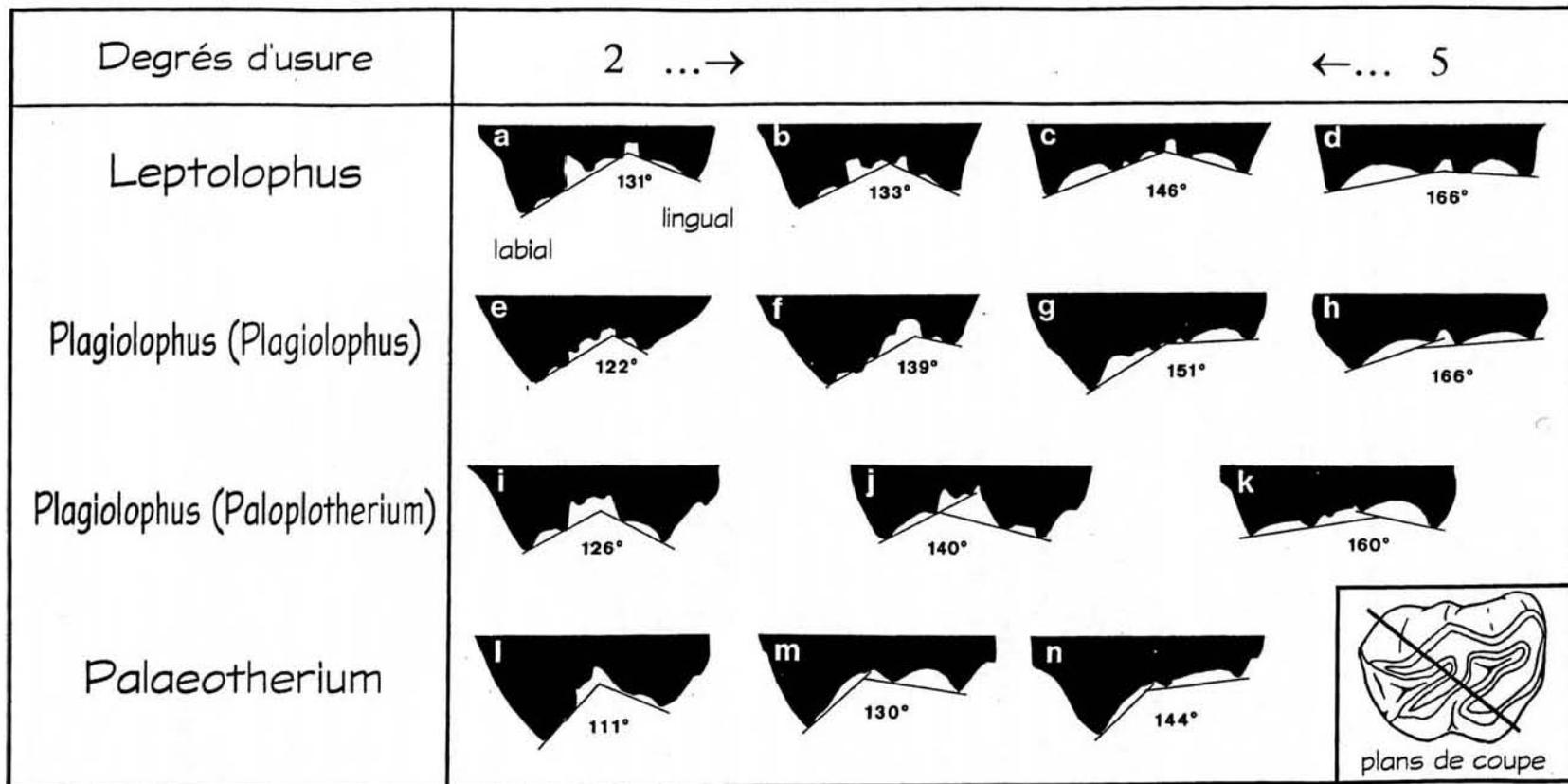


Figure 21.— Evolution des profils occlusaux en fonction du degré d'usure chez différents genres de Palaeotheriinae, avec la mesure du dièdre lié à la différence d'orientation des 2 phases masticatoires (voir texte).- a: *Leptolophus stehlini* (Robiac) FSL 5104 (M2/). b: *L. stehlini* (Robiac) FSL 5105 (M2/). c: *L. nouleti* (Montespieu) MTO 96 (M2/). d: *L. stehlini* (Robiac-Sud) FMO RbS-535 (M2/). e: *Plagiolophus minor* (Frohnstetten) MST 219 (M2/). f: *P. ministri* (Montalban) IPS (M2/). g: *P. sp.* (Murs) MBA OV-124 (M2/). h: *P. sp.* (Murs) MBA OV-124 (M1/). i: *P. annectens* (Euzet) FMO EUZ-5632 (M2/). j: *P. annectens* (Fons 5) FMO F5-48 (M2/). k: *P. annectens* (Euzet) FMO UM-5472 (M2/). l: *Palaeotherium siderolithicum* (Fons 5) FMO F5-9 (M2/). m: *P. siderolithicum* (Fons 5) FMO F5-9 (M1/). n: *P. lauricense* (Lautrec) MTO 130 (M2/).

(Rensberger, 1973: 520). J'en ai observé sur la plupart des dents (pl. 4, fig. 10 et 11). Dès qu'elles entrent en fonction, en effet, l'usure débute sous forme de facettes d'attrition affectant le paracône, le parastyle et le paraconule, et orientées en coupe frontale selon un plan oblique médio-dorsalement. A noter que par suite de la forme losangique des faces triturantes, cette zone d'attrition représente la moitié labiale d'un "amphicylix" (voir note infrapaginale 5) dont l'hypocône de la dent précédente, plus usé, constitue la partie linguale.

Les facettes d'attrition gagnent rapidement toute la longueur de l'ectolophe. Avec les progrès de l'usure, elles se limitent ensuite uniquement à son versant labial, tandis que les autres crêtes d'émail sont plus ou moins nettement arrondies. Enfin, au stade ultime, les facettes d'attrition disparaissent complètement.

La M3/ mérite une mention spéciale; sa partie distale, qui ne devient fonctionnelle que tardivement, conserve jusqu'à un stade d'usure assez avancé (3,5) des facettes d'attrition non seulement sur la paroi labiale de l'ectolophe, mais aussi sur l'hypostyle et sur le versant postérieur de l'hypocône.

Il est à souligner que, contrairement à ce que Greaves (1973, cité par Mödden, 1993) considère comme habituel chez les périsso-dactyles, je n'ai pas observé de versant "aiguisé" à proprement parler. Le versant dentinaire et le versant cémentaire ont une netteté similaire; les seules différences d'angulation des rebords d'émail sont liées à l'obliquité d'ensemble des plans d'usure. Il n'y a pas non plus de dissymétrie flagrante dans les concavités des surfaces dentinaires exposées.

Stries, marques d'impacts ("pits") et ébréchures

Les surfaces d'usure de l'émail et de la dentine sont sillonnées de stries plus ou moins parallèles entre elles, dont l'orientation préférentielle est oblique vers l'intérieur et vers l'avant.

Leur tracé n'est toutefois pas rectiligne. On note en effet un écart angulaire variant de 5 à 15° entre les stries affectant la paroi labiale de l'ectolophe et celles de la paroi linguale des cuspides internes. Sur les dents très usées, où la continuité des stries est conservée au niveau dentinaire, on constate qu'elles décrivent des arcs de cercle concaves vers l'arrière, ce qui rend compte de l'angulation entre les stries labiales et linguales.

D'autre part, leur angulation par rapport au plan sagittal varie le long de l'arcade: sur l'ectolophe des prémolaires, elles font un angle de l'ordre de 80° avec ce plan, tandis que sur l'ectolophe des M3/ cet angle est de 40° à 50°. Ces courbures et écarts angulaires matérialisent les déplacements mandibulaires lors de la mastication (cf. infra, § 7-7).

Les stries sont le plus souvent grossières et profondément gravées dans l'émail. De telles rayures indiquent la présence de particules minérales dans les aliments, plutôt que de phytolithes (dont les herbes productrices étaient encore rares à cette époque (Webb, 1977)). Sur certaines dents cependant et notamment des dents très usées, les stries sont fines et nombreuses, donnant aux crêtes arrondies d'émail un aspect presque poli, que l'on trouve habituellement chez les herbivores se nourrissant exclusivement de végétaux

tendres ("browsers") (pl. 4, fig. 14).

Les stries de la dentine sont généralement très fines, malgré la faible dureté de ce tissu; cela pourrait être dû à un contact moins étroit avec les grains abrasifs, à cause de la forte concavité habituelle des surfaces dentinaires dénudées, en retrait des crêtes d'émail.

Quant aux marques d'impacts, elles sont localisées principalement sur l'ectolophe, notamment sur sa paroi labiale, essentiellement au niveau des facettes d'attrition (pl. 4, fig. 11). Elles sont probablement dûes à ces mêmes particules détritiques lors de la phase de pression initiale.

De nombreuses ébréchures affectent aussi l'émail des dents jugales. Je parle des ébréchures intervenues du vivant des animaux, et qui sont bien différenciables des artefacts post mortem par le fait que leurs contours sont émoussés et qu'elles sont elles-mêmes parfois striées, preuves de la poursuite de l'activité fonctionnelle (pl. 4, fig. 9, 11, 13). Ces ébréchures s'observent sur n'importe quelle crête d'émail, mais principalement sur la paroi labiale de l'ectolophe au point d'en hâter la disparition sur certaines molaires très usées. Hormis l'éventualité de chocs accidentels, il s'agit sans doute le plus souvent d'accidents d'origine masticatoire. La médiocre structuration des bandes de Schreger, dont on admet l'efficacité pour prévenir les risques de fracturation de l'émail (V. Koenigswald, 1980: 85) pourrait avoir été la cause de la fréquence de ces ébréchures chez *Leptolophus*.

7-6-4 Gradient d'abrasion des séries dentaires

Il convient d'évoquer ici à nouveau le fort gradient d'abrasion entre les molaires d'une même arcade que je tiens pour caractéristique du genre *Leptolophus*. Le maxillaire-type de *L. stehlini* FSL 5104 est exemplaire à cet égard puisque la M3/ n'y est pas encore fonctionnelle (usure 0) alors que la M1/ a déjà atteint le stade 4 et perdu approximativement les 2/3 de sa hauteur de couronne. Sur aucun autre maxillaire de paléothériidé je n'ai observé un tel décalage.

Il est vrai que la dentition du crâne de *L. nouleti*, ainsi que des fragments d'individus très âgés, ont un gradient M1/-M3/ plus faible et qui ne dépasse pas 2 unités. Ce phénomène d'atténuation progressive du gradient d'abrasion est certes courant (v. plus loin) et l'on ne dispose pas ici de séries dentaires suffisamment nombreuses pour une analyse approfondie, mais si l'on compare toutes les molaires disponibles à des échantillonnages d'autres paléothériidés, l'importance particulière du gradient d'abrasion chez *Leptolophus* semble quand même se confirmer: en moyenne la différence de degré d'usure entre les M1/ et les M3/ est de 2,50 chez ce genre contre 1,27 chez *Palaeotherium*, 1,60 et 1,69 chez les *Plagiolophus* (respectiv. *P. Paloplotherium* et *Plagiolophus* s.s.) (tabl. 8).

7-7 Cinématique mandibulaire

Les observations précédentes apportent des éléments pour reconstituer la cinématique mandibulaire lors du cycle masticatoire.

On notera tout d'abord que l'absence de versant aiguisé sur les facettes d'usure de l'émail enlève son principal argument à l'hypothèse de Mödden (1993) qui voudrait que

l'activité masticatoire s'exerce chez les herbivores, et notamment chez les périssodactyles, de l'intérieur de l'arcade dentaire vers l'extérieur, donc à l'opposé du sens admis généralement. Au contraire, du moins en ce qui concerne *Leptolophus*, la localisation labiale des pits indique un départ du cycle masticatoire au niveau de la face labiale des dents jugales supérieures.

Compte tenu de cette localisation presque uniquement labiale des facettes d'attrition et de leur disparition sur les dents usées, on est amené à considérer que la phase I du cycle (Kay & Hiiemae, 1974; Fortelius, 1985) s'effectue chez *Leptolophus* au niveau de la partie fonctionnelle la plus postérieure de la série dentaire, ce qui nécessite, avant tout contact entre les dents jugales supérieures et inférieures au niveau de leurs faces labiales, une latéro-déviations mandibulaire d'autant plus marquée que l'arcade maxillaire est assez fortement convexe. Au fur et à mesure que de nouvelles dents entraient en fonction à l'arrière, l'articulé devait même avoir tendance à s'inverser dans la région antérieure, les dents inférieures passant à l'extérieur de la rangée maxillaire.

A partir de cette situation de départ, l'orientation générale des stries d'usure, leur trajet arqué et l'écart angulaire entre les stries des dents situées aux 2 extrémités de l'arcade indiquent l'existence d'un axe de rotation mandibulaire dans le plan horizontal situé du côté non travaillant ("balançant") sans que le matériel disponible ne permette de préciser davantage sa localisation.

Dans le plan frontal, le mouvement centripète de la mandibule au cours de la phase I comporte comme chez les autres herbivores une composante verticale dorsale, mise en évidence par l'inclinaison de la partie labiale des faces occlusales peu usées.

Le secteur triturant affecté ensuite à la phase II de la mastication présente une extension beaucoup plus vaste chez *Leptolophus*, et concerne toutes les dents jugales. Dans la poursuite du déplacement de la mandibule en direction médiane, la composante verticale s'atténue avec l'ouverture du dièdre entre les parties labiales et linguales des faces triturantes, à mesure que des dents antérieures plus usées sont concernées, puis s'inverse et devient légèrement ventrale jusqu'à la fin de la trajectoire des dents inférieures.

7-8 Commentaires

1) Ce schéma de la cinématique mandibulaire correspond à une mastication de type "ectolophodonte" (selon Fortelius, 1985). On remarque à ce propos (voir tabl. 11) que les indices d'anisodontie (1,92) et d'anisognathie (1,23) positionnent précisément *Leptolophus* sur l'axe des ongulés lophodontes dont le cycle masticatoire se décompose en 2 phases (Fortelius, 1985, fig. 29).

La phase I du cycle masticatoire consacrée au déchiquètement initial des aliments semble avoir été cantonnée, -tout au long de l'ontogénèse-, à la zone fonctionnelle la plus postérieure de la dentition. La phase II, d'écrasement et de trituration qui n'avait qu'une faible composante médio-ventrale, faisait intervenir au contraire la plus grande partie de la surface triturante générale.

2) Ce modèle implique une pression masticatoire moindre que chez les "plagiolophodontes" (artiodactyles et équidés sélénodontes) et s'applique d'autant mieux

ici qu'on a conclu que *Leptolophus* devait posséder une musculature masticatrice relativement peu puissante.

<u>Anisodontie moyenne</u> d'après les largeurs maximales des M2 supérieures et inférieures			
	W_u (M2/)	W_i (M2)	ADI (W_u / W_i)
<i>L. nouleti</i>	16,0	8,9	1,80
<i>L. stehlini</i>	16,0	8,5	1,88

<u>Tentative de comparaison entre anisodontie et anisognathie chez <i>Leptolophus nouleti</i></u> d'après le crâne Cst-301 et la mandibule Cst-40							
	Cst-301			Cst-40			
	D_u (1)	l_u (2)	$D_u - l_u$	D_i (1)	l_i (2)	$D_i - l_i$	
Anisodontie		14,8			7,7		ADI 14,8 / 7,7 = 1,92
Anisognathie	50,5	14,8	35,7	36,7	7,7	29,0	AGI 35,7 / 29,0 = 1,23

Tableau 11.— Calcul des indices d'anisodontie et d'anisognathie chez *Leptolophus* selon Fortelius (1985: pp. 51, 54).

- (1) Diamètre externe des arcades dentaires au niveau des M1
 (2) largeur maximale des M1

3) La prédominance du masséter sur le temporal signalée précédemment (§7-5-2) s'intègre bien à ce schéma fonctionnel faisant intervenir de larges déplacements latéraux de la mandibule (même si l'on ignore dans ce cas la part, sans doute importante, qui revenait au complexe ptérygoïdien dans ces mouvements). La réduction relative du temporal pourrait être corrélée en même temps avec l'allongement du museau et du diastème post-canin (Janis, 1983: 83) pour faciliter une propulsion mandibulaire favorable à l'action de pincette de la dentition antérieure.

4) Les molaires sont affectées d'une macrodontie de plus en plus marquée vers l'arrière. Il en est résulté une position très reculée du lieu d'application des forces, correspondant à un bras de résistance relativement raccourci, ce qui a pu fournir, en dépit d'une activité musculaire modérée, le maximum de pression utile. Le rôle des prémolaires devait au contraire être passablement modeste dans le traitement du bol alimentaire, à cause de leur surface réduite et du bras de levier défavorable (dû à leur situation antérieure). L'usure préférentielle au niveau de l'amphicylix créant un engrenement profond entre les prémolaires supérieures et inférieures, elles devaient surtout servir de couloir de guidage pour le déplacement mandibulaire (Smith et Savage,

1959, cités par Williamson et Lucas, 1992).

5) La pression maximale de la phase I est responsable de la localisation préférentielle des ébréchures d'émail et des "pits" sur la paroi labiale de l'ectolophe. La participation exclusive des dents les moins usées rend compte, également, de la convexité de l'arcade maxillaire vue de profil, notamment chez FSL 5104 (fig. 1): dents antérieures relativement courtes (et usées à l'amphicylix), dents moyennes plus proéminentes (actives en phase I), dent postérieure pas encore fonctionnelle.

6) Au cours de la vie, les crêtes adamantines des lophes internes, d'abord alignées presque parallèlement au plan sagittal, ce qui leur confère le maximum d'efficacité dans l'action sécante de la phase I, se redressent progressivement jusqu'à devenir quasiment perpendiculaires à l'ectolophe sur les molaires très usées. Cette modification dans l'orientation des crêtes d'émail, qui s'accompagne d'un fort accroissement des surfaces triturantes (§7-6-1), était vraisemblablement favorable au développement de la fonction de broyage de la phase II.

7) Comment interpréter la tendance hypsodonte développée par *Leptolophus*? On considère que le développement de l'hypsodontie est une réponse adaptative à une usure dentaire accrue, dont les causes peuvent être variées (Fortelius, 1985). La gracilité des supports osseux de la musculature et la prédominance de la phase II de la mastication qui ne requiert pas de fortes pressions occlusales, indiquent que l'hypsodontie de *Leptolophus*, d'ailleurs modérée, n'est certainement pas le corollaire d'une mastication puissante ou de la nécessité de traiter de grandes quantités d'une nourriture médiocre, comme c'est le cas pour les types plagiolophodontes. La présence de fortes rayures et de nombreuses ébréchures de l'émail ainsi que la concavité accentuée des zones de dentine exposée laissent supposer que c'est plus probablement une réponse à une abrasivité notable de la nourriture consommée, conjuguée à la structure relativement peu résistante des tissus dentaires, responsables d'une usure rapide des dents.

Cela pourrait rendre compte en même temps du gradient d'abrasion entre les molaires d'une même arcade, plus marqué que chez les genres voisins, dans la mesure où l'on peut présupposer un tempo identique dans la séquence d'éruption de ces dents.

8) Quant à l'atténuation de ce gradient en fonction de l'âge, c'est un phénomène bien connu (réf. in Fortelius, 1985). On peut y voir d'abord un effet de bras de levier augmentant la pression, et donc l'abrasion sur les dents les plus postérieures, lorsque toute l'arcade dentaire est devenue fonctionnelle. Mais d'autres causes ont également été invoquées. On a ainsi émis l'hypothèse qu'au fur et à mesure de l'éruption des dents, le nombre de fibres élastiques du ligament alvéolo-dentaire diminuant, la pression d'égression s'atténuerait, ce qui pourrait ralentir l'abrasion des dents les plus usées et réduirait donc progressivement le gradient en question (Boyde, d'après Fortelius, 1985). On conçoit bien cette explication dans le cas de dents très hypsodontes dont une partie importante reste incluse dans l'alvéole quand elles sont déjà fonctionnelles. Mais chez *Leptolophus*, la hauteur de la tubérosité maxillaire est restée très faible, les dents devaient être fonctionnelles bien avant la fin de l'odontogénèse et il ne devait pas y avoir une surface dentaire intra-alvéolaire beaucoup plus importante sur les dents jeunes que sur celles qui étaient en place sur l'arcade.

Kurtén (1983) a proposé une explication différente pour une population

d'antilopes: l'agrandissement progressif des surfaces triturantes qui accompagne la perte de hauteur des couronnes serait en cause. Cette hypothèse, plus séduisante ici a priori, puisqu'on a effectivement observé un semblable accroissement de la surface occlusale fonctionnelle, ne me paraît pas satisfaisante non plus. En effet, cet accroissement de surface concerne presque uniquement la dentine dénudée; au contraire la longueur des crêtes d'émail, qui conditionne pour l'essentiel la résistance de la dent, ne change guère et tend même à diminuer lorsque le plan triturant atteint le fond des sillons.

Par contre, la présence d'un gros canal dentaire accessoire à l'arrière de la tubérosité (p. 72) indique une forte vascularisation des germes dentaires probablement à la base d'une activité intense des adamantos- et des odontoblastes, et donc d'une croissance rapide des dents. Cette structure originale propre au genre *Leptolophus* pourrait avoir été à l'origine d'une pression quelque peu accrue au niveau des dernières molaires en évolution, comme dans "l'hypothèse ligamentaire", et donc d'une certaine atténuation du gradient d'usure.

9) La fonction du ciment coronaire dans le processus masticatoire me paraît très indirecte. C'est un tissu très peu résistant à l'abrasion chez *Leptolophus*, et même les dépôts les plus épais s'estompent rapidement à distance des plans de trituration des aliments. On a associé le développement du ciment coronaire et de l'hypsodontie chez les herbivores avec une aridité croissante de l'environnement (Thaler, 1966; Hartenberger, 1973). Le rapprochement avec ce dernier facteur est probablement une fausse corrélation, au moins dans le cas qui nous intéresse: en effet, l'altération climatique qui va intervenir à la fin de l'Eocène et amener des perturbations dans la couverture végétale de l'Europe occidentale, ne s'est pas encore produite au niveau MP 16. Par contre, il pourrait y avoir une corrélation entre ciment et hypsodontie par le fait que ce tissu ostéoïde constitue la surface d'attache dentaire des fibres du ligament alvéolaire au fur et à mesure de l'édification de la couronne, qui devient fonctionnelle sur ce type de dent avant la formation des racines.

7-9 Conclusion

En conclusion, on est en présence d'une mastication de type "ectolophodonte", comportant des cycles masticatoires à 2 phases, nécessitant une activité musculaire de puissance modérée, et dans laquelle les mouvements de latéralité tiennent une place prépondérante.

Les processus masticatoires semblent avoir été dominés par une abrasion rapide des dents, responsable d'un gradient très marqué de la hauteur coronaire des molaires d'une même arcade. Cette forte abrasivité serait consécutive à une résistance médiocre des tissus dentaires calcifiés et au caractère fréquemment abrasif de la nourriture ingérée. Ce pourrait être pour compenser dans une certaine mesure cette usure excessive que s'est développée une hypsodontie véritable, quoique modérée, précoce dans l'histoire des Equoidea et non consécutive dans ce cas à une évolution de l'environnement.

L'efficacité fonctionnelle des prémolaires était certainement réduite en raison de leurs petites dimensions, mais elles pourraient avoir été utiles pour servir de guides à la trajectoire mandibulaire.

En ce qui concerne le prélèvement de la nourriture, l'allongement probable du museau et la proclivité des incisives devaient limiter l'action de pince de la dentition à la récolte d'éléments végétaux peu coriaces et peu fibreux.

Finalement, malgré le caractère un peu paradoxal de leur hypsodontie, ces animaux devaient avoir un comportement de brouteurs de plantes herbacées tendres, de feuillages, voire de petits fruits ("browsers" stricts); mais les récoltes devaient être effectuées souvent à proximité du sol ou même à terre à cause de la présence, dans ces aliments, de particules détritiques (déposées par le vent ou par des éclaboussures de pluie; Williamson & Lucas, 1992).

En ce qui concerne la vie de relation, on ne possède que très peu d'indices relatifs aux organes des sens. Rien sur l'olfaction; l'audition semble restée relativement archaïque, par suite de l'absence de bulle ossifiée; l'orbite et le canal optique présentent des dimensions qui se situent dans les normes des autres Equoidea, à la différence des *Palaeotherium*, qui se signalent, eux, par leur orbite notablement plus petite.

La structure relativement modernisée de la partie découverte du moulage endocrânien suppose un comportement assez élaboré, soit dans les relations sociales, soit dans la protection contre les prédateurs.

Le squelette post-crânien est inconnu, mais on a noté un certain allongement de la face, qui est plus développée que chez les autres paléothériidés, ce qui peut être l'indication d'un mode de locomotion à tendance cursoriale ou au moins subcursoriale (voir § 7-3).

On en conclura finalement, dans la mesure où l'on peut se permettre des supputations à partir d'une documentation incomplète, que *Leptolophus* pourrait avoir été un animal léger et actif, vivant dans un milieu probablement plus ouvert que celui dans lequel évoluaient les paléothères.

REMERCIEMENTS

Je reste reconnaissant à M. J. Hürzeler, récemment disparu, d'avoir accepté de me confier le crâne Cst-301 pour le dégager et le décrire et j'adresse tous mes remerciements à son successeur, M. B. Engesser pour son excellent accueil au Naturhistorisches Museum de Bâle. Ma gratitude va également aux conservateurs qui ont bien voulu me donner accès aux collections dont ils ont la charge et notamment Mlle Sudre (Museum d'Histoire Naturelle, Toulouse), MM. de Beaumont (Museum d'Histoire Naturelle, Genève), Prieur (Université Claude Bernard, Lyon) et Weidmann (Musée géologique, Lausanne).

$$SMST = \bar{X}_{I_{P2...M3}} \times LDMX$$

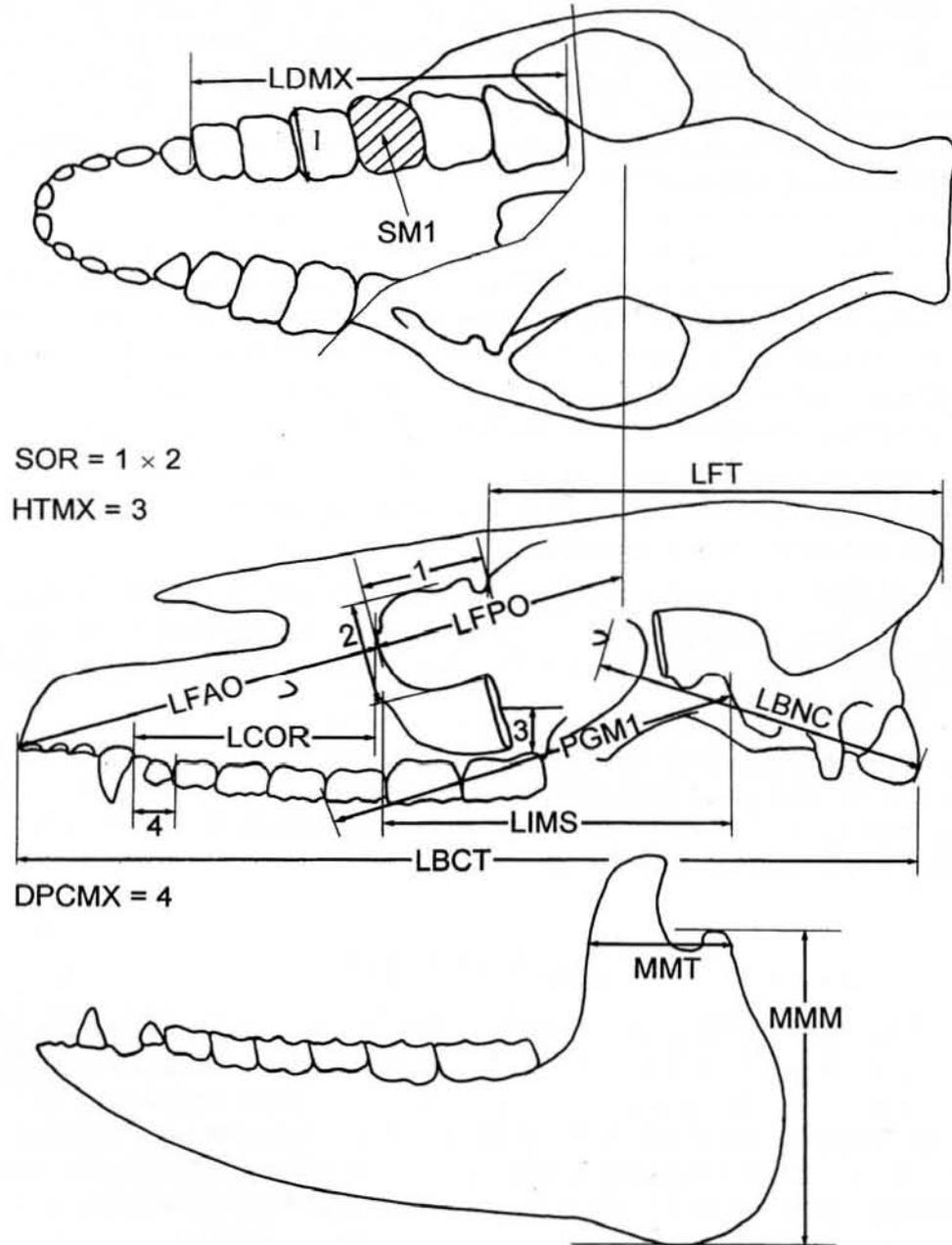


Fig. 22.— Représentation des différents paramètres étudiés (voir annexe C). Repris de Remy, 1992, fig. 2.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRADFORD, E.W., 1967.— Microanatomy and histochemistry of dentine. *In* Structural and chemical organization of teeth, Miles A.E.W. ed., Academic Press, New-York, 2: 3-34.
- BRUNET, M. & JEHENNE, Y., 1989.— Révision des genres *Plagiolophus* POMEL, 1847 et *Paloplotherium* OWEN, 1848, (Mammalia, Palaeotheriidae) du Paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. *Ann. Paléont.*, (Vert.-Invert.), Paris, 75, 1: 23-52, 13 fig.
- BUTLER, P.M., 1952.— The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. *Proc. zool. Soc.*, London, 121 (4): 777-817, 16 fig.
- CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. & SANTAFE-LLOPIS, J.V., 1987.— *Cantabrotherium tuyolsi* n.gen. n. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. *Münchner Geowiss. Abhand.*, München, (A) 10: 243-252, 3 fig., 1 pl.
- CASANOVAS-CLADELLAS, M.L. & SANTAFE-LLOPIS, J.V., 1989.— Dos nuevos paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología*, Univ. Oviedo, 18: 37-52.
- CHECA-SOLER, Ll., 1994.— Los Perisodáctilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno Catalán. Tesis Doct., Univ. Barcelona: 383 p. + 134 tabl., 71 graph., 14 sch., 16 fig., 38 pl.
- COURT, N., 1992.— The skull of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and the higher order interrelationships of Ungulates. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 22 (1): 1-43, 4 fig., 7 pl.
- CUESTA RUIZ-COLMENARES, M.A., 1991.— Perisodáctilos de la Cuenca del Duero. Tesis Doct., Fac. Cienc. biol., Salamanca: 1-322 + 50 fig., 28 pl., 43 tabl., 28 graph.
- FORTELIUS, M., 1981.— Functional aspects of occlusal cheek-tooth morphology in hypsodont, non-ruminant ungulates. *Intern. Symp. Concp. Meth. Paleont.*, Barcelona, Contr. Pap.: 153-162.
- FORTELIUS, M., 1985.— Ungulate cheek teeth: developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zool. Fennica*, Helsinki, 180: 1-76, 43 fig.
- FRANK, R.M., SIGOGNEAU-RUSSELL, D. & HEMMERLE, J., 1987.— Scanning electron microscopic search for peritubular dentine in some early Perissodactyls. *J. Biol. Buccale*, 15: 139-152.
- FRANZEN, J.L., 1968.— Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). Inaug. Diss. Albert Ludwigs Univ., Freiburg i. Br.: 2 vol., 181 p., 20 fig., 35 pl.
- FRANZEN, J.L., 1972.— Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senckenberg. Lethaea*, Frankfurt a. M., 53 (5): 333-352, 3 fig.
- FRANZEN, J.L., 1983.— Das Gebiss der Gattung *Palaeotherium* CUVIER 1804 - Morphologie und Konstruktion. *In* E. Buffetaut, J.M. Mazin & E. Salmon (éd.): *Actes symposium paléont. G. CUVIER*, Montbéliard: 197-207, 6 fig.
- FRANZEN, J. L., 1989.— 7. Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. *In* The Evolution of Perissodactyls, D.R. Prothero & R.M. Schoch ed. Oxford Univ. Press, New York: 102-108.
- FRANZEN, J. L., 1995.— Die Equoidea des europäischen Mitteleozäns (Geiseltalium). *Hallesches Jahrb. Geowiss.*, Halle (Saale), B 17: 31-45, 17 fig.
- FROELICH, D. J., 1991.— Reanalysis of the Phylogeny of early Eocene Perissodactyls: Implications for the taxonomic status of *Hyracotherium*. *51st ann. meet. Soc. Vert. Pal.*, San Diego: abstract 70.
- GREAVES, W.S., 1973.— The inference of jaw motion from tooth wear facets. *J. Paleontol.*, Tulsa, 47 (5): 1000-1001.

- GREGORY, W.K., 1920.— Studies in comparative Myology and Osteology, N° 5. On the anatomy of the preorbital fossae of Equidae and other Ungulates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, New York, 42: 265-284, 26 fig., 1 pl.
- HARTENBERGER, J.-L., 1973.— Étude systématique des Theridomyoidea (Rodentia) de l'Éocène supérieur. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, n. sér., 52 (117): 76 p., 20 fig., 8 pl.
- HOOKE, J. J., 1986.— Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), 39 (4): 191-478, 71 fig., 35 pl., 39 tabl.
- HOOKE, J. J., 1987.— Mammalian faunal events in the English Hampshire Basin (late Eocene, early Oligocene) and their application to European biostratigraphy. *Münchner Geowiss. Abh.*, München, (A) 10: 109-116, 1 fig.
- HOOKE, J. J., 1989.— British mammals in the Tertiary period. *Biol. J. Linn. Soc.*, London, 38: 9-21, 3 fig.
- HOOKE, J. J., 1994.— The beginning of the equoid radiation. *Zool. J. Linn. Soc.*, London, 112: 29-63, 26 fig.
- JANIS, C.M., 1983.— Muscles of the masticatory apparatus in two genera of hyraxes (*Procavia* and *Heterohyrax*). *J. Morphol.*, 176: 61-87.
- JANIS, C. M., 1988.— An Estimation of Tooth Volume and Hypsodonty Indices in Ungulate Mammals, and the Correlation of these Factors with Dietary Preference. In: Teeth revisited; Proc. VIIth Intern. Symp. Dent. Morphol., Paris, Russell D.E., Santoro J.P. & Sigogneau-Russell D. eds., *Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris (sér. C) 53: 367-387.
- KAY, R.F. & HIIEMAE, K.M., 1974.— Jaw movement and tooth use in recent and fossil primates. *Amer. J. Phys. Anthropol.*: 227-256.
- KOENIGSWALD, W. von, 1980.— Schmelzstruktur und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abh. senckenb. naturforsch. Ges.*, Frankfurt a. M., 539: 129 p., 136 fig.
- KURTÉN, B., 1983.— Variation and dynamics of a fossil antelope population. *Paleobiology*, 9 (1): 62-69.
- LEGENDRE, S., 1987.— Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène: structures et milieux. *Münchner Geowiss. Abh.*, München, (A) 10: 301-312, 7 fig.
- MÖDDEN, C., 1993.— Zur Kaurichtung bei herbivoren Säugetieren (Rodentia, Artiodactyla, Perissodactyla) auf der Basis von Backenzahnstrukturen. *Verhandl. Naturforsch. Gesellsch.*, Basel, 103: 47-58, 6 fig.
- NOULET, J.B., 1863.— Etude sur les fossiles du terrain éocène supérieur du bassin de l'Agout (Tarn). *Mém. Acad. Impér. Sci.*, Toulouse, 6ème sér., 1: 181-206.
- OSBORN, H.F., 1918.— Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North-America. Iconographic Type revision. *Mem. Am. Mus. Nat. Hist.*, New-York, n. ser., 2 (1): 217 p., 54 pl.
- POMEROL, C., DAMOTTE, R., GINSBURG, L., MONTENAT, C., LORENZ, J. & TOUTIN, N., 1985.— Étude paléontologique et sédimentologique du Bartonien inférieur (Auversien) dans la localité-type du Guépelle (Seine-et-Oise). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris (7), VII: 257-267, 1 fig., 1 pl.
- RADINSKY, L.B., 1969.— The Early Evolution of Perissodactyla. *Evolution*, 23 (2): 308-328, 11 fig.
- RADINSKY, L.B., 1983.— Allometry and Reorganization in Horse Skull Proportions. *Science*, 221: 1189-1191, 1 fig.
- RADINSKY, L.B., 1984.— Ontogeny and Phylogeny in Horse Skull Evolution. *Evolution*, 38 (1): 1-15, 6 fig.
- REMY, J.A., 1965.— Un nouveau genre de Paléothéridé (Perissodactyla) de l'Eocène supérieur du Midi de la France. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, (9) 260: 4362-4364.
- REMY, J.A., 1972.— Evolution d'une structure histologique chez les Périssodactyles: le développement

- de la dentine péricanaliculaire. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, D 274: 2026-2029, 3 fig., 1 pl.
- REMY, J.A., 1976.— Etude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Périssodactyles fossiles. Thèse 3ème cycle, Univ. Strasbourg I, N° 3: 207 p., 32 fig., 14 pl.
- REMY, J.A., 1978.— Description d'un moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* (Palaeotheriidae, Perissodactyla). *Mém. Trav. E. P. H. E.*, Inst. Montpellier, 5: 17 p., 2 fig., 1 pl.
- REMY, J.A., 1988.— Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. VIII. Périssodactyles. *Palaeontographica*, Stuttgart, A 205: 155-172, 2 pl., 2 fig., 9 tabl.
- REMY, J.A., 1992.— Observations sur l'anatomie crânienne du genre *Palaeotherium* (Perissodactyla, Mammalia); mise en évidence d'un nouveau sous-genre, *Franzenitherium*. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 21 (3-4): 103-224, 40 fig., 15 pl.
- RENSBERGER, J.M., 1973.— An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *J. Paleontol.*, Tulsa, 47 (3): 515-528.
- RENSBERGER, J.M., 1978.— Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. in Butler, P.M. & Joysey, K.A. (eds): Development, function and evolution of teeth, Academic Press, London: 415-438, 7 fig.
- RENSBERGER, J.M. & KOENIGSWALD, W. von, 1980.— Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology*, 6 (4): 477-495, 19 fig.
- RICHARD, M., 1946.— Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. sér., 34 (52): 1-380, 52 fig., 7 tabl.
- SAVAGE, D. D., RUSSELL, D. D. & LOUIS, P., 1965.— European Eocene Equidae (Perissodactyla). *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, Berkeley & Los Angeles, 56: 1-94, 42 fig., 1 pl.
- SCHMIDT, W.J. & KEIL, A., 1971.— Polarizing microscopy of dental tissues. Pergamon Press ed., Oxford: XIX + 584 p., 441 fig.
- SCHMIDT-KITTLER, N. & VIANEY-LIAUD, M., 1975.— Les relations entre les faunes de rongeurs d'Allemagne du Sud et de France pendant l'Oligocène. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, D 281: 511-514.
- SKINNER, M.F. & MacFADDEN, B.J., 1977.— *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian, Clarendonian). *J. Paleontol.*, Tulsa, 51 (5): 912-926, 7 fig.
- STEHLIN, H.G., 1904a.— Sur les mammifères des Sables bartoniens du Castrais. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (4) 4: 445-475, 2 fig., 2 pl.
- STEHLIN, H.G., 1904b.— Die Säugetiere der schweizerischen Eocaens. *Critisher Catalog der Materialien. Abh. schweiz. Paläont. Ges.*, Zürich, 2: 155-445, 25 fig., 6 pl.
- SUDRE J., 1978.— Les artiodactyles de l'Eocène moyen et supérieur d'Europe occidentale ; Systématique et Evolution. *Mém. Trav. E.P.H.E.*, Inst. Montpellier, 7: 1-229, 23 fig., 33 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.*, Paris, n. sér., C, 17: 295 p., 25 fig., 15 tabl., 27 pl.
- TURNBULL, W.D., 1970.— Mammalian Masticatory Apparatus. *Fieldiana: Geol.*, 18 (2): 149-356, 48 fig.
- VIANEY-LIAUD, M., 1979.— Evolution des Rongeurs à l'Oligocène en Europe occidentale. *Palaeontographica*, Stuttgart, A 166: 136-236, 64 fig., 17 tabl.
- WEBB, S.D., 1977.— A history of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. *Ann. Rev. of Ecology and Systematics*, 8: 355-380.
- WEBB, S.D. & HULBERT, R.C. Jr., 1986.— Systematics and evolution of *Pseudhipparion* (Mammalia, Equidae) from the late Neogene of the Gulf Coastal Plain and the Great Plains. *Contrib. Geol., Univ.*

Wyoming, Special Paper, 3: 237-272, 15 fig., 5 tabl.

WILLIAMSON, T.E. & LUCAS, S.G., 1992.— *Meniscotherium* (Mammalia, "Condylarthra") from the Paleocene-Eocene of Western North America. *Bull. New Mexico Mus. Nat. Hist and Sci.*, Albuquerque, 1: iv + 75 p., 58 fig.

	N°	DPCMX	HTMX	LBCT	LBNC	LCOR	LDMX	LFAO	LFPO	LFT	LIMS	MMM	MMT	PGM1	SM1 ⁻⁵	SMST ⁻⁵	SOR ⁻⁵
<i>Leptolophus nouleti</i> (1)	1	23	6,5	(180)	(59)	76	70,2	(92)	28	(62)	60	-	-	(90?)	13,27	26,40	25,50
---	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	63	20	-	-	-	-	-
<i>Anchilophus depereti</i> (1)	1	20	5,5	-	55	56	54,9	-	32,5	67,5	57,5	-	-	70,5	10,44	24,98	25,41
---	2	-	-	-	60,5	-	-	-	37,5	75	64	-	-	73	9,90	9,90	26,00
<i>Palaeotherium curtum curtum</i> (2)	1	20,5	-	299	142,5	72	116,5	124	(86)	160	112	144	53	133	20,10	50,73*	(28,60)
---	2	15	21	-	-	83	109,0	112	-	-	-	-	-	-	20,00	50,50*	28,98
<i>Palaeotherium duvali duvali</i> (2) (3)	2	-	13	-	-	-	-	-	(37)	-	(68)	65,5	28,5	-	14,14	37,09*	25,50
<i>Palaeotherium magnum magnum</i> (2)	2	(48)	-	545	183,5	187	-	249	(105)	290	206	-	-	(258)	31,84	76,40*	(39,37)
<i>Palaeotherium medium euzetense</i> (2)	1	21,5	-	-	-	102	110,7	145	-	-	115	108,5	49	144,5	17,61	45,10*	(27,59)
<i>Palaeotherium medium medium</i> (2)	3	-	16	-	124,5	-	-	83	-	-	120	-	-	139	20,24	48,79*	31,50
<i>Palaeotherium muehlbergi muehl.</i> (2)	3	-	27	-	128	-	-	85	166	119	-	-	-	-	21,68	54,26*	26,98
<i>Plagiolophus ministri</i>	1	37,5	14,5	270	94	98	94,0	133,5	53,5	111	90	-	-	123	16,58	39,42	41,95
---	2	40	15,5	274,5	-	100	81,2	136,5	51,5	130	93,5	-	-	126,5	14,00	34,65	38,88
---	3	30,5	-	-	-	-	90,2	-	-	-	-	-	-	-	-	38,01	-
---	4	-	20,5	-	100	-	-	-	-	134,5	94,5	-	-	127	-	-	-
---	5	-	-	-	-	-	-	-	-	126	99	-	-	119	-	-	-
---	6	43	20,5	282,5	101,5	92,5	85,6	141,5	63,5	128	86,5	-	-	129	14,70	35,83	41,02
---	7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	44,5	-	-	-	-
---	8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	78,5	39	-	-	-	-
---	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	89	41	-	-	-	-
---	10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	90	36	-	-	-	-
---	11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	76,5	37,5	-	-	-	-
---	12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	93	43	-	-	-	-
---	13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	94	40,5	-	-	-	-
---	14	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	88,5	42	-	-	-	-
---	15	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	83	35	-	-	-	-
---	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	98,5	39	-	-	-	-
---	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	81	36	-	-	-	-
---	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	91	42	-	-	-	-
---	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	92,5	43	-	-	-	-
---	20	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	98,5	42	-	-	-	-
<i>Plagiolophus ovinus</i>	1	37,5	11,5	(247)	100	85,5	82,5	(121)	48,5	117,5	88	-	-	107	14,11	34,17	30,89
---	2	32	12	-	-	86,5	77,8	126,5	47,5	-	-	-	-	-	12,96	33,41	30,58
---	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	86	35	-	-	-	-
<i>Pseudopalaeotherium longirostratum</i>	1	35,5	13,5	-	-	116	(103,4)	159	-	-	-	-	-	-	16,06	(41,82)	-
<i>Hypotherium equinus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	129	48	-	-	-	-
<i>Merychippus missouriensis</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	107	38	-	-	-	-
<i>Miohippus intermedius</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	78	36	-	-	-	-
<i>Miohippus obliquidens</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	65	32	-	-	-	-
<i>Miohippus validus</i> (2)	1	26,5	-	24,5	(92)	94	94,0	123	51	108	84	(88)	32	108	16,82	42,91	33,47
<i>Pliohippus lullianus</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	144	53	-	-	-	-

Annexe A.— Additif aux données biométriques exploitées précédemment (Remy, 1992, tabl. 3 et 4)

(1) Données rectifiées

(2) Reprise des valeurs précédemment publiées avec des données additionnelles

(3) SM1 et SMST supposés identiques à ITÚ Mä-1279/450

*Valeurs estimées à partir de SM1 d'après la régression de SMST sur SM1 (moindres carrés).

	N°	Spécimen	Documents utilisés
<i>Leptolophus nouleti</i>	1	MBA, Cst-301	Original
--- ---	2	MTO, 113	Original
<i>Anchilophus depereti</i>	1	MTO, sans n°	Original
--- ---	2	Coll. Vidalenq, MO-856	Photo
<i>Palaeotherium curtum curtum</i>	1	MNHN, GY-424/431 (2876-2880)	Original
--- --- ---	2	FMA, 50	Franzen 1968, pl. 30-14, pl. 25-7
<i>Palaeotherium duvali duvali</i>	2	MNHN, GY-522 (2885)	Original
<i>Palaeotherium magnum magnum</i>	2	FSL, 213740	Original
<i>Palaeotherium medium euzetense</i>	1	FSL, 6531	Original
<i>Palaeotherium medium medium</i>	3	MNHN, GY-425	Original
<i>Palaeotherium muehlbergi muehl.</i>	3	FMO, UM-1756	Original
<i>Plagiolophus ministri</i>	1	FPO, VIL-1973-273	Original
--- ---	2	FPO, VIL 1974-345	Original
--- ---	3	FPO, VIL 1973-146	Original
--- ---	4	FPO, VIL 1974-35	Original
--- ---	5	FPO, VIL 1974-146	Original
--- ---	6	FPO, VIL 1974-96	Original
--- ---	7	FPO, VIL 1970-95	Original
--- ---	8	FPO, VIL 1974-344	Original
--- ---	9	FPO, VIL 1973-197	Original
--- ---	10	FPO, VIL 1973-168	Original
--- ---	11	FPO, VIL 1973-41	Original
--- ---	12	FPO, VIL 1973-101	Original
--- ---	13	FPO, VIL 1971-68	Original
--- ---	14	FPO, VIL 1971-81	Original
--- ---	15	FPO, VIL 1971-96	Original
--- ---	16	FPO, VIL 1973-189	Original
--- ---	17	FPO, VIL 1974-275	Original
--- ---	18	FPO, VIL 1974-88	Original
--- ---	20	FPO, VIL 1974-143	Original
--- ---	20	FPO, VIL 1974-139	Original
<i>Plagiolophus ovinus</i>	1	FPO, Ru-1	Original
--- ---	2	FPO, Ru-2	Original
--- ---	3	FPO, Ru-3	Original
<i>Pseudopalaeotherium longirost.</i>	1	Musée Crozatier, Le Puy, TYPE	Original
<i>Hypohippus equinus</i>	1	Princeton Mus., 10404	Osborn 1918, fig. 167
<i>Merychippus missouriensis</i>	1	Carnegie Mus., 905	ibid., fig. 93
<i>Miohippus intermedius</i>	1	AMNH, 1196	ibid., pl. 1, fig. 9
<i>Miohippus obliquidens</i>	1	AMNH, 668	ibid., pl. 1, fig. 5
<i>Miohippus validus</i>	1	AMNH, 1218	ibid., pl. 1, fig. 11
<i>Pliohippus lullianus</i>	1	AMNH, 17225	ibid., pl. 27

Annexe B.— Origine des données biométriques additionnelles

DPCMX	Longueur du diastème post-canine maxillaire, mesurée au niveau osseux du bord postérieur de C au bord antérieur de P ² (Franzen, 1972).
HTMX	Hauteur de la tubérosité maxillaire: distance entre le point le plus ventral du plancher de l'orbite et le rebord alvéolo-dentaire.
LBCT	Longueur basicrânienne totale, du prosthion au bord postérieur des condyles occipitaux.
LBNC	Longueur basale du neurocrâne, mesurée parallèlement au plan basicrânien, du foramen optique au bord postérieur des condyles occipitaux.
LCOR	Distance canine-orbite, du bord postérieur de la canine au bord antérieur de l'orbite, en projection horizontale.
LDMX	Longueur totale de la rangée dentaire maxillaire, de P ² à M ³ , mesurée du côté labial (= L _{aw} in Franzen, 1968).
LFAO	Longueur faciale anté-orbitaire: distance oblique du prosthion au bord antérieur de l'orbite, en projection sagittale.
LFPO	Longueur faciale post-orbitaire: distance oblique du bord antérieur de l'orbite au rétrécissement post-orbitaire, en projection sagittale.
LFT	Longueur de la fosse temporale: distance entre le bord postérieur des apophyses post-orbitaires et l'arrière du crâne.
LIMS	Longueur d'insertion du masséter superficiel, du bord antérieur de l'apophyse post-glénoïde au point le plus antérieur de l'insertion du muscle.
MMM	Moment du levier de force du masséter: distance entre le sommet du condyle mandibulaire et le bord inférieur de la mandibule (pour les équidés, voir MAM in Radinsky, 1984).
MMT	Moment du levier de force du temporal: distance horizontale de l'arrière du condyle mandibulaire au bord antérieur de l'apophyse coronoïde.
PGM1	Evaluation du bras de résistance (sur le crâne): distance entre le bord antérieur de l'apophyse post-glénoïde et le contact P ⁴ -M ¹ , au niveau des faces occlusales.
SM1	Surface réelle mesurée de la M ¹ .
SMST	Evaluation de la surface masticatoire des dents jugales: = L _{P²-M³} × (l _{P²} + l _{P³} + ... + l _{M³}) ÷ 6.
SOR	Evaluation de la surface de l'orbite: longueur de l'orbite (mesurée parallèlement au zygoma) × diamètre perpendiculaire.

Annexe C.— Définition des paramètres utilisés. (Voir Remy, 1992, fig. 2).

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Échelles: fig. 2, 5, 6: 1 cm. - fig. 1, 3, 4, 7, 8: 2 cm.

Figure 1: FSL 5104.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- Holotype.- Maxillaire dext. avec P2/-M3/. Couples stéréoscopiques. - 1a: vues labiales.- 1b: vues occlusales.- 1c: vues linguales.

Figure 2: FSL 5216.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M3/ sup. sin. (moulage).- 2a: vue labiale.- 2b: vue occlusale.- 2c: vue mésiale.

Figure 3: MTO 105.— *Leptolophus nouleti* (Viviers-lès-Montagnes).- Holotype.- Maxillaire sin. avec P3/ à M3/. - 3a: vue labiale.- 3b: vue occlusale.

Figure 4: MBA Rb-312.— *Leptolophus magnus* n. sp. (Robiac).- Holotype.- Couples stéréoscopiques. - 4a: vues labiales.- 4b: vues occlusales.

Figure 5: FMO RbS-564.— *Leptolophus magnus* n. sp. (Robiac).- I2/ sup. dext.- 5a: vue labiale.- 5b: vue mésiale.- 5c: vue linguale.

Figure 6: FSL 5113.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M/3 inf. dext. aberrante (moulage).- 6a: vue occlusale.- 6b: vue labiale.

Figure 7: MBA Cst-40.— *Leptolophus nouleti* (Castayral).- Mandibule avec P/3-M/3 dext. et P/2-M/3 sin.- Couple stéréoscopique.- Vues occlusales. Voir pl. 2, fig. 2.

Figure 8: MBA Cst-253.— *Leptolophus nouleti* (Molinier).- Mandibule avec P/2-M/3 dext. et P/3-M/3 sin. - Couple stéréoscopique. Vues occlusales. Voir pl. 2, fig. 3.

PLANCHE 2

Échelles: 5 cm.

Figure 1: MBA Cst-301.— *Leptolophus nouleti* (Molinier).- Crâne.- Couples stéréoscopiques.- 1a: vues dorsales.- 1b: vues ventrales.- 1c: région auditive.

apg apophyse post-glénoïde

apt apophyse post-tympanique

av aqueduc du vestibule

csc canal semi-circulaire postérieur

co section de la cochlée

fr fenêtré ronde (en retrait, non visible)

fsm foramen stylo-mastoïdien

mae méat auditif externe
mai méat auditif interne (en retrait, non visible)
PD pétreux dext.
PG pétreux sin.
r recessus supra-méatique
th tympano-hyal.

Figure 2: MBA Cst-40.— *Leptolophus nouleti* (Castayral).- Mandibule avec P/3-M/3 dext. et P/2-M/3 sin.- Vue labiale dext. Voir pl. 1, fig. 7.

Figure 3: MBA Cst-253.— *Leptolophus nouleti* (Molinier).- Mandibule avec P/2-M/3 dext. et P/3-M/3 sin.- Couples stéréoscopiques.- Vues labiales dext. Voir pl. 1, fig. 8.

PLANCHE 3

Couples stéréoscopiques.- Échelles: 5 cm.

Figure 1: MBA Cst-301.— *Leptolophus nouleti* (Molinier).- Crâne.- 1a: vues latérales sin.- 1b: vues latérales dext.- 1c: orbite sin.- 1d: orbite dext.

cio: canal infra-orbitaire
cdp: canal dentaire postérieur
csp: canal sphéno-palatin (dédoublé)
cpp: canal palatin postérieur
fl: foramen lacrymal.

Figure 2: MTO 113.— *Leptolophus nouleti* (Montespieu).- Mandibule dext. avec D/3-M/1-M/2↑.

PLANCHE 4

Figures 1 à 4.— Lames minces - Lumière polarisée, nicols croisés.- **d** = dentine.- Échelles: 0,2 mm.

Fig. 1: FMO RbN-5750.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M3/ sup. dext.- paroi labiale du paracône.- Coupe verticale.

Fig. 2: FMO RbN-5749.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M/3 inf. sin.- paroi

labiale de l'hypoconulide.- Coupe verticale.

Fig. 3: FMO RbN-5749.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M/3 inf. sin.- paroi labiale de l'hypoconulide.- Coupe horizontale.

Fig. 4: FMO RbN-5750.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M3/ sup. dext.- paroi labiale du métacône.- Coupe horizontale.

Figures 5 et 6.— Microradiographies de lames minces de dentine.- Échelles: 0,02 mm.

Fig. 5: FMO RbN-5749.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M/3 inf. sin.- coupe oblique de l'hypoconulide.

Fig. 6: FMO (sans n°- *Palaeotherium siderolithicum* (Robiac).- M/3 inf. dext.- coupe oblique de l'hypoconide.

Figure 7: FMO RbN-5749.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).— M/3 inf. sin.- paroi labiale de l'hypoconide.- Lumière naturelle.- Échelle: 0,02 mm.

Figure 8: FMO RbN-5749.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M/3 inf. sin.- paroi labiale de l'entoconide.- Coupe horizontale.- MEB.- Échelle: 0,1 mm. En surface, les prismes mesurent ici env. $45 \mu^2$, à proximité de la limite amélo-dentinaire, env. $18 \mu^2$.

Figures 9 à 14.— Répliques de surfaces.- MEB.- Échelles: 0,5 mm.

Fig. 9: FMO RbS-569.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M2/ sup. dext.- Paroi labiale du métacône.

Fig. 10: FMO RbS-541.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M2/ sup. sin.- Paroi vestibulo-distale du métacône.

Fig. 11: FMO RbS-538.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M3/ sup. dext.- Paroi labiale du paracône.

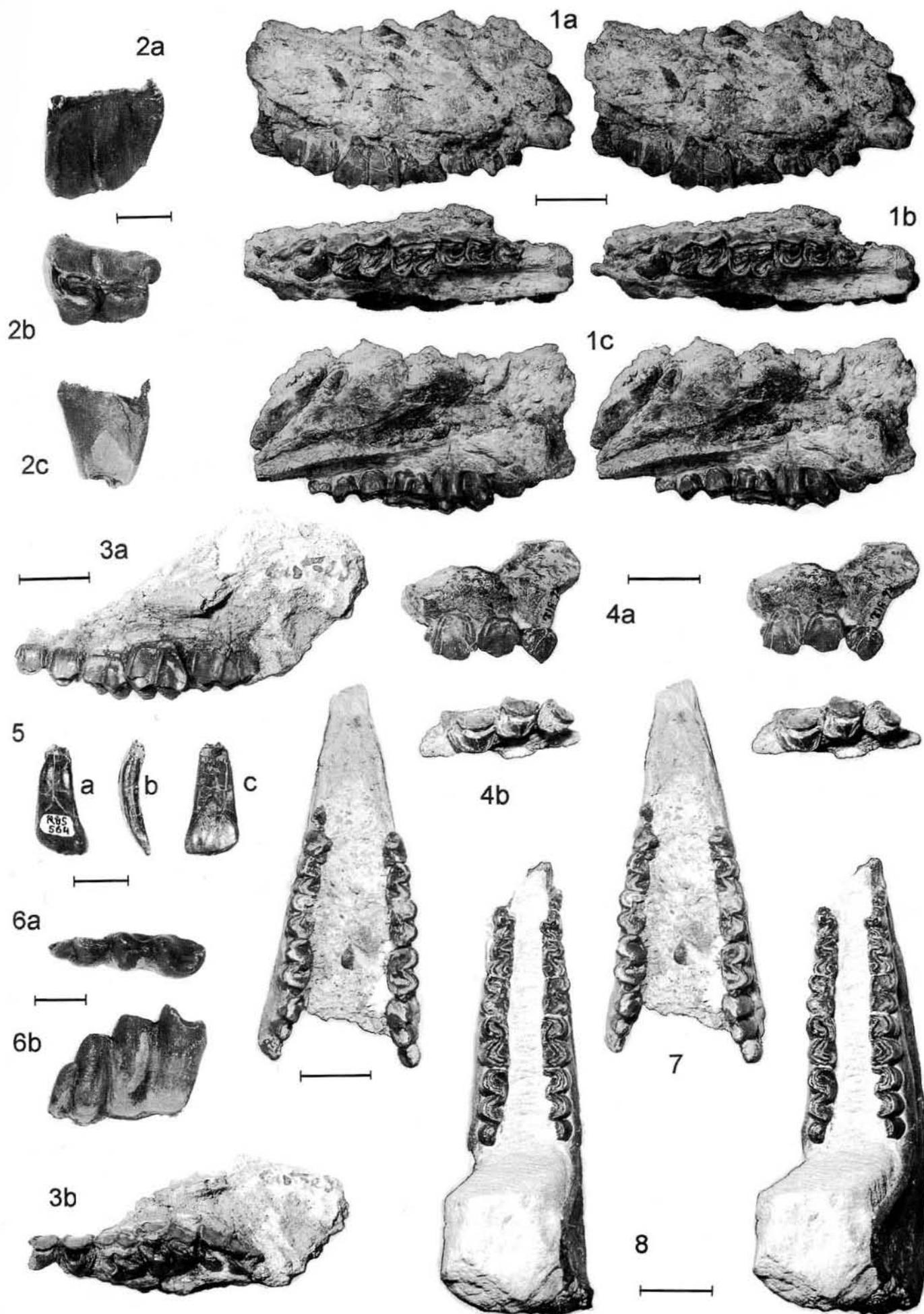
Fig. 12: FMO RbS-565.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M1/ sup. sin.- Paroi labiale du paracône.

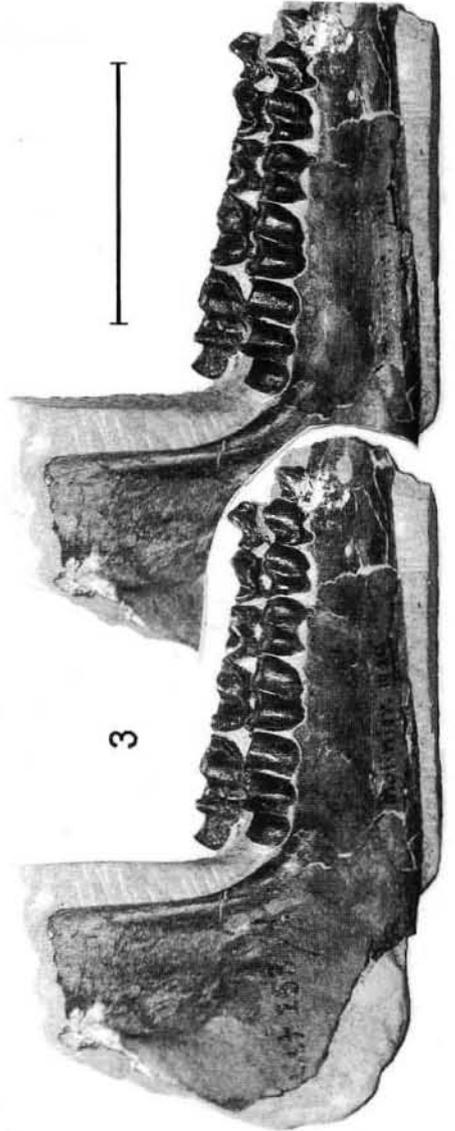
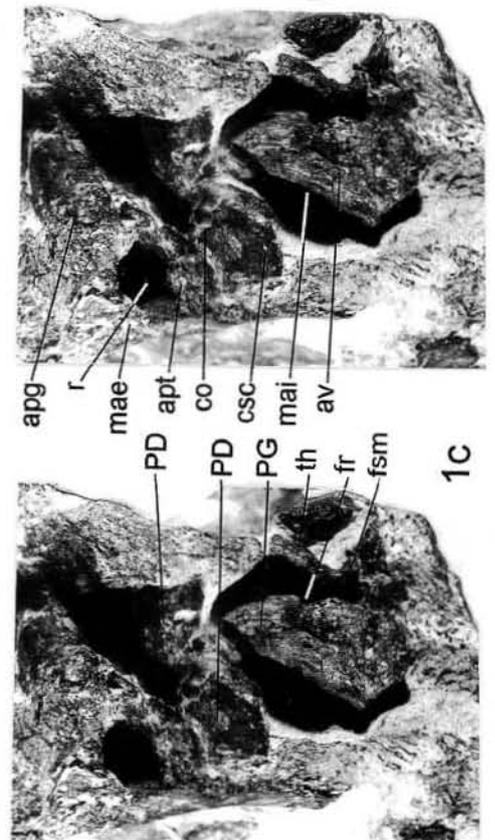
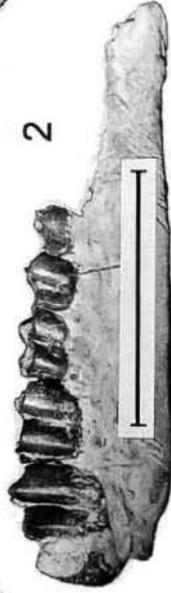
Fig. 13: FMO RbS-538.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M3/ sup. dext.- Protocône.

Fig. 14: FMO RbS-567.— *Leptolophus stehlini* (Robiac).- M1/ sup. dext.- Angle mésio-lingual du protocône.

PLANCHE 5

Reconstitution (partiellement hypothétique) d'une tête de *Leptolophus nouleti*. D'après MBA Cst-301 (crâne), Cst-40, Cst-148, Cst-253 et MTO 113 (mandibule).







1a



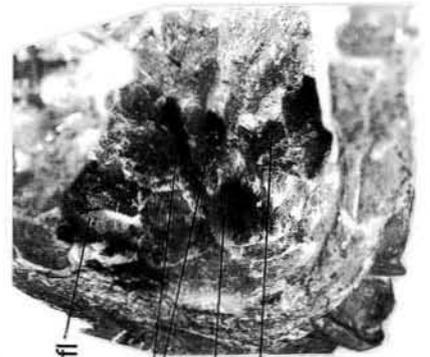
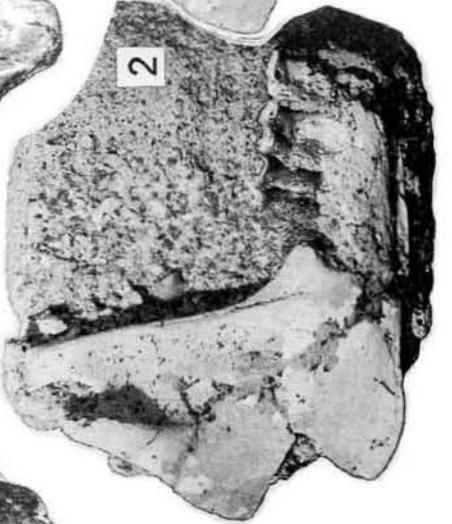
1b



1d



2



1c

