

Les Périssodactyles (Mammalia) du gisement Bartonien supérieur de Robiac (Éocène moyen du Gard, Sud de la France)

JEAN ALBERT REMY

Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (CNRS, UM2, IRD, EPHE), c.c. 064, Université Montpellier, place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 05, France

Résumé : On présente ici un recensement actualisé des périssodactyles de Robiac, gisement-type du niveau MP16 de l'échelle biochronologique des mammifères paléogènes et de l'étage Robiacien des «Land Mammal Ages» d'Europe occidentale. Le gisement de Robiac, constitué de deux loci distants de 500 m, Robiac-Nord et Robiac-Sud, considérés comme étant de même âge, selon les possibilités de discrimination actuelles, est daté d'environ -38,7 Ma d'après les derniers recoupements fauniques. Il a livré une faune de périssodactyles abondante et riche de 21 taxons, dominée par la profusion du grand *Lophiodon lautricense*, dernière espèce représentant la famille des Lophiodontidae, dont c'est en outre le dernier gisement avéré. Les Palaeotheriidae sont très diversifiés avec cinq genres et neuf espèces de «Pachynolophinae», trois genres et 10 espèces de Palaeotheriinae. Neuf taxons ont été définis à Robiac : *Lophiotherium robiacense* DEPÉRET, 1917, le genre *Leptolophus* REMY, 1965 avec les espèces *Leptolophus stehlini* REMY, 1965 et *Leptolophus magnus* REMY, 1998, *Palaeotherium castrense robiacense* FRANZEN, 1968, *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti* REMY, 2012, *Metanchilophus chaubeti* REMY, 2012, *Chasmotherium depereti* n. sp. et *Pachynolophus gaytei* n. sp. Le cénogramme de la faune de Robiac et la flore associée traduisent un environnement forestier chaud et humide, qui pourrait correspondre à une courte période de réchauffement climatique. Il semble que les ossements fossiles disloqués aient été transportés et se soient ensuite accumulés dans des zones marécageuses en bordure des méandres d'un fleuve. L'exubérance de la faune mammalienne de Robiac, le plus riche des gisements contemporains, a été suivie par une baisse brutale de la diversité des périssodactyles au niveau MP 17a dont une des origines pourrait avoir été la reprise du refroidissement généralisé au premier ordre qui caractérise l'Éocène. Fons 4, le gisement-type de ce niveau, est beaucoup plus pauvre en périssodactyles et son cénogramme révèle une faune moins diversifiée, avec des formes plus petites en moyenne, ce qui dénoterait un climat moins humide et moins chaud ; une nouvelle diversification des périssodactyles n'est intervenue qu'ultérieurement avec l'arrivée de cératomorphes asiatiques.

Abstract: We present here a new revision of the perissodactyls from Robiac, both the MP 16 reference-level of the Paleogene mammalian biochronological scale and the type locality of the Robiacian European Land Mammal Age. The locality of Robiac consists actually of two 500m-distant fossiliferous loci, namely Robiac-Nord and Robiac-Sud. According to current biostratigraphic resolution, both loci are considered to be coeval and dated at around -38.7 Ma; Robiac has yielded a very abundant and species-rich perissodactyl fauna composed of 21 taxa. This assemblage is dominated by the last representative of Lophiodontidae, the gigantic *Lophiodon lautricense*; Robiac being its last ascertained occurrence. The Palaeotheriidae are much diversified with five genera and nine species of "Pachynolophinae" as well as three genera and 10 species of Palaeotheriinae. Robiac is the type locality of nine fossil perissodactyl taxa: *Lophiotherium robiacense* DEPÉRET, 1917, *Leptolophus* REMY, 1965 with the species *Leptolophus stehlini* REMY, 1965 and *Leptolophus magnus* REMY, 1998, *Palaeotherium castrense robiacense* FRANZEN, 1968, *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti* REMY, 2012, *Metanchilophus chaubeti* REMY, 2012, *Chasmotherium depereti* n. sp. and *Pachynolophus gaytei* n. sp. The Robiac mammalian fauna and the associated flora indicate a hot, wet and forested environment, which is supported by the resulting cenogram. The documented interval might correspond to a short warm period. The dislocated bones might have been transported and accumulated in swampy areas along a meandering river. The flourishing mammal fauna of Robiac -the richest one among coeval localities at the European scale- was followed by a drastic decrease in perissodactyl diversity at MP 17a level; such a turnover may be related to a pulse of the first order global cooling which occurred during the Eocene. From Fons 4 (the MP17a reference-level), perissodactyl diversity decreases. Accordingly, the corresponding cenogram indicates a less diversified fauna, with generally smaller species, which could in turn coincide with a cooler and dryer environment. Later on, perissodactyls diversified again in Europe, with the arrival of Asian ceratomorphs.

Mots-clés : espèce nouvelle, *Chasmotherium*, Palaeotheriidae, paléoenvironnements

Keywords: new species, *Chasmotherium*, Palaeotheriidae, paleoenvironments

Submitted 24 August 2014, Accepted 30 March 2015

© Copyright Jean Albert Remy April 2015

SOMMAIRE

INTRODUCTION.....	4
Contexte géologique et biostratigraphique du gisement de Robiac.....	4
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	4
SIGLES DES COLLECTIONS.....	6
DEFINITION DES PARAMETRES ET DES ABREVIATIONS.....	6
SYSTÉMATIQUE.....	7
PERISSODACTYLA OWEN, 1848.....	7
CERATOMORPHA WOOD, 1937.....	7
TAPIROIDEA GRAY, 1825.....	7
LOPHIODONTIDAE GILL, 1872.....	7
genre <i>Lophiodon</i> CUVIER, 1822.....	7
<i>Lophiodon lautricense</i> NOULET, 1851.....	7
<i>Lophiodon lautricense</i> de Robiac.....	7
RHINOCEROTOIDEA GRAY, 1825.....	9
HYRACHYIDAE WOOD, 1927.....	9
genre <i>Chasmotherium</i> RÜTIMEYER, 1862.....	9
<i>Chasmotherium depereti</i> n. sp.....	9
HIPPO MORPHA WOOD, 1937.....	15
EQUOIDEA HAY, 1902.....	15
PALAEO THERIIDAE BONAPARTE, 1850.....	15
Palaeotheriinae BONAPARTE, 1850.....	15
genre <i>Palaeotherium</i> CUVIER, 1804.....	15
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i> FRANZEN, 1968.....	15
<i>Palaeotherium pomeli</i> FRANZEN, 1968.....	20
<i>Palaeotherium pomeli</i> de Robiac.....	21
<i>Palaeotherium ruetimeyeri</i> STEHLIN, 1904b.....	24
<i>Palaeotherium aff. ruetimeyeri</i> de Robiac.....	24
<i>Palaeotherium siderolithicum</i> (PICTET & HUMBERT, 1869) FRANZEN, 1968.....	27
<i>Palaeotherium siderolithicum</i> de Robiac.....	27
sous-genre <i>Franzenitherium</i> REMY, 1992.....	29
<i>Palaeotherium (Franzenitherium) lautricense</i> STEHLIN, 1904a.....	29
<i>Palaeotherium (Franzenitherium) lautricense</i> de Robiac.....	30
genre <i>Plagiolophus</i> POMEL, 1847.....	31
sous-genre <i>Paloplotherium</i> OWEN, 1848.....	31
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) annectens</i> (OWEN, 1848) STEHLIN, 1904b.....	31
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) annectens</i> de Robiac.....	31
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci</i> STEHLIN, 1904a.....	34
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci</i> de Robiac.....	34
<i>Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis</i> REMY, 2004.....	35
genre <i>Leptolophus</i> REMY, 1965.....	37
<i>Leptolophus stehlini</i> REMY, 1965.....	37
<i>Leptolophus magnus</i> REMY, 1998.....	41
“Pachynolophinae” PAVLOW, 1888.....	43
genre <i>Anchilophus</i> GERVAIS, 1852.....	43

sous-genre <i>Paranchilophus</i> CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989	43
<i>Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti</i> REMY, 2012.....	43
genre <i>Metanchilophus</i> REMY, 2012.....	48
<i>Metanchilophus gaudini</i> (PICTET & HUMBERT, 1869).....	48
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i> (PICTET & HUMBERT, 1869).....	49
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i> de Robiac	49
<i>Metanchilophus castrensis</i> REMY, 2012.....	54
<i>Metanchilophus castrensis</i> de Robiac.....	54
<i>Metanchilophus chaubeti</i> REMY, 2012.....	57
genre <i>Lophiotherium</i> GERVAIS, 1852	60
<i>Lophiotherium robiacense</i> DEPÉRET, 1917.....	60
<i>Lophiotherium siderolithicum</i> (PICTET, 1857) DEPÉRET, 1901.....	69
<i>Lophiotherium cf. siderolithicum</i> de Robiac.....	69
genre <i>Pachynolophus</i> POMEL, 1847.....	72
<i>Pachynolophus gaytei</i> n. sp.	73
? <i>Pachynolophus</i> sp.	76
genre <i>Eurohippus</i> FRANZEN, 2006.....	77
<i>Eurohippus parvulus</i> (LAURILLARD, 1849).....	77
<i>Eurohippus parvulus</i> de Robiac.....	78
DONNÉES FAUNISTIQUES ET ENVIRONNEMENTALES.....	82
Diversité et abondance de la faune de Robiac.....	82
Robiac-Nord et Robiac-Sud	82
Datation du gisement.....	83
Place de la faune de Robiac dans l’histoire évolutive des périssodactyles	84
Une crise post-MP 16 dans les faunes de périssodactyles.....	88
L’environnement de Robiac	92
CONCLUSIONS	93
REMERCIEMENTS	94
BIBLIOGRAPHIE.....	94

INTRODUCTION

Pendant tout l'Eocène, l'Ouest européen est un archipel, isolé du reste de la Laurasia par des mers épicontinentales (voir par exemple Hooker & Dashzeveg, 2003), sur lequel se développent des faunes endémiques. Les périssodactyles y prennent une place prépondérante à la fois par leur abondance et par leur diversité, après la disparition ou la raréfaction des premiers ordres archaïques de grands ongulés (pantodontes, phénacodontes, tillodontes...) dès la fin du Sparnacien (Savage & Russell, 1983, McKenna & Bell, 1997). Ils déploient un large éventail de taille et de structures anatomiques, dentaires en particulier, qui leur permettent d'exploiter une grande variété de niches écologiques.

Ils sont d'abord représentés principalement par des cératomorphes appartenant essentiellement à la famille des Lophiodontidae, relayés à partir de la fin de l'Eocène moyen par des hippomorphes (les Palaeotheriidae s. l.) qui vont dominer ces faunes de grands ongulés jusqu'à la Grande Coupure (Stehlin, 1909) de la limite Eocène - Oligocène avant de disparaître au cours de l'Oligocène inférieur.

Le gisement de Robiac, découvert à l'orée du XX^{ème} siècle (Depéret & Carrière, 1901) présente dans ce contexte une importance primordiale. Il se situe à une période charnière de cette histoire des faunes, à la fin de l'Eocène moyen, à la veille de cet important changement faunique qui voit la disparition des lophiodontidés et la montée en puissance des palaeotheriidés (Franzen, 2003).

Il s'est révélé d'une extrême richesse, a fourni de très abondants restes de Vertébrés fossiles dispersés dans d'innombrables collections publiques ou privées. Ce matériel a servi de base à de nombreuses publications spécialisées, mais les seules monographies synthétiques sont celles de Roman (1903) et de Sudre (1969), mis à part un mémoire non publié de Favre (1948).

A côté d'une faune malacologique dont Roman (1903) a donné une liste, le gisement de Robiac a livré au moins une dizaine de taxons d'Amphibiens et de Reptiles ainsi que soixante-dix espèces de Mammifères.

Les périssodactyles dominent cette faune à la fois par le nombre de taxons présents et de spécimens récoltés, mais aussi par leur grande taille (Legendre & Sudre, 1984). Ils n'ont pourtant fait l'objet que d'études dispersées, consacrées à l'un ou l'autre de ces taxons ou de mentions occasionnelles et partielles (Stehlin, 1903, 1904b, 1905 ; Sudre, 1969, 1971 ; Remy, 1965, 1992, 1998, 2004, 2012). Il m'est donc apparu utile de réaliser une synthèse consacrée à cet ordre de mammifères, qui reprenne en les complétant les données fournies par ces diverses publications. C'est l'objet du recensement présenté ici.

Contexte géologique et biostratigraphique du gisement de Robiac

Le gisement de Robiac est situé sur la commune de St-Mamert (Gard), au-dessus d'une assise de calcaires à planorbes réputés lutétiens, et à la base de la formation dite des calcaires de Fons. À noter que cette formation est transgressive vers le Nord sur des argilites réputées bartoniennes, de telle sorte que les niveaux stratigraphiques équivalents aux gisements priaboniens de Fons (situés à 4km plus au Nord) doivent être recherchés une trentaine de mètres plus haut dans la colline, comme c'est

probablement le cas pour l'horizon qui a fourni un maxillaire de *Palaeotherium magnum girondicum* (UM SMT-1), dans le secteur de St-Mamert, mais dont l'origine précise est malheureusement perdue.

Le gisement associe en fait deux loci fossilifères séparés d'environ 500 m, dénommés aujourd'hui respectivement Robiac-Nord (au lieu-dit Cour-Nove) et Robiac-Sud (lieu-dit La Devèze). Toutefois, le matériel provenant des fouilles anciennes ne distinguait pas les deux localités.

Roman (1903) et Sudre (1969) ont présenté des coupes stratigraphiques qui n'ont toutefois qu'une valeur synthétique, théorique. Les fouilles reprises depuis 1965 sur les deux localités ont permis de constater en effet que les horizons fossilifères étaient très hétérogènes, comprenant des niveaux argilo-marneux, ligniteux ou calcaires, plus ou moins intriqués avec de nombreux passages latéraux. Lors de la dernière campagne à Robiac-Sud (1983) on a pu notamment observer une base argilo-marneuse très riche dans le secteur Nord du gisement, et des blocs calcaires emballés dans les niveaux meubles (Figure 1). Ces variations locales tendent à réduire l'extension verticale réelle des dépôts par rapport aux premiers schémas. L'ensemble des assises fossilifères ne devait finalement pas dépasser selon les endroits 2 à 3 mètres de puissance.

La topographie permet de supposer que l'écart chronostratigraphique entre Robiac-Nord et Robiac-Sud ne devait pas être important, même si l'on ne peut pas suivre parfaitement la stratigraphie dans l'intervalle qui les sépare, comme c'est bien souvent le cas pour une formation continentale. Mais on trouve occasionnellement dans les calcaires affleurant entre les deux loci quelques restes osseux et dentaires de *Lophiodon*, taxon emblématique du gisement.

On n'a pas noté jusqu'à présent de différences sensibles dans les degrés évolutifs des fossiles récoltés dans l'une et l'autre de ces deux sites et les fréquences inégales des récoltes chez certaines espèces sont supposées liées aux aléas de la thanatocoenose, que reflète la grande diversité des faciès. En conséquence, il est admis communément qu'on peut traiter l'ensemble du matériel comme représentant une seule et même faune et qu'on peut y intégrer les spécimens provenant des anciennes collections dont l'origine précise n'avait pas été mentionnée. On reviendra néanmoins sur cette question en ce qui concerne les périssodactyles (voir ci-dessous p.82).

Sa place prééminente dans les faunes de vertébrés éocènes, reconnue par la communauté scientifique internationale, a conduit à faire de Robiac le gisement-type du niveau-repère MP 16 dans l'échelle biochronologique des mammifères fossiles du Paléogène d'Europe occidentale (Schmidt-Kittler, 1987), et le gisement-type de l'âge Robiacien dans les échelles biostratigraphiques ELMA (European Land Mammal Ages, Savage & Russell, 1983) et ELMMZ (European Land Mammal Mega Zone, Steininger, 1999, Franzen, 2005).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Ce travail, destiné à présenter un recensement actualisé des périssodactyles de Robiac, se situe en continuité avec les monographies que j'ai consacrées à différents genres de Palaeotheriidae (Remy, 1992, 1998, 2004, 2012). S'y reporter pour l'essentiel de la méthodologie. Les listes de spécimens ne sauraient être exhaustives ; en effet le matériel de Robiac se trouve dispersé dans de nombreuses institutions et chez d'innombrables amateurs. J'ai recensé ici les spécimens conservés

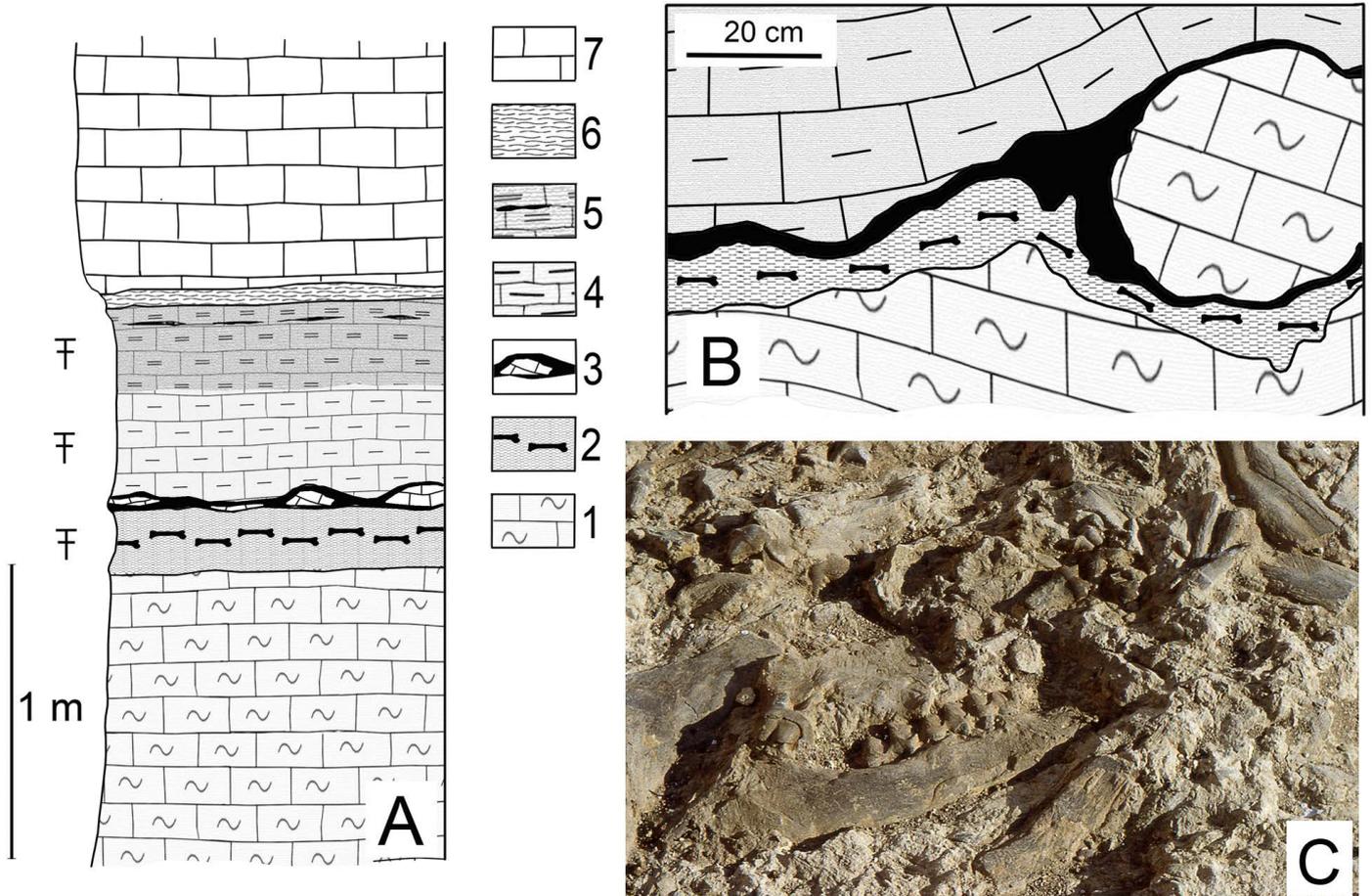


Figure 1. A, Coupe schématique au niveau de la partie centrale de la fouille de Robiac-Sud (MP 16, Eocène moyen terminal, France) ; 1, marno-calcaire ; 2, bone-bed argileux riche en matière organique, d'où provient une grande partie des restes de vertébrés ; 3, niveau feuilleté ligniteux avec petits blocs de calcaire emballés ; 4, marne brun clair ; 5, marne brun plus foncé avec un niveau de lignite ; 6, marne jaune oxydée ; 7, calcaires lacustres à limnées et planorbes ; F, horizons fossilifères. B, détail d'un affleurement local dans la partie méridionale de Robiac-Sud illustrant l'hétérogénéité de la stratigraphie avec un bloc calcaire emballé dans un niveau ligniteux. C, aspect de surface du bone-bed. D'après des relevés de Monique Vianey-Liaud.

dans les collections signalées ci-dessous et en premier lieu ceux qui proviennent des campagnes de fouilles de l'Université de Montpellier.

Les mesures sont données en millimètres. Les dents supérieures et inférieures sont notées par une lettre majuscule et différenciées par une barre après ou avant l'indication de leur rang. Exemples : M1/, 1ère molaire supérieure ; P/4, 4ème prémolaire inférieure ; /C, canine inférieure. Les dents mentionnées entre parenthèses sont incomplètes ou détériorées. Les mesures courantes des dents sont rappelées sur la Figure 2.

Pour donner un meilleur aperçu de la composante périsodactyle de la faune, on proposera également des estimations de masse corporelle pour les différentes espèces, à partir des équations prédictives de Janis (1990), avec toutes les réserves qu'impliquent de telles évaluations (Tableau 1). Un paramètre a cependant été négligé chez les Palaeotheriidae car donnant des résultats manifestement aberrants ; il s'agit de la longueur des M/3, sans doute proportionnellement surdimensionnées chez les Palaeotheriidae par rapport à la moyenne observée chez les autres périsodactyles.

Le but de ce travail étant essentiellement systématique, les descriptions se limiteront à la denture. Le matériel post-cranien, assez peu abondant, est le plus souvent déformé ou écrasé

à Robiac ; son attribution est souvent difficile et nécessiterait une étude spécifique, c'est le cas en particulier pour les petits « Pachynolophinae » dont l'éventail de dimensions est relativement resserré.

La détermination de ceux-ci peut être difficile, même sur la base de la denture, en raison de grandes similitudes morphologiques. Sur le plan quantitatif, le développement relatif du secteur prémolaire peut constituer un critère diagnostique important, mais le simple rapport de longueur des secteurs prémolaire et molaire (PMI) ne paraît pas suffisamment discriminant, notamment chez eux ; c'est pourquoi on a mis en œuvre, en complément de ce rapport, une autre série de mesures qui correspondent à une réalité fonctionnelle certaine, à savoir la prise en compte de divers rapports de surface entre les dents (Remy, 2001, 2004).

En conséquence, les surfaces des dents jugales supérieures ont été mesurées selon leur plus grand contour à partir de photographies en plan et à l'aide du logiciel Image Tool (Wilcox *et al.*, 2002) produit par l'UTHSCSA (the University of Texas Health Science Center *in* San Antonio). Quant aux surfaces des inférieures, elles ont été conventionnellement évaluées à partir du produit $L \times l_{\max}$.

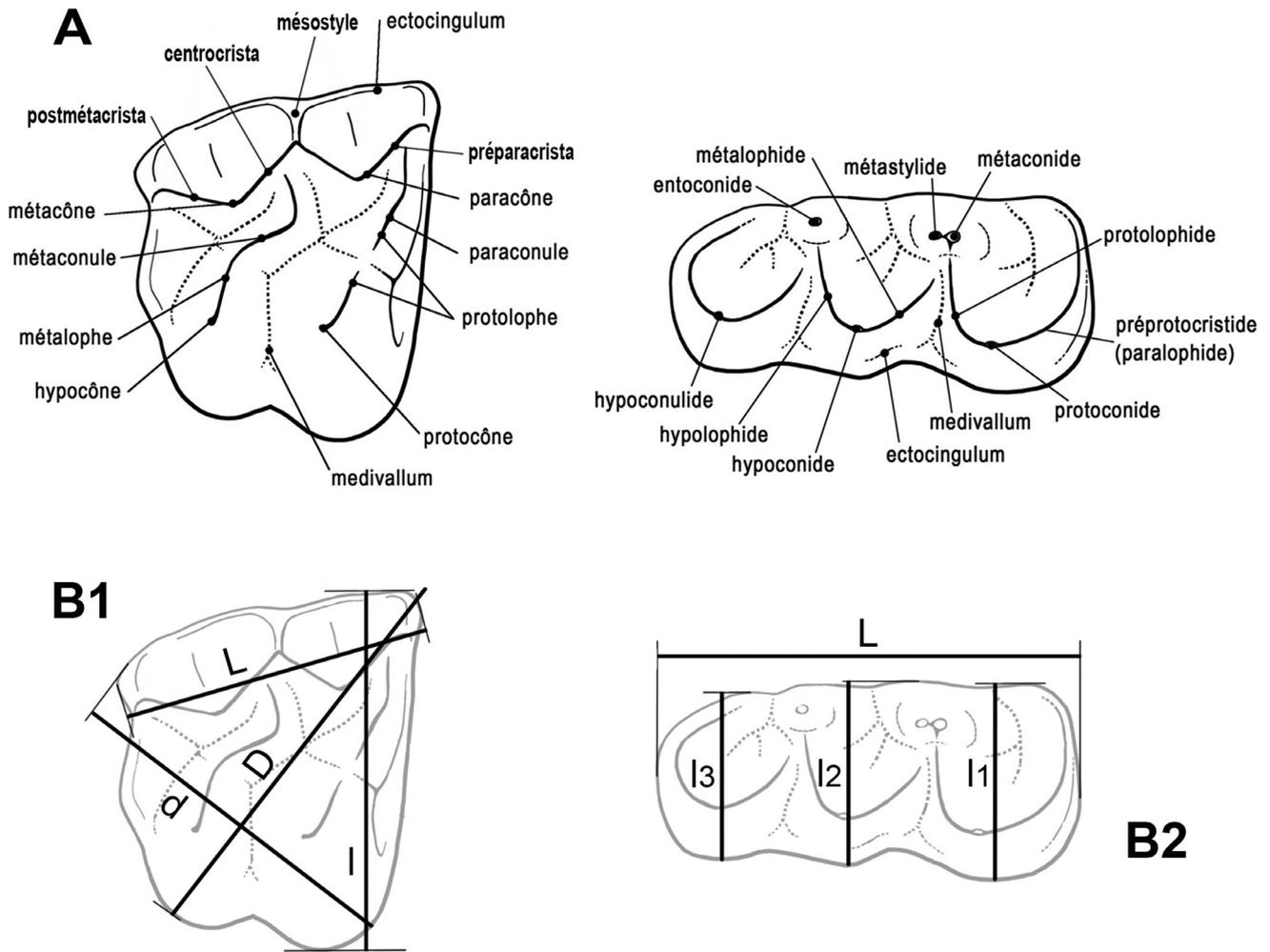


Figure 2. Nomenclature des structures dentaires (A) et paramètres de mesures (B). B1 (dents jugales supérieures) : L, longueur de l'ectolophe ; l, largeur maximale ; D, grand diamètre du parastyle à l'hypocône ; d, diamètre perpendiculaire à D. B2 (dents jugales inférieures) : L, longueur maximale ; l1, largeur du trigonide ; l2, largeur du talonide ; l3, largeur de l'hypoconulide de M/3.

ABRÉVIATIONS

Abréviations des noms de genres et sous-genres utilisées dans le texte

- An. : *Anchilophus*
- Ch. : *Chasmotherium*
- Eu. : *Eurohippus*
- Lep. : *Leptolophus*
- Lod. : *Lophiodon*
- Lot. : *Lophiotherium*
- Met. : *Metanchilophus*
- Pac. : *Pachynolophus*
- Pala. : *Palaeotherium*
- Palo. : *Paloplotherium*
- Par. : *Paranchilophus*
- Pl. : *Plagiolophus*

Abréviations utilisées dans les listes de matériel

- alv. : alvéole(s)
- dext. : droit(e)(s)
- rac. : racine(s)
- sin. : gauche(s)
- ↑ : dent en cours d'éruption
- () : dent en mauvais état ou incomplète

SIGLES DES COLLECTIONS

- FSL : Université Claude Bernard, Lyon.
 - GMH : Geiseltal Museum, Halle.
 - HLMD : Hessisches Landesmuseum, Darmstadt.
 - ISE-M : Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier.
 - MCZH : Museum of Comparative Zoology, Harvard.
 - MGE : Muséum d'Histoire Naturelle de Genève.
 - MGL : Musée Géologique, Lausanne.
 - NHML : Natural History Museum, London.
 - MHNT : Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse.
 - Mly : Musée Guimet d'Histoire Naturelle, Lyon (aujourd'hui Musée des Confluences).
 - MMA : Muséum d'Histoire Naturelle, Marseille.
 - MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
 - NMB : Naturhistorisches Museum, Basel.
 - RBAC : Robiac, sans précision de localité (anciennes coll., divers musées).
 - RbN : Robiac-Nord (coll. UM).
 - RbS : Robiac-Sud (coll. UM).
 - UM : Université de Montpellier.
 - (numéros suivis de Ch : collection Chaubet, Co : coll. Comte, Vi : coll. Vidalenc).
- On notera que seules les collections de l'Université Montpellier font état de la distinction entre Robiac-Nord et Robiac-Sud.

PARAMETRES ET DONNÉES ANATOMIQUES

DPC	Longueur du diastème post-canine maxillaire ou mandibulaire, mesurée au niveau osseux du bord postérieur de la C au bord antérieur de P2 (Franzen, 1972).
%DPC	DPC / LRDJ × 100 (maxillaire ou mandibule).
FIO	Foramen infra-orbitaire
H	Hauteur de couronne. Pour les dents jugales supérieures, la hauteur prise en compte est la distance entre le sommet des cuspidés labiales et le plan du collet, mesurée sur des coupes virtuelles en élastomère ou d'après la longueur du paracône depuis le collet jusqu'au bord libre H_{Pa} , rectifiée par l'angle α de cette mesure par rapport au plan du collet : $H = H_{Pa} \times \sin \alpha$.
HTMX	Hauteur de la tubérosité maxillaire : distance entre le point le plus ventral du plancher de l'orbite et le rebord alvéolaire.
I _H	Indice d'hypsodontie des dents jugales supérieures : hauteur de la couronne / largeur de la dent. Cet indice n'est pas directement comparable avec celui qui avait été calculé chez <i>Palaeotherium</i> et chez <i>Leptolophus</i> (Remy, 1992, 1998), car la hauteur avait alors été rapportée à la longueur de l'ectolophe et non à la largeur de la dent.
I' _H	Indice d'hypsodontie des dents jugales inférieures : indice de Janis, 1988 : hauteur labiale du protoconide prise du collet à la pointe du bord libre / largeur du trigonide. Janis emploie cet indice uniquement à partir des M/3, mais le même calcul, appliqué aux autres dents jugales inférieures, donne des résultats comparables.
LRDJ	Longueur totale de la rangée dentaire jugale, de P2 à M3, mesurée du côté labial au maxillaire (= Law in Franzen, 1968) ou de la rangée mandibulaire.
MMM	Moment du levier de force du muscle masséter : distance entre le sommet du et le bord inférieur de la mandibule.
MMT	Moment du levier de force du muscle temporal : distance horizontale de l'arrière du condyle mandibulaire au bord antérieur de l'apophyse coronéide.
NMI	Nombre minimum d'individus (= nombre de spécimens de la dent la mieux documentée pour chaque taxon).
O	Position du bord antérieur de l'orbite.
Pa-Pr	Distance entre les sommets du paracône et du protocône, en projection dans le plan frontal.
PMI	Rapport de longueur entre le secteur prémolaire et le secteur molaire ($L_{P2-P4} / L_{M1-M3} \times 100$)
S	Surface occlusale d'une dent. Les mesures de surface des dents jugales supérieures ont été réalisées, à partir de photos en plan et à l'aide du logiciel de mesure ImageTool produit par l'UTHSCSA (the University of Texas Health Science Center in San Antonio) ; les surfaces des inférieures ont été évaluées à partir du produit $L \times l_{max}$.
U	Degré d'usure des dents, de 0 (germe ou dent intacte) à 5 (dent abrasée jusqu'au collet).

SYSTÉMATIQUE

PERISSODACTYLA OWEN, 1848

CERATOMORPHA WOOD, 1937

TAPIROIDEA GRAY, 1825

LOPHIODONTIDAE GILL, 1872

genre *Lophiodon* CUVIER, 1822*Lophiodon lautricense* NOULET, 1851**Synonymie.**Depéret & Carrière, 1901 : p. 617 : *Lophiodon rhinoceros*, *Lod. isselensis*,Depéret, 1902, p. 343 : *Lophiodon rhinoceros*,Stehlin, 1903, p. 96 : *Lophiodon lautricense*,Roman, 1903, p. 562 : *Lophiodon Rhinoceros*,Roman, 1905, p. 23 : *Lophiodon Lautricensis* (*Lophiodon Rhinoceros*),Depéret, 1910, p. 574 : *Lophiodon lautricense*,Sudre, 1971, p. 70 : *Lophiodon lautricense*.

Spécimen-type (Holotype). MHNT.PAL.2010.0.116, double mandibule, aujourd'hui très dégradée, comportant les alvéoles des incisives et des canines et (P/2)-(rac. P/3-M/1)-(M/2)-(M/3) des deux côtés.

Figuration. Filhol, 1888, pl. XIII, fig. 1, 2 et 4 (pars).

Gisement-type. Lieu-dit Braconnac, commune de Jonquières, près de Lautrec (département du Tarn, France) (formation du Castrais).

Autres gisements. (voir Stehlin, 1903 ; Depéret, 1910 ;

Richard, 1946 ; Hooker & Weidmann, 2000). Robiac, Mormont Eclépens, Berville (Val d'Oise), Libourne (Golfe de Gironde), Métairie Grande (Aude), formation du Castrais (Vielmur sur Agout, Lautrec Propriété Caussé, Jauzions, La Fosse, La Crouzarié, Campans, Le Mazou, Saix, Viviers les Montagne), Quercy ?

Répartition biochronologique. Connu seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose. La plus grande espèce du genre *Lophiodon* ; prémolaires relativement molarisées contrairement à *Lod. rhinoceros* ; malgré une importante variabilité, présence d'un hypocône habituelle sur P4/ et P3/, fréquente sur P2/.

***Lophiodon lautricense* de Robiac**

Lophiodon lautricense (Figure 3) est le taxon le plus emblématique de la faune de Robiac à la fois par son abondance et par sa grande taille, c'est en effet le plus gros animal du gisement (Figure 4) ; Legendre (1986) donne une estimation de masse corporelle de l'ordre de 1700 kg et si l'on se réfère aux équations prédictives de Janis (1990) pour les périsso-dactyles, on obtient même des évaluations qui atteignent près de 2000 kg (Tableau 1). L'espèce est de fait la plus grande et la plus tardive du genre *Lophiodon*.

Le gisement de Robiac est essentiel pour la connaissance de ce taxon, car dans tous les autres, il n'est connu que par

équations prédictives (périssodactyles)				<i>Lophiodon lautricense</i>		<i>Chasmothierium depereti</i>		<i>Palaeotherium c. robiacense</i>		<i>Palaeotherium pomeli</i>		<i>Palaeotherium aff. ruetimayeri</i>		<i>Palaeotherium siderolithicum</i>		<i>Palaeotherium lautricense</i>		<i>Plagiolophus annexens</i>	
		intercept	slope	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée
longueur de P/2	SLPL	1,527	2,637	2,90	558	1,50	98	1,74	145	1,31	69			1,00	34			0,72	14
largeur de P/2	SLPW	2,275	2,739	2,17	1572	1,03	204	1,13	263	0,88	133			0,63	53			0,48	25
longueur de P/3	TLPL	1,383	2,965	3,26	803	1,75	127	2,19	247	1,65	107			1,18	39	1,12	34	0,91	18
largeur de P/3	TLPW	2,09	2,753	2,67	1837	1,27	238	1,48	362	1,03	133			0,75	56	0,66	39	0,64	36
longueur de P/4	FLPL	1,29	3,09	3,44	887	1,67	95	2,45	311			1,73	106	1,27	41	1,13	28	1,08	25
largeur de P/4	FLPW	1,965	2,854	3,32	2834	1,26	178	1,72	434			1,27	182	0,91	70	0,69	32	0,82	52
longueur de M/1	FLML	1,264	3,187	4,34	1976	1,90	142	2,82	500	2,17	217			1,31	43	1,24	36	1,23	36
largeur de M/1	FLMW	1,94	2,856	3,11	2225	1,36	210	1,79	459	1,25	165			0,86	57	0,77	41	0,84	53
longueur de M/2	SLML	1,216	3,01	5,29	2475	2,04	141	3,14	515	2,41	232			1,47	52	1,34	40	1,47	52
largeur de M/2	SLMW	1,873	2,91	3,52	2907	1,57	277	1,98	545	1,45	220			0,91	57	0,67	23	0,94	62
longueur de M/3	TLML	1,162	2,999			2,26	167												
largeur de M/3	TLMW	2,001	2,941	3,66	4552	1,58	385	1,94	704	1,36	248	1,45	299	0,99	97	0,78	48	0,98	94
longueur de M2/	SUML	1,209	2,9	5,40	2152			3,41	568	2,69	285			1,61	64			1,63	67
largeur de M2/	SUMW	1,345	2,887	4,93	2214			3,52	837	2,58	341			1,83	127			1,69	101
longueur de la série prémolaire inférieure	LPRL	0,026	2,865	9,48	668	4,86	98	6,11	190					3,45	37			2,67	18
longueur de la série molaire inférieure	LMRL	-0,246	3,061	16,34	2936	6,48	173	10,49	756	7,94	322			5,06	81			4,79	69
longueur totale de la mandibule	TJL	-1,384	2,564	51,20	997			33	323									18,5	73
longueur basicranienne	TSL	-1,931	2,751	56,30	767									23,20	67	15,6	22	21,2	52
estimation moyenne de la masse corporelle (kg)				1903		181		447		206		196		61		36		50	

	<i>Plagiolophus cartailhaci</i>		<i>Plagiolophus mamertensis</i>		<i>Leptolophus stehlini</i>		<i>Leptolophus magnus</i>		<i>Anchilophus jeaneteti</i>		<i>Metanchilophus g. gaudini</i>		<i>Metanchilophus castrensis</i>		<i>Metanchilophus chaubeti</i>		<i>Lophiotherium robiacense</i>		<i>Lophiotherium siderolithicum</i>		<i>Pachynolophus gaytei</i>		<i>Eurohippus parvulus</i>	
	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée	données (cm)	masse estimée
SLPL									0,61	9	0,77	17			0,74	15			0,57	7,6				
SLPW									0,39	14	0,50	28			0,46	22			0,28	5,8				
TLPL								0,86	15	0,75	10	0,95	21	0,67	7	0,79	12	0,56	4	0,67	7,4	0,85	15	
TLPW								0,48	16	0,55	24	0,62	33	0,43	12	0,55	24	0,42	11	0,36	7,4	0,53	21	
FLPL								0,90	14	0,79	9	0,89	14	0,66	5	0,80	10	0,80	10				1,09	25
FLPW								0,55	17	0,62	24	0,68	31	0,48	11	0,56	18	0,56	18				0,78	45
FLML	1,58	79	1,41	55	1,01	19			0,95	16	0,81	9	0,91	14			0,81	9	0,63	4				
FLMW	1,06	103	0,95	75	0,83	51			0,59	19	0,59	19	0,69	30			0,55	16	0,48	11				
SLML	1,95	123	1,61	69	1,58	65	2,1	153	1,03	18	0,85	10	1,02	17			0,88	11	0,68	5				
SLMW	1,08	93	1,01	77	0,89	53	0,9	55	0,62	19	0,61	18	0,71	28			0,61	18	0,52	11				
TLML																								
TLMW			0,98	94	0,90	74			0,57	19	0,58	20	0,66	30	0,53	15	0,55	17	0,48	12	0,54	16		
SUML	1,58	61	1,63	67	1,74	81			1,12	22	0,93	13	1,11	22	0,90	12	0,91	12	0,71	6			0,95	14
SUMW	1,88	137	1,69	101	1,60	86			1,14	32	1,19	37	1,40	58	1,01	23	1,17	35	0,93	18			1,20	37
LPRL											2,16	10	2,55	16			1,95	7						
LMRL					4,58	60			3,32	22	2,85	14	3,40	24			2,82	14						
TJL													13,27	31										
TSL									15,00	20			16,50	26	13,00	14	17,00	28						
masse (kg)	99		77		61		104		19		16		26		12		16		10		9		26	

des pièces fragmentaires et/ou isolées. Robiac en constitue par ailleurs la dernière mention avérée.

Le gisement a livré une quantité extrêmement importante de spécimens de ce *Lophiodon* dispersés internationalement dans une infinité de collections. L'ISE-M possède ainsi une très riche documentation provenant d'anciennes récoltes et des reprises de fouilles effectuées à partir du début des années 60. Sudre (1971) a donné une description morphologique et quantitative des dents avec une analyse détaillée de la variabilité des prémolaires et de la séquence d'éruption dentaire. Postérieurement à cette publication, le laboratoire a continué à exploiter Robiac-Nord, puis en 1983 Robiac-Sud, ce qui a encore contribué à un accroissement considérable de cette collection. Le matériel actuellement disponible comprend des centaines de dents isolées, mais aussi plusieurs dizaines de maxillaires et de mandibules plus ou moins fragmentaires avec beaucoup de spécimens juvéniles, un crâne complet, malheureusement assez comprimé dorso-ventralement, et de nombreux os longs également très aplatis pour la plupart. On figure ici à titre d'exemple trois pièces caractéristiques, dont la mandibule RbS-643 et le crâne qui vient d'être signalé RbS-642 (Figure 3). Ce nouveau matériel n'ayant pas fait l'objet d'études récentes on se reportera pour les descriptions au travail précité (Sudre, 1971).

RHINOCEROTOIDEA GRAY, 1825

HYRACHYIDAE WOOD, 1927

genre *Chasmothierium* RÜTIMEYER, 1862

Le statut systématique du genre reste discuté, notamment en raison de la documentation insuffisante dont on dispose actuellement et qui a conduit à le classer dans diverses familles de Ceratomorpha. Il a ainsi été rapporté aux Lophiodontidae (Viret, 1958 ; McKenna & Bell, 1997) ou aux Helaletidae (Radinsky, 1967 ; Sudre, 1969) ; il est attribué ici avec le genre voisin *Hyrachyus* à une famille des Hyrachyidae, comme le propose Savage *et al.* (1966) ; les deux genres constituant cette famille sont toutefois intégrés à la superfamille des Tapiroidea, suivant en cela Radinsky (1967), mais contrairement aux conclusions de Savage *et al.* (1966) et de Hooker (1989) qui les rapportent aux Rhinoceroidea.

Espèce-type. *Chasmothierium cartieri* RÜTIMEYER, 1862

Espèce incluse. *Chasmothierium depereti* n. sp.

NON *Chasmothierium minimum* (FISCHER, 1829) (= *Hyrachyus minimus* in Savage *et al.* 1966, Radinsky 1967)

NON *Chasmothierium stehlini* DEPÉRET 1904 (= *Hyrachyus stehlini* in Savage *et al.* 1966, *Hyrachyus modestus* in Radinsky 1967).

Diagnose générique. Denture en série continue, sans diastème post-canin. Incisives et P/1 caniniformes. Série complète de prémolaires pourvues comme les dents antérieures de cingulums circulaires continus ; P2-P4 molariformes, avec métalophe et hypolophide complets. Molaires supérieures pourvues d'un fort parastyle ; paracône proéminent et métacône aplati en retrait ;

pas de mésostyle ; lophes transverses sans conules ; cingulums linguaux bien développés. M/3 dépourvues d'hypoconulide.

Diagnose différentielle. le genre *Chasmothierium* se différencie - de *Lophiodon*, *Paralophiodon*, *Lophiaspis* et *Hyrachyus* par des prémolaires plus molarisées ;

- de *Lophiodon*, *Paralophiodon* et *Hyrachyus* par l'absence totale de diastème post-canin ;

- de *Lophiodon* et *Paralophiodon* par l'absence d'hypoconulide sur les M/3 ;

- de *Lophiaspis* par l'absence de paraconule aux molaires supérieures ;

- de *Hyrachyus* par la forme conique des incisives (et non pas spatulée comme chez *H. modestus* du Geiseltal [Radinsky, 1967]).

Répartition spatio-temporelle. Connu uniquement en Europe occidentale, contrairement au genre *Hyrachyus*. MP 13 à MP 16, Lutétien moyen à Bartonien supérieur (Éocène moyen).

Chasmothierium depereti n. sp.

Synonymie.

Depéret, 1904, p.571 sv., pl.16 : *Chasmothierium cartieri*,

Viret, 1958, p.466, fig. 106 : *Chasmothierium cartieri*,

Sudre, 1969, p.119 : *Chasmothierium cartieri*.

Étymologie. Espèce dédiée à Charles Depéret qui a décrit et figuré les premières pièces découvertes à Robiac.

Holotype. UM RbS-7374 une mandibule avec la symphyse et la série complète des dents depuis (P/3)-(P/2)-P/1 gauches jusqu'à la M/3 droite.

Figuration. Figures 4A et 5.

Gisement-type. Robiac-Sud.

Autres gisements. Robiac-Nord ? (anciennes collections), Mormont Eclépens-gare ?

Répartition biochronologique. Niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose. Espèce très légèrement plus grande que *Chasmothierium cartieri* ; dents jugales inférieures relativement plus larges ; prémolaires antérieures plus progressives : P1/ pourvue d'ébauches de crêtes transverses et plus grande relativement à P3/ ; protocône de P2/ un peu moins en retrait ; P/2 et P/3 plus molarisées avec un trigonide plus large et un protolophide plus transverse. Paracône des molaires supérieures moins saillant et postprotolophe moins marqué. Cingulums linguaux des molaires plus atténués. Echancre nasale un peu plus profonde.

Matériel de Robiac (Figure 4).

FSL (Robiac locus indéterminé) 4906, fragment de museau gauche avec I1/-I3/-C/-P1/-P3/ (Depéret, 1904, pl.16 fig. 2 et 2a) ; 4908, fragment de maxillaire droit avec M2/-M3/ (Depéret, 1904, pl.16 fig. 1) ; 4910, (M2/-)(M3/) gauches (même individu que 4908?) ; 4907, fragment de mandibule droite avec M/2-M/3 (Depéret, 1904, pl.16 fig. 3) ; 4911, incisive (I/3 droite?) ; 4909, M/1

Tableau 1. Évaluations de masse corporelle des espèces de périssoactyles de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) à partir des équations prédictives de Janis, 1990. Le paramètre $L_{M/3}$ a été supprimé (sauf pour *Chasmothierium*) en raison de résultats aberrants par rapport aux autres paramètres (voir texte : p.5). Les masses corporelles de plusieurs taxons sont très incertaines par manque de données ; elles sont proposées cependant à titre d'hypothèse pour assurer l'exhaustivité des espèces représentées sur le cénogramme. La longueur de la série molaire de *Palaeotherium pomeli* est reconstituée d'après la somme des mesures des dents. Les données de *Plagiolophus cartailhaci* sont complétées à partir de la mandibule du Castrais FSL 3106. Les longueurs basicraniennes reproduisent les estimations moyennes calculées pour *Palaeotherium siderolithicum* et *Pala. lautricense* (Remy, 1992), *Plagiolophus annectens* (Remy, 2004) et les Anchilophini (Remy, 2012).



Figure 3. *Lophiodon lauricense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbS-642, crâne en vue ventrale. **B** : RbN-3344, maxillaire droit ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : RbS-643, mandibule ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale droite. Échelles 5 cm.

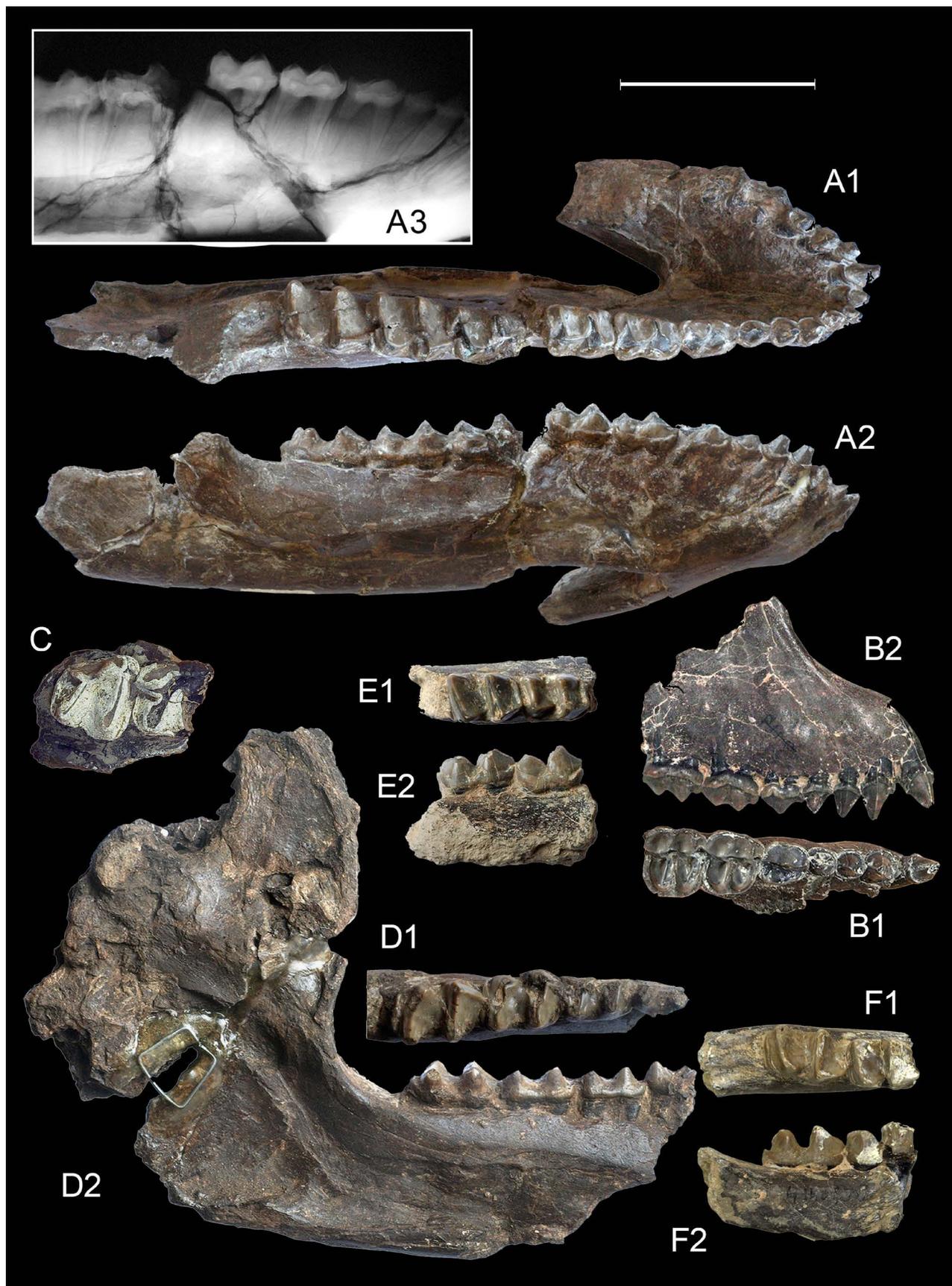


Figure 4. *Chasmothierium depereti* n. sp. de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbS-7374 (holotype), mandibule ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale droite ; 3, radiographie de P/1 à M/2 droites. **B** : FSL 4906, maxillaire gauche avec I1/ à P3/ (inversé) (Depéret, 1904, pl.16 fig. 2 et 2a) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : FSL 4908, fragment de maxillaire droit avec M2-/M3/ (Depéret, 1904, pl.16 fig. 1), vue occlusale. **D** : RbS-7375, mandibule gauche avec (P/4)-M/3 ; 1, dents en vue occlusale ; 2, vue linguale. **E** : RbS-1801, fragment de mandibule gauche (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **F** : FSL 4907, fragment de mandibule droite avec M/2-M/3 (Depéret, 1904, pl.16 fig. 3) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 5 cm.

inf. droite (Depéret, 1904, pl.16 fig. 4) ; FSL sans n : M/3? gauche très usée.

Nouveau matériel. UM ; RbS-7375, mandibule gauche avec (P/4)-(M/1)-M/3 et la branche montante presque complète ; RbS-1801, fragment de mandibule gauche avec P/4-M/1.

Description

Il s'agit d'une espèce de taille moyenne pour la faune de pé-rissodactyles de Robiac (Tableau 2) : LRDJ ($L_{P2-M/3}$) = 113 mm. Estimation de masse corporelle d'après les équations prédictives de Janis, 1990 : 181 kg (Tableau 1).

Morphologie dentaire

Denture supérieure. La denture supérieure est uniquement connue par les trois spécimens décrits par Depéret (1904). On reprend ici les observations de cet auteur en les actualisant.

Les dents sont aujourd'hui assez détériorées sur le spécimen 4908 et la M2/ incomplète du côté antérieur. On y reconnaît néanmoins la morphologie de *Chasmothorium* : extrême lophodontie, proéminence du paracône avec un fort parastyle et retrait du métacône. Les crêtes transverses (protolophe et métalophe) sont relativement obliques, le métalophe plus que le protolophe ; le protocône (assez bien individualisé sur M3/) et l'hypocône ne sont pas prolongés par une crête distale ; la préparacrista et la postmétacrista sont quasiment perpendiculaires aux crêtes transverses. M3/ présente un lobe distal très rétréci en largeur ce qui lui donne une forme trapézoïdale. Les deux dents sont entourées par un fort cingulum, atténué cependant sur la face linguale.

Concernant les dents du maxillaire 4906 (Figure 4B), Depéret a déterminé leur rang en se basant sur la position de la suture maxillo-prémaxillaire, visible en arrière de la 3^{ème} dent ; on est donc en présence de la série I1/-P3/. Le caractère le plus remarquable du spécimen est l'absence de diastème entre la

canine et les dents jugales. Toutes les dents sont entourées par un cingulum continu et circulaire, particulièrement épais sur P2/ et P3/.

Les trois incisives sont caniniformes, I1/ et I2/, plus grosses que la canine (9,1 x 9,3 pour I2/ au lieu de 7,9 x 7,8).

Les trois prémolaires ne sont que faiblement abrasées. P1/ présente une taille intermédiaire entre C/ et P2/ ; elle affecte ainsi une forme trapézoïdale, rétrécie en avant avec un bord antéro-interne oblique ; l'ectolophe comporte un cône central proéminent, rejeté vers le centre de la dent et sur le versant distal duquel se distingue un petit métacône individualisé par un sillon sur la face labiale ; la préparacrista se termine par un soulèvement du cingulum antérieur qui forme un petit parastyle. La partie interne de la dent est très abaissée ; on y observe malgré leur faible relief des prémisses de molarisation soulignées par des traces d'usure : un protolophe bas précédé par une crête parallèle au bord antéro-lingual, une amorce de métalophe encore plus faiblement marqué et s'évanouissant dans une cuvette distale.

Conformément aux prémolaires inférieures (voir ci-dessous), P2/ et P3/ sont complètement molarisées (quoique P2/ soit un peu rétrécie à l'avant) mais peu allongées transversalement et moins lophodontes que les molaires. Leur ectolophe est accidenté par le fort relief labial du paracône et du métacône qui sont relativement inclinés lingualement ; il se termine à l'avant par un parastyle bien détaché mais un peu plus bas que les cuspidés principales. Protocône et hypocône sont également un peu moins hauts que l'ectolophe mais bien séparés. Le protolophe d'abord déprimé et orienté vers le parastyle s'incurve distalement pour atteindre le sommet du paracône. Le métalophe, plus lophodonte, poursuit un tracé analogue. Il y a une crête distale sur le protocône de P2/, marquée par une facette d'usure, moins discernable sur P3/ ainsi qu'au niveau des hypocônes.

***Chasmothorium depereti* n. sp.**

SUP	I1/		I2/		I3/		C/		P1/				P2/				P3/			
	L	l	L	l	L	l	L	l	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
FSL 4906	9,6	7,9	9,1	9,3	8,4	7,4	7,9	7,8	12,1	11,6	14,4	12,7	15,3	17,5	19,4	17,6	16,3	19,1	21,3	20,1

SUP	M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d
FSL 4908	20,7	21,0	24,6		21,9	23,0	26,7	23,0

INF	C		P/1		P/2			P/3			P/4		
	L	l	L	l ₁	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
N	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2
limites de variation					14,4-15,0	9,3-9,6	9,5-10,3	17,5-18,4	10,8-11,6	11,6-12,7	16,4-16,9	11,5-13,5	11,8-13,4
moyenne	7,9	8,1	8,4	7,5	14,7	9,5	9,9	18,0	11,2	12,2	16,7	12,5	12,6

INF	M/1			M/2			M/3		
	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂
N	4	2	3	3	3	3	3	3	3
limites de variation	18,1-20,1	12,2-13,0	12,3-15,2	19,9-20,9	14,4-16,9	13,7-16,4	21,6-23,5	14,4-17,0	14,5-16,0
moyenne	19,0	12,7	13,6	20,4	15,7	15,1	22,6	15,8	15,2

INF	LRDJ	L3P	L3M	PMI
RbS-7374	113,4	48,6	64,8	75,0
RbS-7375			63,4	

Tableau 2. Mesures dentaires de *Chasmothorium depereti* n. sp. de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). Les valeurs en gras sont celles de l'holotype.

Denture inférieure. La mandibule-type RbS-7374 comporte toutes les dents depuis la P/1 gauche (avec des restes de P/2-P/3 gauches) jusqu'à la M/3 droite. C'est ainsi le spécimen le plus complet découvert à ce jour pour ce genre. La symphyse est malheureusement un peu aplatie et les deux séries dentaires déjetées dorso-latéralement. La branche verticale manque, mais on peut observer celle-ci sur la mandibule gauche RbS-7375, qui a conservé ses dernières dents jugales ; bien que les séries dentaires des deux spécimens se complètent, il ne s'agit pas du même individu, car les M/3 ne montrent pas le même degré d'usure et les restes des branches horizontales se chevauchent. Sur cette autre pièce la branche montante est dégagée par sa face linguale et, bien que dégradée, permet de juger de la répartition des forces musculaires. On dispose aussi pour décrire la denture jugale inférieure du fragment avec P/4-M/1 RbS-1801 ; le rang de ces deux dents molariformes est établi par le fait que la première est vierge de toute abrasion contrairement à la suivante.

La morphologie de la denture de 7374 (Figures 4A et 5) est remarquable à maints égards. Les séries dentaires sont continues sans le moindre diastème entre la canine et les prémolaires, comme sur le maxillaire 4906.

Toutes les dents antérieures depuis la I/1 jusqu'à la P/1 sont caniniformes et pourvues d'un cingulum circulaire continu. La plus grosse est I/2, épaissie dans le sens labio-lingual et dépassant le niveau des autres dents antérieures.

La série des dents jugales présente un gradient de taille régulier, tant en mesures unidimensionnelles qu'en surface (Tableau 3). Les molaires, toutes fonctionnelles (le protolophide de M/3 est nettement abrasé) sont assez brachyodontes ; elles se caractérisent par deux crêtes transverses proéminentes, légèrement obliques et très lophodontes sans individualisation des conides, avec un versant distal abrupt. La préprotocristide

(paralophide), presque parasagittale, est bien marquée mais fortement abaissée vers l'avant sans paraconide discernable. La préhypocristide (métalophide) est plus faible, un peu plus linguale que le paralophide sur M/2 et à peine distincte sur M/3 (M/1 très usée, est brisée au niveau du protoconide). Le cingulum distal des trois molaires est très large et épais, leur cingulum labial continu mais peu proéminent et du côté lingual on n'observe qu'un simple bourrelet cingulaire.

Les autres molaires M/2-M/3 de Robiac dont on dispose ne montrent pas de différences fondamentales par rapport à ce schéma ; on notera seulement que les cristides longitudinales sont un peu plus obliques vers l'intérieur sur 7375 et la différence d'obliquité entre protolophide et hypolophide un peu plus accentuée sur 4907.

La M/1 de RbS-1801 grâce à sa faible abrasion vient compléter ces observations ; elle présente des crêtes transversales très rectilignes et parfaitement lophodontes ; la préprotocristide est également très marquée, abaissée vers l'avant sans trace de paraconide ; la préhypocristide est à peine indiquée et l'entoconide est souligné par une fine crête antérieure qui descend jusqu'au medivallum. Enfin les cingulums sont relativement peu développés sur cette dent, même le cingulum distal.

L'interprétation des quatre dents précédant les molaires sur la mandibule 7374 soulève quelques difficultés. Elles apparaissent en effet très abrasées, si bien qu'on peut se demander s'il s'agit de prémolaires ou de molaires de lait.

Une radiographie a été réalisée (Figure 4A3) ; elle montre que les trois dernières dents, biradiculées, possèdent des racines relativement écartées (surtout la 2 et la 3) et le septum de séparation avec les dents contiguës est étroit, ce qui serait plutôt en faveur de dents de lait ; par contre il n'y a pas de

SUP	SP1/	SP2/	SP3/	%P1/P3
Robiac				
FSL 4906	129,5	224,9	270,8	47,8
Egerkingen				
Ea-5	115,8	224,8	279,0	41,5
Ef-1006	108,2	199,6	253,5	42,7
moyenne	112,0	212,2	266,2	42,1

INF	SP/2	SP/3	SP/4	SM/1	SM/2	SM/3
Robiac						
N	1	1	2	3	3	3
moyenne	154,5	222,3	210,8	257,5	320,4	357,0
limites de variation			193,5-228,2	222,6-305,5	280,8-353,2	313,2-384,2
Egerkingen						
N	4	1	2	3	1	1
moyenne	140,6	178,5	215,6	229,6	294,0	312,0
limites de variation	126,0-150,0		212,5-218,8	222,0-237,5		

INF	indice de largeur (I / L x 100)						
		P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3
Robiac	N	2	2	2	3	3	3
	moyenne	67,3	67,5	75,7	71,5	76,9	69,8
Egerkingen	N	4	1	2	3	1	1
	moyenne	62,4	61,8	72,5	65,9	66,7	54,2

Tableau 3. Surfaces comparées des dents jugales et largeur relative des inférieures chez *Chasmothierium depereti* n. sp. de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et *Ch. cartieri* d'Egerkingen. Les mesures de surface des dents inférieures correspondent au produit $L \times l_{\max}$

germes dentaires ni même d'indices de follicules ; dans l'ignorance où l'on est de la vitesse de croissance des dents permanentes chez ce genre (qui aurait pu éventuellement être rapide), cette dernière observation n'est toutefois pas totalement décisive (voir par exemple le tempo rapide de développement des prémolaires chez le paléothériid *Plagiolophus* [Remy, 2004 : 125, pl.16]).

Mais par ailleurs, ces trois dents sont relativement larges, la dernière par exemple offre les mêmes proportions L/l que la P/4 de RbS-1801. De plus, la précédente ne présente pas d'allongement du paralophide, à la différence de la DP/3 figurée par Stehlin (1903 : pl.2 fig. 10), ni de tubercule accessoire en retrait de cette crête. Abstraction faite de l'abrasion enfin, ces dents ne semblent pas avoir été plus brachyodontes que les molaires et leur émail n'est pas particulièrement fin.

Ce n'est cependant qu'à titre d'hypothèse que ces dents seront décrites comme des prémolaires, mettant leur forte abrasion au compte d'une activité fonctionnelle relativement intense.

P/1 est monoradiculée et aussi petite que la /C ; elle présente une cuspside légèrement déportée vers l'avant, avec une courte crête distale, ce qui pourrait représenter l'amorce d'un talonide. Elle est en tout cas beaucoup plus petite et plus simple que la P1/.

P/2-P/4 présentent une morphologie molariforme pour autant qu'on puisse en juger. Sur P/2 les vallées sont très peu profondes ; les deux crêtes transverses sont très amoindries en hauteur par l'usure et élargies avec des surfaces de dentine exposée de forme quadrangulaire par suite de leur coalescence avec respectivement la préhypocristide (qui semble avoir été dirigée vers le milieu du protolophide) et le cingulum distal ; un court paralophide faiblement abrasé et presque parasagittal est visible.

Sur P/3 les crêtes transverses sont également très élargies et abaissées. P/4 est moins abrasée : les surfaces de dentine dénudée ne sont pas plus larges sur cette dent que sur M/1 (partiellement brisée comme on l'a dit plus haut) et les crêtes longitudinales (paralophide et métalophide) bien individualisées. La parfaite molarisation de cette dent est confirmée par la P/4 de RbS-1801, qui possède néanmoins des crêtes transversales moins longues que celles de la M/1.

Les quatre prémolaires présentent un cingulum labial épais et bien marqué ; le cingulum lingual se renforce progressivement d'arrière en avant ; à peine mieux marqué que sur M/1 pour la P/4 jusqu'à continu et épais sur P/2 comme sur la P/1.

Données ostéologiques

Région faciale. La face latérale du museau apparaît haute. Le prémaxillaire est conservé presque intégralement ; il devient plus étroit dans sa partie dorsale, il se termine en pointe arrondie sur le rebord de l'ouverture nasale.

Celle-ci semble avoir été creusée jusqu'au-dessus de la P2/. Le foramen infra-orbitaire (FIO) n'est pas visible ; cependant une dépression au bord du spécimen, au-dessus de P3/, permet de supposer qu'il ne s'ouvrait pas très en arrière de cette dent.

M a n d i b u l e . La branche horizontale de la mandibule est basse, de hauteur peu croissante vers l'arrière (H sous P/3 : 37 mm ; sous M/3 : 40 ; le spécimen 7374 est certes un peu écrasé dorso-ventralement à ce niveau, mais 7375 qui ne présente pas cet écrasement mesure ici 39 mm). La symphyse est très allongée et se prolonge en arrière jusqu'au niveau P/2. En dépit de l'aplatissement, il semble que la région antérieure ait été très proclive. Les foramens mentonniers ne sont pas observables.

Le bord antérieur de la branche montante de 7375 (Figure 4D2), situé à 20 mm en arrière de M/3 est tout à fait vertical (noter à ce sujet qu'on est en présence d'un individu âgé, ayant des M/3 déjà passablement abrasées). La branche verticale est relativement haute (MMM ~104) et très large (MMT 71) ; on ne peut pas voir quel était l'allongement du condyle qui est détérioré, il est bien séparé de l'apophyse coronoïde par une échancrure sigmoïde large mais peu profonde. L'apophyse coronoïde est très puissante, large et haute, un peu recourbée vers l'arrière et son bord antérieur est souligné par un bourrelet bien marqué d'insertion musculaire. L'apophyse angulaire n'est pas conservée, mais on peut observer que le bord postérieur de la branche montante devait être très oblique et au contraire le bord inférieur peu abaissé ventralement vers l'arrière ; l'apophyse angulaire devait donc être développée plus caudalement que ventralement.

Commentaires sur la morphologie de *Chasmothorium*

Il faut remarquer en premier lieu le caractère assez inhabituel pour des périsodactyles d'une dentition en série continue avec des dents antérieures toutes caniniformes, qui offre sur ce plan quelques analogies avec certains brontothériidés ou évoque d'une certaine manière celle d'un *Anoplotherium*. A s'en tenir au Paléogène européen, il faut toutefois rapporter que certains *Palaeotherium* sont presque dépourvus de DPC (*P. c. robiacense*) et que la denture antérieure des *Lophiodon* est également caniniforme.

L'absence de DPC chez *Chasmothorium* inscrit la P/1 caniniforme en continuité avec le bloc incisivo-canin ; antérieure à la P1/, elle présente de ce fait une morphologie très différente de son homologue supérieure. Cette morphologie implique aussi dans la fonction masticatoire une absence de séparation entre le secteur préhension et le secteur mastication (Franzen, 1972 : 342), et, si mon interprétation de la mandibule 7374 est bonne, une activité fonctionnelle assez marquée dans le secteur prémolaire.

Pour ce qui est de la musculature, et en fonction des seuls

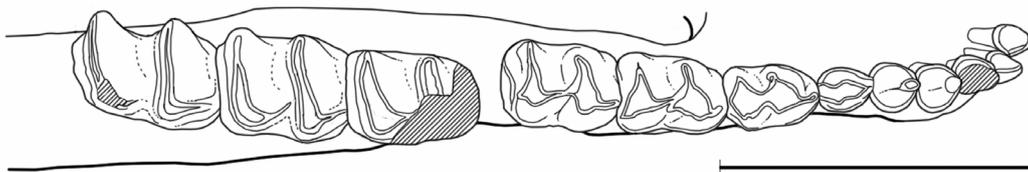


Figure 5. *Chasmothorium depereti* n. sp. RbS-7374 (holotype), série mandibulaire droite en vue occlusale (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). Échelle 5 cm.

éléments dont nous disposons, on note qu'avec un rapport entre les moments des muscles principaux MMM/MMT de 104/71, on peut considérer à titre d'hypothèse, que *Chasmothorium* se classe parmi les ongulés pourvus d'une musculature masticatrice relativement archaïque, où le muscle temporal joue un rôle plus important que le masséter (Turnbull, 1970 : 297 sv.) comme la plupart des Palaeotheriidae (Remy, 2004 : 206, fig. 62).

Comparaisons avec *Chasmothorium cartieri* d'Egerkingen

Une comparaison s'impose avec *Chasmothorium cartieri*, espèce à laquelle a été rapportée jusqu'ici la forme de Robiac. Ce taxon défini à Egerkingen par Rüttimeyer en 1862, et révisé par Stehlin (1903), était documenté à l'époque par une centaine de dents, principalement des dents isolées.

Mais postérieurement à la publication de Stehlin plusieurs spécimens de dents supérieures ont été récoltés à Egerkingen, dont un maxillaire (NMB Ef-1006) comportant six dents qui permettent de conforter la description de la denture (le locus d'origine n'en est malheureusement pas précisé). Le rang de ces dents est établi par le fait que la dernière est plus abrasée que la précédente et que la suture maxillo-prémaxillaire est située nettement en avant de première dent ; on est donc en présence de la série C/-M1/.

On constate de ce fait que l'interprétation des prémolaires Ea-5 donnée par Stehlin était fautive et qu'il s'agit en réalité d'une série P1/-P3/ (et non pas P2/-P4/) ; de même la prémolaire Ea-33 est une P1/ (et non pas une P2/). Par suite, le maxillaire, Ea-1, comporte DP2/-DP4/ (et non pas DP3/-M1/). C'est d'ailleurs la conclusion à laquelle Butler (1952a : fig. 5) semble avoir implicitement abouti si l'on considère la série de molaires de lait qu'il figure sans préciser le spécimen sur lequel il se base.

Au niveau mandibulaire, on ne dispose toujours que du matériel de Stehlin, composé essentiellement de dents isolées ; Stehlin (1903) a figuré plusieurs prémolaires et molaires déciduales (dont Ea-65 : P/2-P/3) et un fragment de mandibule avec M/3 (Ea-53).

La comparaison qui suit entre les dentures d'Egerkingen et de Robiac se fera en fonction de ces diverses données rectifiées.

Sur le plan dimensionnel, les différences entre les deux populations sont peu marquées, mais on notera la plus grande largeur relative des dents jugales inférieures. Par ailleurs le rapport de surface S_{P1}/S_{P3} est légèrement plus élevé à Robiac (48% au lieu de 42-43) (Tableau 3, Figure 6). Toutefois, faute de données suffisamment nombreuses, ces faibles écarts ne sont pas significatifs.

Du point de vue morphologique, on note par contre un certain nombre de différences. P1/ est un peu plus engagée dans le processus de molarisation à Robiac, elle est un peu moins étroite à l'avant, son métacône est mieux différencié, les ébauches de crêtes transversales sont mieux indiquées ; l'angle antéro-interne de P2/ et son protocône sont moins en retrait (distance Pa-Pr = 90% de la distance Me-Hy, contre 80% sur Ef-1006). P/2 est plus progressive avec un trigonide presque aussi large que le talonide et pourvue d'un protolophide allongé parallèle à l'hypolophide, alors qu'il affecte la forme d'un croissant aplati à Egerkingen ; de même P/3 est plus complètement molarisée. Au niveau des molaires, le paracône des supérieures est moins proéminent labialement, la crête distale du protocône paraît plus évanescence et les cingulum linguaux moins marqués ; l'hypolophide de M/3 moins oblique linguo-distalement.

Au niveau des rares données ostéologiques disponibles, on n'observe quelques disparités entre les deux populations : l'échancrure nasale est peut-être un peu plus creusée à Robiac (au-dessus de P2/ au lieu de C/), la lame verticale du pré-maxillaire plus rétrécie dorsalement, mais il n'est pas possible d'évaluer la portée de ces dissemblances.

Finalement l'ensemble des écarts observés au niveau de la denture autorise néanmoins à considérer la forme de Robiac comme une espèce distincte de celle d'Egerkingen.

Stehlin (1903 : 48) signale encore deux dents (P4/ [P3/ ?] et D/4) de *Chasmothorium* provenant d'Eclépsens. Je ne les ai pas vues, mais le contexte biostratigraphique de ce gisement permet de supposer qu'elles pourraient avoir appartenu à la nouvelle espèce plutôt qu'à *Ch. cartieri*.

HIPPOMORPHA Wood, 1937

EQUOIDEA HAY, 1902

PALAEOTHERIIDAE BONAPARTE, 1850

Les périssodactyles hippomorphes sont regroupés ici dans la famille des Palaeotheriidae sensu lato (Remy, 1976, 2004 ; Danilo *et al.*, 2013).

Palaeotheriinae BONAPARTE, 1850

genre *Palaeotherium* CUVIER, 1804

Palaeotherium castrense NOULET, 1863

Palaeotherium castrense robiacense FRANZEN, 1968

Synonymie.

Depéret & Carrière, 1901, p. 617 : *Paloplotherium magnum* Rütim., Roman, 1903, p. 562 : *Paloplotherium Castrense* Noulet, Stehlin, 1904a, p. 456 ; 1904b, p. 187 : *Palaeotherium castrense* Noulet, Franzen, 1968, p. 41 : *Palaeotherium castrense robiacense* n. subsp.

Spécimen-type (holotype). FSL 6535, un double maxillaire avec P1/-M3/ sin. et dext.

Figuration. Franzen, 1968, pl. 5 fig. 6a et b ; ici Figure 7A.

Gisement-type. Robiac (locus non précisé : anciennes collections).

Autres gisements (Franzen, 1968 : 42). Paris (calcaire de St-Ouen), La Guittardie (Tarn).

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée. Plus grande sous-espèce de *Pala. castrense*. Longueur P2/-M3/ = 153 à 162 mm ; P/2-M/3 = 159 à 166 mm. Secteurs prémolaires relativement courts (index prémolaires/molaires = 61 à 64 au maxillaire, 57 à la mandibule *). Denture en série continue sans diastème, ou diastème post-canine très court (6 à 13% de L_{P2-M3} au maxillaire, 12 à 13 à la mandibule).

Denture relativement hypsodonte, avec des couronnes plus hautes que chez *Palaeotherium magnum*. Hypocône des P/ sup. plus volumineux et plus nettement séparé du protocône que chez *Pala. castrense castrense*. Par suite, contour horizontal de ces dents plus subrectangulaire avec une paroi interne plus aplatie. Celle des M/ sup., et surtout de M3/, plus allongée relativement à la muraille externe que chez *Pala. castrense castrense*. Lobes externes de l'ectolophe des M/ sup. concaves ou plan. Crête disto-labiale du protoconide des P/ inf. plus vertical que chez *Pala. castrense castrense*. Cingulum externe et interne des dents jugales inférieures plus régulier, moins fortement dentelé. Hypoconulide de M/3 plus recourbé lingualement.

Museau large ; Echancrure nasale atteignant P4/ ; nasaux

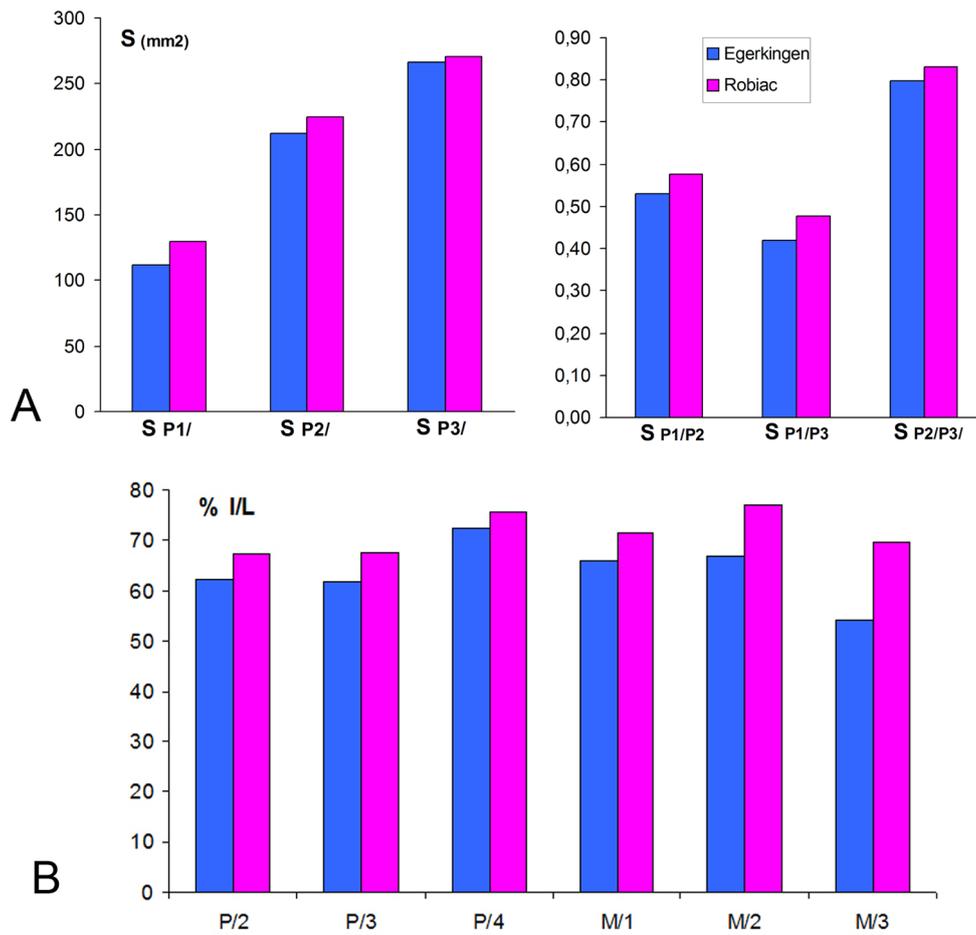


Figure 6. Surfaces comparées des prémolaires supérieures (A) et largeurs relatives des dents jugales inférieures (B) chez les *Chasmothorium* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et d'Egerkingen.

étroits en vue dorsale ; prémaxillaire terminé en pointe sur le bord ventral de l'ouverture nasale, éloignant le maxillaire de celle-ci. FIO antérieur haut, situé au-dessus de P4/ ; bord antérieur de l'orbite aligné sur la limite M1/-M2/ ; arcade zygomatique épaisse mais fortement rétrécie en avant de l'orbite. Rétrécissement de la boîte crânienne déporté fortement en arrière de l'apophyse post-orbitaire. Branche horizontale de la mandibule relativement haute. Symphyse mandibulaire courte, atteignant à peine P1. Foramen mentonnier sous P2. Apophyse angulaire ample et branche verticale large ; région articulaire inconnue.

* *Franzen (1968) trouve des résultats légèrement plus forts (respect. 63-69 et ±59), en raison de protocoles de mesures un peu différents.*

Matériel de Robiac. A partir des spécimens signalés précédemment (et notamment par Franzen, 1968) et des nombreux autres récoltés lors des campagnes de fouilles de l'ISE-M, on peut dresser la liste suivante (non exhaustive !) :

FSL 6536, crâne écrasé avec alv. des incisives et C/-P1/-M3/ sin. et dext. (Remy, 1992, pl.1 fig. 1-2) ; 4706, maxillaire dext. avec (M1/-)(M3/) (Franzen, 1968 cite sous ce n° un double maxillaire avec P2/-M3/ dext. et P3/-M1/-(M2/) sin.) ; 4702, fragment de maxillaire dext. avec P4/-M3/ ; 4705, 5066, fragments de maxillaire dext. avec M2/-M3/ ; 5057, fragment de maxillaire sin. avec M2/-M3/ ; 5058, fragment de maxillaire sin. avec M1/-M2/ ; 5192, fragment de maxillaire sin.avec P3/-M1/ ; 5199, fragment de maxillaire dext. avec P3/-P4/ ; 5096, fragment de maxillaire dext. avec P2/-P3/ ; 4751, 4789 à 4792,

4795, 5195, 5198, M3/ ; 5059, 5193, M2/ ; **UM** RbS-531, Maxillaire avec P2/-M1/, (M2/)-M3/ sin. et P3/-P4/ dext. (en trois morceaux), -545 fragment de maxillaire dext. avec P1/-P2/ (probablement même individu que -531) ; RbN-5682 (Remy, 1992, pl. 1, fig. 3), RbS-532, fragments de maxillaire dext. et sin. avec M2/-M3/ ; RbN-5712, -5713, M3/ ; RbN-5688, -5704, 5735, M2/ ; RbN-5044, -5050, -5705, RbS-576, -632, M1/ ; RbN-5045, -5709, RbS-550, P4/ ; RbN-5047, -5720, -5723, P3/ ; RbN-5703, -5716, -5722, RbS-548, -578, -636, P2/ ; RbS-600, P1/ ; RbS-637, I1/ dext. ; RbS-577, -638, -639, I3/ sin. ; RbS-586, I/ sin. ; **MNHN** ERH-397, P4/ ; ERH-395, -396, P3/ ; **NMB** Rb-244, fragment de maxillaire dext. avec M2/-M3/ ; Rb-284, M3/ sin.

FSL 3369, mandibule dext. avec P4/-M3/ ; 4700, mandibule dext. avec (alv./I-/C), P2/-M3 (Franzen, 1968, pl. 5 fig. 2) ; 4701, mandibule sin. avec P4/-M3, P2 insérée ultérieurement et la racine de /C ; 4703, mandibule dext. avec (alv./C-P1/-P2)-P3-M3 (Franzen, 1968, pl. 5 fig. 3) ; 5013, mandibule dext. avec P3-M3 ; 5201, mandibule dext. avec M3 ; 4766, fragment de mandibule avec /C↑ dext., I1↑-I2↑ sin. et dext. et (racines DP2/-DP3) sin. (Franzen, 1968, pl. 6, 7) ; 5022, mandibule dext. avec P3-M3 ; 5020, 5021, fragments de mandibule dext. avec M1-M3 ; 5010, 5015, fragments de mandibule dext. avec M2-M3 ; 4709, fragment de mandibule dext. avec M1-M2 ; 4710, fragment de mandibule dext. avec P4-M1 ; 5019, mandibule dext. avec DP3-DP4-M1-M2↑ ; 4707, 4711, 4712, 4749, 4780, 5014, 5017, 5018, M3 ; 4721, M2 ; 4720, P4 ; 5040 à 5043, 5045 à 5047, 5049, P2 ; **UM** RbN-5058, mandibule dext. avec (P4)-M3 ; RbS-533, mandibule dext. avec /C, (rac. P1-P2)-P3-M3 ; -573, fragment de mandibule dext. avec M3 ; RBAC-108, bloc comportant deux fragments de mandibule sin. et dext. avec M2-M3 ; RBAC-109, fragment de mandibule dext. avec M3 ; RbN-5715, -5725, M3 ; RbN-5057, -5700, 5717, -5724, -5727, -5730 à -5732, RbS-633, M2 ; RbN-5702, RbS-549, -575, -634, M1 ; RbN-5708, RbS-582, P4 ;

RbN-5052 à -5054, -5707, -5710, -5711, -5719, -5734, RbS-546, -584, -585, P/3 ; RbN-5733, P/2 ; RbS-574, /C sin. ; RbS-579, I/3 dext. ; RbS-641, I/2 dext. ; **MLY**, Ro-21, mandibule sin. avec M/1-M/2 ; Ro-22, mandibule sin. avec M/2-M/3 ; **NMB** Rb-245, mandibule dext. avec M/1-M/3 ; Rb-267, M/3 ; Rb-339, P/4.

Description (Figure 7)

C'est la plus grande espèce de Palaeotheriidae du gisement. Les mesures dentaires sont regroupées au tableau 4. Les équations prédictives de Janis (1990) attribuent à ces animaux une masse corporelle moyenne de l'ordre de 450 kg (Tableau 1).

Morphologie dentaire

Franzen (1968), en définissant la sous-espèce de Robiac a donné une description minutieuse de la dentition qui est pour l'essentiel reproduite dans la diagnose et sur laquelle il n'y a pas lieu de revenir ; le matériel récemment récolté n'apporte

pas de données nouvelles.

On relèvera cependant la morphologie très particulière des incisives qui sont bilobées (Figure 7D), comme Franzen l'avait déjà signalé ; il est vrai qu'il s'agit en l'occurrence de dents *in statu nascendi* qui venaient de faire leur éruption, mais le dédoublement du bord libre s'accompagne d'un sillon labial et lingual sur une grande partie de la hauteur de la couronne, qui devait subsister même sur des dents relativement abrasées ; il me semble qu'on ne retrouve jamais cette structure chez les autres *Palaeotherium* dont on connaît les incisives.

J'insisterai encore sur un point particulier qui reste mal documenté.

On ne dispose chez *Pala. castrense robiacense* que de peu de données concernant la première dent jugale dont l'interprétation reste en discussion. Pour ce qui est de la denture supérieure, le fragment de maxillaire RbS-545 (Figure 8A) présente en avant de P2/ (déjà assez usée) une petite dent au même stade d'usure

Palaeotherium castrense robiacense

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	13	11	11	11	12	12	10	11	11	10	9	9
moyenne	18,7	24,7	26,8	24,1	21,6	28,8	31,4	28,2	24,4	32,7	35,6	32,0
limites de variation	17,0-21,1	22,6-27,2	24,7-28,7	20,4-26,8	20,1-23,0	25,0-32,5	29,0-34,9	25,6-31,4	21,8-25,8	30,5-34,9	32,9-38,0	30,3-34,7
écart-type	1,241	1,425	1,243	1,819	0,930	2,200	2,091	1,908	1,187	1,563	1,969	1,684
coeff. de variation	6,6	5,8	4,6	7,5	4,3	7,6	6,7	6,8	4,9	4,8	5,5	5,3

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	11	10	11	12	15	12	12	13	21	19	18	19
moyenne	30,3	32,7	39,2	34,5	34,1	35,2	42,1	35,9	38,1	33,9	42,3	35,0
limites de variation	29,0-32,6	30,3-36,0	35,6-42,5	31,6-38,1	31,4-37,0	32,9-38,2	39,6-45,7	33,6-38,2	36,1-40,3	30,6-38,1	38,7-45,5	30,6-38,2
écart-type	1,261	1,778	2,103	1,920	1,683	1,602	1,670	1,554	1,063	2,078	1,798	2,295
coeff. de variation	4,2	5,4	5,4	5,6	4,9	4,6	4,0	4,3	2,8	6,1	4,2	6,6

SUP	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
N	2	5	2	3	4	3
moyenne	14,5	155,7	9,3	61,3	98,3	63,2
limites de variation	9,0-20,0	152,8-161,5	5,8-12,8	59,5-62,5	96,3-102,7	61,3-64,2
écart-type		3,535		1,570	2,947	1,654
coeff. de variation		2,3		2,6	3,0	2,6

Palaeotherium castrense robiacense

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
N	10	10	8	15	14	15	11	12	11
moyenne	17,4	11,3	11,8	21,9	14,8	15,9	24,5	17,2	17,7
limites de variation	16,0-18,3	8,8-12,6	9,6-13,0	19,9-24,3	13,4-16,0	14,5-17,3	22,5-27,1	15,6-18,2	15,8-19,1
écart-type	0,738	1,150	1,272	1,162	0,797	0,970	1,537	0,926	1,044
coeff. de variation	4,2	10,2	10,8	5,3	5,4	6,1	6,3	5,4	5,9

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	19	15	14	25	24	25	27	24	26	26
moyenne	28,2	17,9	18,3	31,4	19,8	19,1	44,6	19,4	16,6	12,9
limites de variation	23,3-30,5	15,0-20,0	15,6-20,2	29,4-35,5	17,7-21,8	17,1-21,6	41,1-47,4	17,0-21,4	14,4-18,1	10,8-15,2
écart-type	1,7855	1,2357	1,3049	1,5485	0,9518	1,0985	1,6106	0,9429	1,0179	1,0491
coeff. de variation	6,3	6,9	7,1	4,9	4,8	5,7	3,6	4,9	6,1	8,1

INF	LDPC	L6M	%DPC	L3P	L3M	PMI
N	3	3	3	4	5	3
moyenne	20,0	163,4	12,2	61,1	104,9	57,1
limites de variation	19,0-21,0	159,0-166,0	11,9-12,7	58,0-64,9	101,0-106,7	56,8-57,4
écart-type	1,000	3,808	0,367	2,851	2,359	0,319
coeff. de variation	5,0	2,3	3,0	4,7	2,2	0,6

Tableau 4. Mesures des dents jugales et de quelques séries dentaires chez *Palaeotherium castrense robiacense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

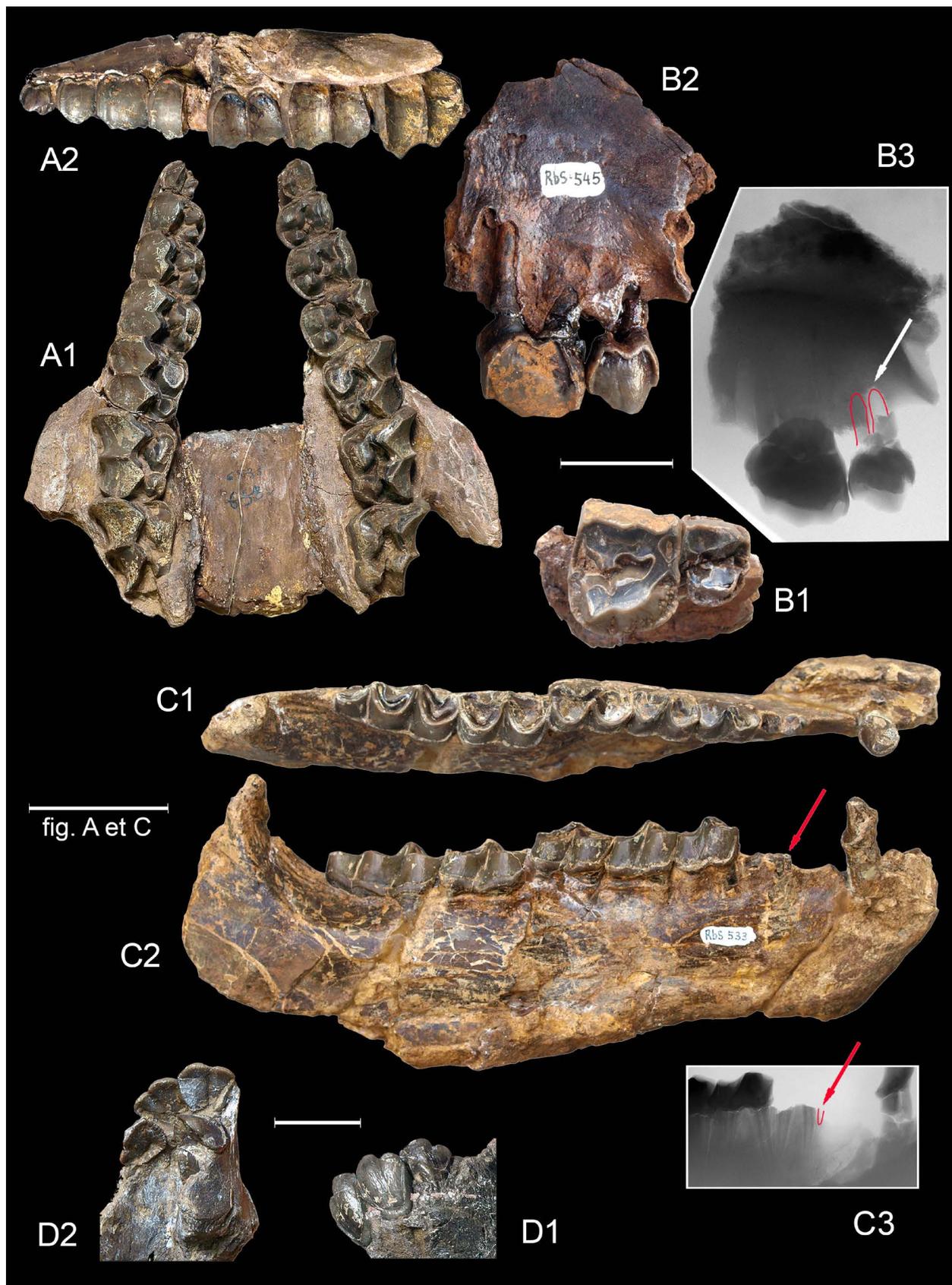


Figure 7. *Palaeotherium castrense robiacense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : FSL 6535 (holotype), maxillaire avec les deux séries de dents jugales ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale gauche. **B** : RbS-545, fragment de maxillaire droit avec l'alvéole de C/, P1/-P2/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale ; 3, radiographie. **C** : RbS-533, mandibule avec les alvéoles des incisives, la canine, les racines de P/1-P/2 et P/3-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale ; 3, radiographie. **D** : FSL 4766, partie antérieure de mandibule avec les incisives, I/1-I/2 , /C↑ droites et gauches, les racines ou alvéoles de DP/1-DP/3 et les germes des prémolaires gauches (Franzen, 1968, pl. 6 et 7) ; 1, vue labiale gauche des incisives ; 2, vue linguale du bloc incisivo-canine. Voir la figure 8 pour l'interprétation des premières dents jugales (flèches). Échelles 2 cm.

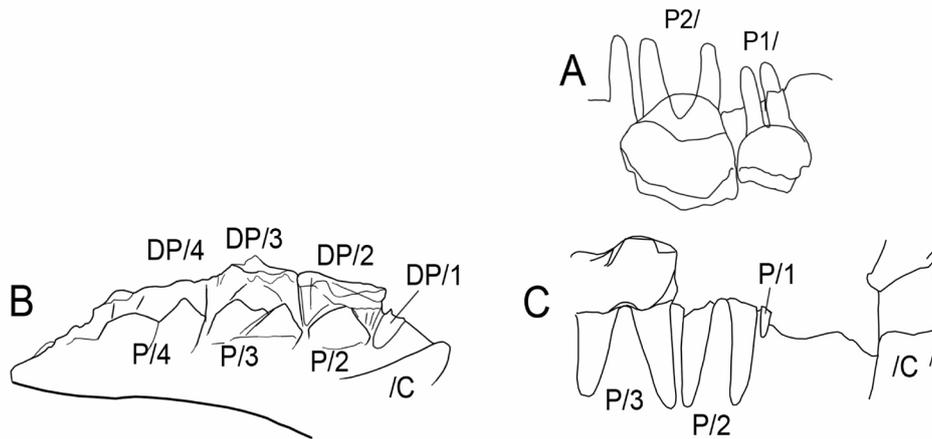


Figure 8. Interprétation des radiographies de P1 et DP1 chez *Palaeotherium castrense robiacense* (voir texte et Figure 7) (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbS-545, fragment de maxillaire avec P1/P2/. **B** : FSL 4766, fragment de mandibule gauche (pars) avec /C, DP/1-DP/4 et les germes de P/2-P/4 (repris d'après Franzen, 1968, pl. 6a [redressé], avec l'autorisation de l'auteur) . **C** : RbS-533, mandibule (pars), /C, P/1-P/3.

qui possède deux racines resserrées. S'il s'agissait d'une DP1/ depuis longtemps sur l'arcade, elle devrait être nettement plus abrasée que la P2/ ; c'est donc probablement une P1/. On n'a toutefois pas d'argument ici pour dire si elle avait été précédée par une DP1/.

Franzen (1968) a décrit par ailleurs une mandibule (FSL 4766) dont il a donné une radiographie, qui présente l'intérêt de révéler la présence des germes de P2/-P4/ sous les molaires de lait correspondantes dont il ne subsiste guère que les racines. En avant de DP/2-P/2 on observe la présence d'une longue et large alvéole (Figure 8B) que Franzen interprète comme la trace d'une DP/1 probablement monoradiculée. D'autre part, la mandibule RbS-533 appartenant à individu âgé (M/3 déjà fortement abrasée) possède en avant des racines de P/2, et accolée à celles-ci, une très petite racine que la radiographie révèle comme étant fine et longue (Figure 8C). Dans la mesure où il n'est pas habituel d'observer chez un paléotheriidé une telle différence de forme des racines d'une même dent entre deux individus, la confrontation entre ces deux spécimens permet d'émettre l'hypothèse que la grande alvéole chez le juvénile aurait appartenu à la DP/1 tandis que la très petite racine chez l'individu âgé serait le reste d'une P/1.

Ces observations s'inscrivent dans la question toujours discutée de savoir si les *Palaeotherium* avaient eu une série complète de dents jugales, c'est-à-dire si ils avaient possédé à la fois des DP1 et des P1. Stehlin (1905 : 582) suggérait la possibilité que les périssoactyles primitifs aient possédé les deux séries de premières dents jugales. Franzen (1968) estimait cependant que chez *Palaeotherium* la première dent jugale était probablement une DP1 persistante. J'ai montré au contraire (Remy 1985 : 184) que l'on pouvait supposer l'existence des deux dentitions chez ce genre, comme c'est le cas chez *Plagiolophus* (Remy, 2004 : 123, pl. 10, fig. 4) ; et j'ai donc émis l'hypothèse qu'il aurait pu y avoir chez *Palaeotherium* des DP1 fugaces puis des P1 précoces et persistantes. Les observations faites ici apportent quelques éléments supplémentaires à cette discussion.

Morphologie crânienne

L'avant-crâne FSL 6536 a été décrit et figuré précédemment (Franzen, 1968 : 43 ; Remy, 1992 : 122, fig. 3, pl. 1, fig. 1). Ce spécimen se caractérise par une allure robuste et un museau relativement large à l'avant. Le diastème post-canin est

inexistant, P1/ étant au contact à la fois de la C/ et de la P2/ ; la dentition est donc en série continue sur ce spécimen et le DPC conventionnel (distance C/-P2/) est limité à la longueur de la P1/, soit 5,8 % de LRDJ ; toutefois le maxillaire RbS-545 présente un petit diastème, de 9 mm (au niveau osseux) entre C/ et P1/, ce qui correspond à un DPC de 20 mm environ, soit 12,8% de la longueur supposée de la rangée P2/-M3/ (en prenant comme base de calcul la moyenne des rangées dentaires connues).

L'ouverture nasale est assez profondément échancrée, jusqu'à l'aplomb de P4/ avec un prémaxillaire terminé extérieurement en pointe fine, ne laissant que peu de place au maxillaire sur le rebord de cette échancrure ; le nasal est étroit et ne devait pas être très long, il n'atteignait peut-être pas le niveau du collet distal de la canine. Le corps du maxillaire est haut et l'ouverture antérieure du FIO se situe au-dessus de P4/. L'orbite semble avoir été assez petite comme chez tous les *Palaeotherium* et son bord antérieur aligné sur la limite M1/-M2/. L'arcade zygomatique est rétrécie à sa racine antérieure ; elle s'incurve ventralement sous l'orbite en s'élargissant fortement. On retrouve ces mêmes caractéristiques de la paroi latérale de la face sur le maxillaire RbS-531. En vue dorsale, la région frontale de 6536 est large et le rétrécissement maximal de la boîte crânienne est rejeté très en arrière des orbites. L'arrière crâne est inconnu.

Mandibule La morphologie de la mandibule n'est qu'imparfaitement documentée. La branche horizontale est relativement haute et peu croissante vers l'arrière (RbS-533 : 58 mm sous P/2, 64 mm sous M/3), le DPC mesure de 19 à 21 mm, ce qui correspond respectivement de 11,9 à 12,7% de LRDJ ; la symphyse mandibulaire est courte et atteint à peine P/1 ; sur FSL 4700 on observe deux foramens mentonniers sous la P/2 ; l'apophyse angulaire semble avoir été assez ample et la branche verticale large ; on ne connaît pas la région articulaire. On a tenté une reconstitution de la tête osseuse à partir de ces documents en complétant de façon hypothétique l'arrière-crâne (Figure 9).

Commentaires. Ce grand *Palaeotherium* est un des taxons les mieux documentés dans la macrofaune de Robiac, ayant fourni à la fois du matériel dentaire et ostéologique. L'espèce est relativement spectaculaire, c'est la deuxième en taille pour la

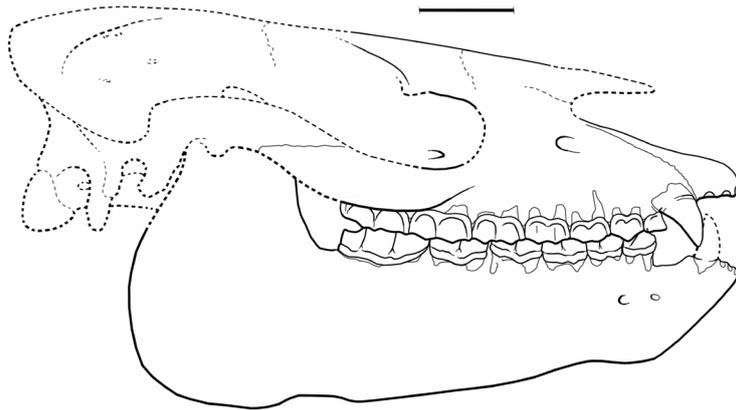


Figure 9. Reconstitution en partie hypothétique de la silhouette d'une tête osseuse de *Palaeotherium castrense robiacense* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). Réalisée à partir du crâne FSL 6536 et de la mandibule FSL 4700. La partie arrière du crâne est inspirée d'un crâne peu élevé et pourvu d'une arcade zygomatique rétrécie à l'avant (*Pala. crassum crassum* [Remy, 1992, fig. 12]). Échelle 5 cm.

faune de Robiac ; elle y est relativement abondante, quoiqu'infiniment plus rare que le *Lophiodon*, et de nombreux spécimens sont dispersés dans de multiples collections. A s'en tenir au matériel conservé à Montpellier et à Lyon (FSL) on arrive à un total de près de 150 spécimens correspondant à 25 individus au moins (et certainement beaucoup plus).

La très faible molarisation des prémolaires avait d'abord fait décrire la forme de Robiac sous le nom de *Paloplotherium* (= *Plagiolophus*) *magnum* (Depéret & Carrière, 1901). Roman (1903) l'avait ensuite attribuée à l'espèce *castrense*. C'est Stehlin (1904a, 1904b) qui, le premier, l'a rapportée au genre *Palaeotherium*, à cause de la morphologie des molaires, et notamment de l'ectolophe des supérieures, de l'orientation des lophes transverses, du faible développement des conules. Le processus de molarisation des prémolaires amorcé chez la forme de Robiac se différencie en outre de celui des *Plagiolophus* (Butler 1952b), la morphologie du crâne et des autopodes sont bien différentes de ce genre, de même que la structure histologique de l'émail (Remy, 1976 : 125, pl. 7 et 8).

On a pu supposer que *Palaeotherium castrense robiacense*, sous-espèce hétérochrone tardive de *castrense*, avec ses prémolaires un peu plus molarisées que la sous-espèce nominale constituait la forme de passage vers les grands *Pala. magnum* de l'Éocène supérieur, bien que Franzen (1968 : 47) ait émis quelques doutes à ce sujet en montrant l'important saut morphologique qu'une telle hypothèse impliquerait.

Il faut donc rappeler ici les arguments que j'ai développés en faveur de l'indépendance des lignées *castrense* et *magnum* (Remy, 1992 : 130). En dehors de l'hypsodontie plus forte des spécimens de Robiac (Remy, 1985 : 184), on observe des caractères crâniens qui réfutent toute parenté directe entre les deux lignées.

Certaines transformations pourraient certes être considérées comme de nature anagénétique (allongement du DPC, approfondissement de l'échancrure nasale, accès du maxillaire sur son rebord, légère réduction possible de la taille de l'orbite) mais plusieurs ne cadrent pas avec cette éventualité.

C'est le cas pour la plus grande hauteur de l'os alvéolaire chez *Pala. castrense* (corollaire de l'hypsodontie?), l'amincissement brusque du zygoma sous l'orbite considéré comme dérivé chez les *Palaeotherium* et qui constitue en outre une particularité du groupe B de Franzen (1968), qui n'existe pas chez

Pala. magnum (groupe A), la largeur du zygoma plus grande que chez *Pala. magnum* à l'inverse de l'évolution habituelle chez les *Palaeotherium*.

L'ensemble de ces caractères conduisent donc à la conclusion que *Pala. castrense* et *Pala. magnum* appartiennent indéniablement à deux lignées totalement indépendantes.

***Palaeotherium pomeli* FRANZEN, 1968**

Synonymie.

Depéret & Carrière, 1901, p. 617 : *Paloplotherium lugdunense* n.sp. (pars ?), Roman, 1903, p. 601 : *Paloplotherium lugdunense* Depéret (pars ?), Franzen, 1968, p. 32 : *Palaeotherium pomeli* n.sp.

Spécimen-type (holotype). NMB Cst-157, mandibule d'un juvénile avec (alv. I/1-I/3-/C), P/2-M/2-†M/3 dext. et (alv. I/1-I/3), (alv. D/1 [P/1 ?]) sin.3333

Figuration. Franzen, 1968, pl. 4 fig. 5.

Gisement-type. La Badayre (environs de Castres, département du Tarn, France) (Formation du Castrais).

Matériel rapporté provenant du même gisement. NMB Cst-156, maxillaire sin. avec (P2/-)P3-/M3/.

Autres gisements. Robiac, Castrais (Alzieux, Saïx, Sicardens, Peyregoux), La Guittardie (Tarn).

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée. *Palaeotherium* de taille moyenne : longueur P/2-M/3 = 112 à 120 mm. Index prémolaires/molaires à la mandibule = ~59. Branche horizontale de la mandibule relativement basse, contour ventral régulièrement convexe en vue latérale jusqu'à la partie symphysaire, avec une échancrure angulaire très marquée. Région symphysaire non brusquement rétrécie en avant en vue dorso-ventrale : mufle pointu. Foramen mentonnier antérieur situé très en avant, encore plus en avant que le bord antérieur de l'alvéole de la première dent jugale. Diastème post-canine relativement variable (11 à 22% de $L_{P/2-M/3}$).

Prémolaires et molaires inférieures allongées et étroites, assez hypsodontes, émail relativement peu épais et non ridé ; lobes particulièrement rectilignes en vue latérale. Fort gradient d'abrasion de M/3 à M/1. Crête disto-buccale aiguë sur le

protoconide de P/2-P/3, faible sur P/4. P/2 sans entoconide. Hypoconulide de M/3 relativement allongé, seulement légèrement concave du côté lingual. Cingulum interne et externe pourvus d'un rebord aigu et peu élevés -même sur les /P antérieures-. P/1 monoradiculée*. /I inf. à deux pointes, sans cingulum externe. I/3 pas beaucoup plus petite que I/1. Crâne et autopode inconnus.

* DP/1 in Franzen, 1968. Le caractère monoradiculé de la 1ère dent jugale de la mandibule d'Alzieux (MHNT, coll. Noulet, Franzen 1968, pl.4 fig. 3) laisse supposer qu'il s'agissait d'une P/1 plutôt que d'une DP/1.

Palaeotherium pomeli de Robiac

Matériel. signalé par Franzen (1968 : 32) : FSL 5200, fragment de mandibule dext. avec DP/3-DP/4-M/1. **Nouveau matériel** : UM RbS-593, fragment de maxillaire dext. avec M1/-M2/ ; RbS-591, M2/ dext. ; RbN-5741, M3/ sin. ; RbS-551, P2/-P3/ dext. trouvées côte à côte ; RbN-5745, P3/ sin. ; RbN-5744, P4/ sin. ; RbS-587, P1/ dext ; RbN-5742 et RbS-529, DP4/ sin. et dext. FSL 5011, fragment de mandibule sin. avec M/2-M/3† ; UM RbS-590, fragment de mandibule sin. avec M/1 ; RbS-594, fragment de mandibule sin. avec (M/2)-M/3 ; RbN-5652, P/2 dext. ; RbN-5653, -5654, P/3 sin. et dext.

Description (Figure 10)

Franzen attribue la mandibule de Robiac FSL 5200 (Figure 10A) à l'espèce *Pala. pomeli* en raison de ses dimensions, de l'étroitesse relative de la M/1 pourvue de parois bien verticales et de sa relative hypsodontie (l'indice de Janis [1988] I_H est encore de 1,32, malgré une abrasion déjà marquée) (Franzen, 1968 : 34). Les mandibules FSL 5011 (Figure 10B) et RbS-590 (Figure 10.C) sont également rapportées à cette espèce pour des raisons identiques : I_H relativement élevé (1,40 et 1,38), molaires étroites ; par ailleurs, émail non ridé. Les dimensions de ce matériel sont voisines dans l'ensemble de celles de la mandibule-type (Tableau 5).

On note par ailleurs que le cingulum labial de la M/3 de Robiac (RbS-594) est un plus haut que sur Cst-157 et l'hypoconulide relativement peu recourbé. Quant aux prémolaires, la crête postéro-externe de leur protoconide est légèrement plus oblique à la base, mais leur degré de molarisation semble identique.

Au niveau des molaires de lait, Franzen note que DP/3 et DP/4 possèdent un paralophide aplati buccalement avec un dédoublement lingual du paraconide sur DP/3. Les cingulum externe et interne sont continus et aigus sur les trois dents et relativement horizontaux.

Plusieurs molaires supérieures de taille compatible peuvent, semble-t-il, être rapportées au même taxon, caractérisées dans l'ensemble par leur grande hauteur de couronne et par leur étroitesse relative. Le fragment de maxillaire RbS-593 (Figure 10H) présente un très fort gradient de hauteur entre M1/ et M2/. Cette dernière dent, déjà légèrement usée à l'ectolophe ($U = 1$), est remarquable pour son hypsodontie : l'ectolophe présente un allongement vertical de 25 mm, mais il est relativement courbe et surplombe presque les cônes internes ; par suite, le coefficient I_H est estimé à seulement 0,95. Les champs de l'ectolophe des deux dents sont concaves, ils ne présentent pratiquement pas de côtes médianes ; les styles sont bien marqués mais fins, le parastyle plus proéminent que le mésostyle, ce dernier à peine plié à proximité du collet. Ces dents sont plus longues que larges, avec un certain retrait de l'hypocône qui est moins gros que le protocône et se prolonge

distalement par une crête qui atteint le cingulum distal ; ces deux cuspidés linguales, moins hautes que les labiales, ont une paroi interne concave, plus proche de la verticale à l'apex que du côté cervical, à la manière des espèces ludiennes tardives. Les cingulum sont continus, le cingulum labial fin, le lingual relativement épais et spécialement haut sur la M2/. Les autres molaires s'accordent bien à ce spécimen tout en donnant un aperçu des variations possibles.

RbS-591 (Figure 10G) est une M2/, plus grande que celle de RbS-593 ; quoique fortement abrasée ($U = 2,5$), elle présente encore un allongement vertical de l'ectolophe de 23 mm ($I_H = \sim 0,80$) ; elle se distingue par un cingulum interne très haut mais moins épais et interrompu sur l'hypocône ; le mésostyle est fin mais net jusqu'au cingulum. La M3/ RbN-5741, (Figure 10F) très abrasée ($U = 3$), est remarquablement allongée et étroite ; son ectolophe est oblique disto-lingualement et pourvu de styles puissants ; le mésostyle est élargi et proéminent au niveau cingulaire et le métastyle fortement soulevé vers l'extérieur. Le lobe postérieur de la dent est étroit et allongé avec un hypocône réduit par rapport au protocône, et prolongé par un bord distal relevé en face du métastyle, mais extrêmement concave à l'arrière. Le cingulum interne est haut mais mal délimité sur le protocône, inexistant sur l'hypocône.

Plusieurs prémolaires supérieures peuvent aussi appartenir à *Pala. pomeli*. Les deux prémolaires cataloguées RbS-551 ont été trouvées côte à côte et appartenaient certainement au même individu. Elles sont malheureusement un peu brisées et fortement abrasées (Figure 10J). Leurs dimensions s'accordent parfaitement aux prémolaires inférieures citées plus haut ; il s'agirait donc de P2/-P3/. L'ectolophe de P2/ modérément convexe, est formé de deux cuspidés rapprochées à peine discernables au bord libre et soulignées par une faible côte labiale émoussée ; le cingulum labial net et pas très haut est prolongé par un métastyle fin et peu débordant et par un parastyle proéminent ; il n'y a pas de mésostyle. Il y a deux cuspidés internes très resserrées mais dissociées par un sillon labial et lingual ; le protocône est prolongé par un fin protolophe dirigé vers le parastyle ; l'hypocône est aussi gros que le protocône mais il apparaît nettement plus bas et présente une facette d'usure plus large et très oblique distalement ; il se prolonge labialement par un métalophe épais orienté vers le métacône. Le cingulum lingual est relativement haut, large et net avec un surplomb modéré sur la racine palatine. P3/ se différencie par une plus grande taille, les deux cuspidés labiales sont mieux séparées ; la scission entre protocône et hypocône est moins nette, un sillon ne se distinguant que côté labial et aucun indice de séparation n'apparaît côté lingual ; les cingulum ont le même développement que sur P2/ mais le métastyle est mieux marqué.

RbN-5745 (Figure 10I) est également une P3/ dont les dimensions plus faibles pourraient être liées à son abrasion très avancée ; elle se distingue de RbS-551 par la séparation encore moins marquée entre protocône et hypocône et par un cingulum lingual plus proéminent. RbN-5744, une P4/ malheureusement assez déformée et écrasée, pourrait appartenir au même individu, d'après sa morphologie et son degré d'usure identiques.

RbS-587 (Figure 10K) semble pouvoir être considérée comme P1/ (ou DP1/) de *Pala. pomeli*. C'est une petite dent triangulaire avec bord antéro-interne très oblique ; l'ectolophe est unicuspidé avec une très large facette d'usure sur le versant distal, ce qui est une marque d'activité fonctionnelle au contact de P/2 (la P/1 était-elle absente comme sur la mandibule droite de Cst-157, ou petite et non fonctionnelle ?) Du côté interne, on

note la présence d'un deutérocoène (hypocône ?) globuleux, en position assez distale et précédé par un lophe oblique en retrait du cingulum (protolophe ?) ; un cingulum presque continu entoure la dent, mais il n'est pas très épais.

La denture lactéale supérieure est représentée par deux DP4/, très usées, RbS-529 (Figure 10L) et RbN-5742, dont les dimensions sont voisines de celles de P4/ -elles sont seulement un peu plus allongées- (Tableau 5) ; ce sont des dents parfaitement molariformes, à l'ectolophe très incliné recouvertes d'un émail apparemment fin et non ridé, contrairement à *Pala. ruetimeyeri*.

Avec les réserves dues à la pauvreté de ce matériel, la masse corporelle de la forme de Robiac pourrait être estimée à environ 200 kg (Tableau 1).

Discussion

Si les dents jugales inférieures de Robiac s'intègrent sans problème à *Pala. pomeli*, la détermination des supérieures doit être discutée.

On a noté l'hypsodontie et l'étroitesse des molaires, mais

en outre leur hypocône est plus en retrait que chez *Pala. ruetimeyeri*, le bord distal de M3/ est très concave contrairement à cette espèce, le cingulum interne est fort sur protocône et tend à s'interrompre sur hypocône, l'émail est peu ou pas ridé.

Au niveau des prémolaires supérieures, la crête postérieure du protocône est très oblique disto-lingualement chez *Pala. ruetimeyeri* si bien que l'hypocône, quand il est présent, est plus lingual que le protocône ; au contraire sur les pièces de Robiac les deux cuspidés internes sont mieux alignées parallèlement à l'ectolophe. En outre sur P3/ et P4/ la proéminence du protocône relativement à l'hypocône s'accorde parfaitement à la différence de hauteur entre le trigonide et le talonide des dents antagonistes.

Finalement et bien que le matériel de Robiac soit assez fragmentaire, ces différentes caractéristiques l'éloignent de *Pala. ruetimeyeri* et permettent de l'attribuer incontestablement à *Palaeotherium pomeli*.

Franzen a attribué un peu dubitativement à l'espèce *Pala. pomeli* un maxillaire du Castrais, NMB Cst-156, dont les dimensions sont plus faibles que celles de la mandibule-type

Palaeotherium pomeli de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
FMO RbN-5744									17,4	22,1	24,1	21,0
FMO RbN-5745					14,4	19,7	19,8	19,8				
FMO RbS-551	13,8	16,5	18,4	16,6	16,6	21,2	22,7	22,4				

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
FMO RbN-5741									29,9	26,4	35,2	25,2
FMO RbS-591					26,9	25,8	29,9	28,7				
FMO RbS-593	21,6	20,4	23,8	23,9	24,4	21,1	26,2	26				

SUP	DP4/			
	L	l	D	d
RbN-5742	18,8	22,3	23,9	23,4
RbS-529	18,7	20,4	23,3	22

Palaeotherium pomeli de Robiac

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
RbN-5652	13,1	8,2	8,8						
RbN-5653				16,3	10,1	10,1			
RbN-5654				16,6	10,0	10,5			

Palaeotherium pomeli du Castrais

NMB Cst-157 (holotype)	12,8	7,5	8,1	15,6	9,4	11,0	16,5	11,5	12,4
Rapports Robiac/Castrais	102,3	109,3	108,6	105,4	106,9	93,6			

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
RbS-590	20,9	12,7	12,5							
RbS-594							33,6	13,9	12,3	9,7
FSL 5011				24,1	14,5	13,5		13,2		
FSL 5200*	22,4	12,2	12,4							

NMB Cst-157 (holotype)	19,4	12,8	12,9	22,7	12,9	12,4	34,5	12,9		
Rapports Robiac/Castrais	111,6	97,3	96,5	106,2	112,4	108,9	97,4	105,0		

INF	DP/3			DP/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2
FSL 5200	20,8	10,5	11,6	21,5		12,4

Tableau 5. Mesures dentaires de *Palaeotherium pomeli* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaison avec l'holotype NMB Cst-157 du Castrais.

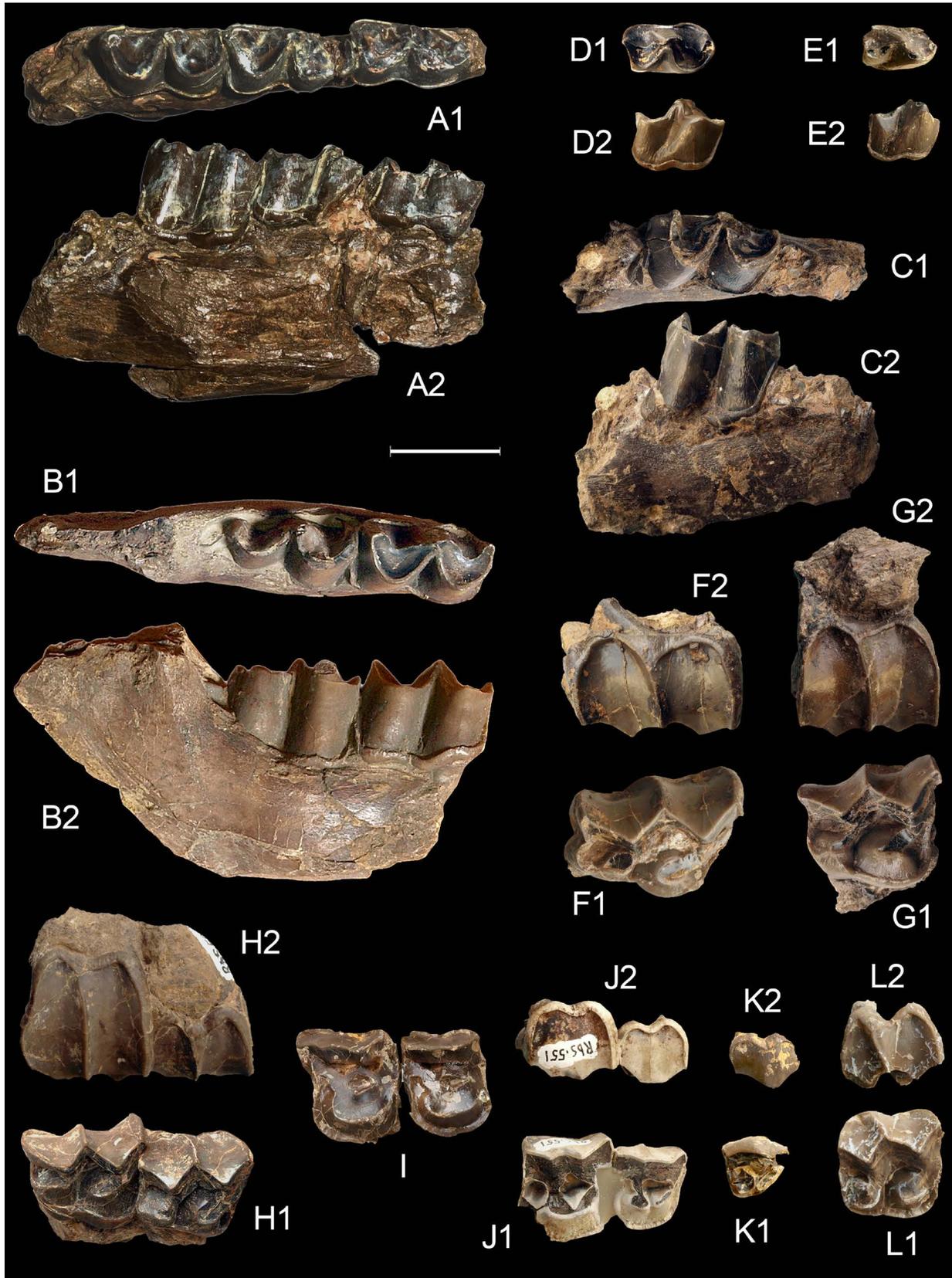


Figure 10. *Palaeotherium pomeli* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : FSL 5200, fragment de mandibule droite avec DP/3-DP/4-M/1 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : FSL 5011, fragment de mandibule gauche avec M/2-M/3[↑] (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : RbS-590, fragment de mandibule gauche avec M/1 (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : RbN-5653, P/3 gauche (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E** : RbN-5652, P/2 droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **F** : RbN-5741, M3/ gauche (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G** : RbS-591, M2/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **H** : RbS-593, fragment de maxillaire droit avec M1/-M2/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **I** : RbN-5745 -5744, P3/-P4/ gauches (inversées), vue occlusale. **J** : RbS-551, P2/-P3/ droites ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **K** : RbS-587, P1/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **L** : RbS-529, DP4/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 2 cm.

($L_{P2-M3} \sim 107$ au lieu de 121), mais cette différence est probablement liée à l'état d'abrasion très avancé de ce spécimen, qui interdit en outre d'estimer la hauteur relative des couronnes. Ces dents sont donc naturellement plus petites qu'à Robiac (de -5 à -24% en longueur) ; au contraire M1/ M2/ sont un peu plus larges et M3/ moins rétrécie à l'arrière. Mais on observe sur ces molaires comparativement à *Pala. ruetimeyeri* les mêmes caractéristiques qu'à Robiac. Au niveau des prémolaires on retrouve l'alignement parasagittal des cuspidés internes, l'obliquité du protolophe, l'orientation transverse du métalophe ; Franzen (1968) fait certes remarquer qu'on ne voit pas de subdivision entre protocône et hypocône, mais on a entrevu à Robiac les variations possibles de ce caractère. En conclusion l'attribution de ce spécimen Cst-156 à l'espèce *Palaetherium pomeli* me semble confirmée par ces nouvelles observations.

Palaetherium ruetimeyeri STEHLIN, 1904b

Spécimen-type. NMB Ec-552, fragment de maxillaire dext. avec P4/-M3/.

Figuration. Franzen, 1968, pl. 4 fig. 2.

Gisement-type. Egerkingen α (Suisse), MP 14, Bartonien inférieur.

Autres gisements. Chamblon, Lissieu.

Répartition biochronologique. Niveaux MP 14 à MP16, Bartonien inférieur à Bartonien supérieur (Eocène moyen).

Diagnose amendée (d'après Franzen, 1968). *Palaetherium* de taille moyenne : longueur de M1/-M3/ : 62 à 67 mm. Denture de structure relativement primitive. Prémolaires supérieures fortement étagées en taille vers l'avant, allongées transversalement en forme de U. Ectolophe convexe ou vaguement ondulé en W sur P4/. Para-et métacône séparés sur P2/ (par ex. Ec 575) ou encore réunis dans un tubercule externe simple (par ex. Ec 557). Mésostyle absent ou ébauché seulement à la pointe de P3/-P4/. Crête postérieure du protocône dirigée disto-lingualement ; hypocône absent ou peu séparé du protocône, et en position plus linguale. Protoconule généralement peu différencié. Cingulum externe et interne forts et continus. Cingulum interne cannelé transversalement. Surplomb lingual de la base de la couronne augmentant vers l'avant, mais pas très fort.

M. sup. relativement isométriques, plus ou moins trapézoïdales. Muraille interne habituellement plus courte que la muraille externe. M3/ relativement courte, avec ou sans hypostyle. Lobes de l'ectolophe concaves. Mésostyle pas très puissant, mais fortement plié. Cingulum externe aigu. Cingulum interne interrompu au protocône ou tout à fait absent. Paroi interne ridée verticalement - comme aussi sur les P. sup.

Dents jugales mandibulaires courtes et larges, relativement brachyodontes par comparaison avec *Palaetherium pomeli*. Crête postéro-externe aiguë sur le protoconide de P2/-P3. Crête de l'hypoconulide de M3/ allongée et peu recourbée. Entoconide sur P2/-P3 ainsi que parastylide de P2/ très faibles ou absents. Talonide de P2/ faiblement courbé buccalement. Cingulum externes à rebord aigu. Cingulum interne de M3/ parfois limité à l'avant de la dent ou seulement développé comme une rangée de verrucosités. Cingulum, et surtout le cingulum externe, de plus en plus hauts vers l'avant de la rangée prémolaire. Lobes des /M rétrécis verticalement du côté buccal puis légèrement retroussés vers l'extérieur sur les dents non abrasées.

DP/1 (P/1 ?) à deux racines. DP2/ possédant un ectolophe encore indivis, ou seulement vaguement dédoublé (Stehlin, 1905 : 573,

note 1). Tubercule interne de DP2/ à deux pointes à peine séparées. Protocône et hypocône différenciés sur DP3/. Crâne et autopode encore inconnus.

Palaetherium aff. *ruetimeyeri* de Robiac

Matériel. Signalé par Franzen (1968 : 31) : FSL 5202, fragment mandibulaire sin. avec (M2)-M3/ ; 5204, P/4 sin. **Nouveau matériel** : UM RbN-5748, P2/-(P3/)-(P4/) sin. trouvées côte à côte ; RbS-583, -640, P3/ dext.

Synonymie.

Depéret & Carrière, 1901, p. 617 : *Paloplotherium lugdunense* n.sp. (pars ?), Roman, 1903, p. 601 : *Paloplotherium lugdunense* Depéret (pars ?), Franzen, 1968, p. 31 : *Palaetherium ruetimeyeri* aff. *ruetimeyeri* STEHLIN, 1904b.

Description (Figures 11A à 11D)

La présence à Robiac d'une forme apparentée à cette espèce d'Egerkingen est envisagée par Franzen (1968) sur la base des deux spécimens d'anciennes collections, mentionnés ci-dessus (FSL 5202 et 5204 [Figures 11C et 11D]). Comme chez *Pala. ruetimeyeri*, ces dents sont relativement larges, leurs couronnes pas très hautes, les lobes concaves verticalement du côté buccal. Nettement plus petites que les dents de *Pala. castrense robiacense* (- 18 à - 29%, sauf pour la longueur de P2/, seulement moindre de 10%), elles présentent cependant aussi une notable différence de taille par rapport aux spécimens d'Egerkingen (Tableau 6), ce qui amène Franzen à les déterminer comme *Pala. ruetimeyeri* aff. *ruetimeyeri*.

Je pense pouvoir rapporter au même taxon trois autres spécimens de dimensions compatibles.

Il s'agit d'abord de deux P3/. RbS-583 est une dent rectangulaire sans retrait du bord antérieur ; peu abrasée ($U = 0,5$) elle est relativement haute (IH 0,83) ; elle possède un ectolophe bombé avec paracône et métacône très rapprochés ; malgré une usure plus marquée on peut observer cependant que la séparation entre les deux cuspidés est plus nette sur RbS-640 (fig. 11A). Le cingulum labial est net et continu sur ces dents et se prolonge par des styles peu débordants. Hypocône et protocône sont différenciés, mais étroitement accolés sur RbS-583 et seulement individualisés par un sillon marqué surtout du côté labial, l'hypocône y est plus petit et un peu plus lingual que le protocône ; il est mieux séparé du protocône par un profond sillon et presque aussi gros que celui-ci quoiqu'un peu plus bas et plus lingual sur RbS-640. Le protolophe est court et bas ; sur RbS-640, on y distingue un étroit paraconule relié au protocône, mais n'atteignant pas l'ectolophe. Un court métalophe relie le métacône à la jonction protocône-hypocône. Le cingulum interne de RbS-640 est continu mais pas très proéminent et le surplomb lingual semble plus important que sur RbS-583.

RbN-5748 (Figure 11B) comporte trois dents séparées mais ayant appartenu probablement à un seul individu. La P2/, de grande taille, est rendue triangulaire par un bord antéro-interne très oblique et fortement en retrait. L'ectolophe est bombé et présentait probablement (dent usée) deux cônes externes très rapprochés ; comme sur les dents précédentes, le cingulum labial fin et net aboutit à des styles peu proéminents. Malgré un certain écrasement, il semble que le protocône ait été allongé et oblique disto-lingualement sans individualisation d'un hypocône ; le protolophe étroit et fin est parallèle au bord antérieur de la dent ; un petit métaconule forme un

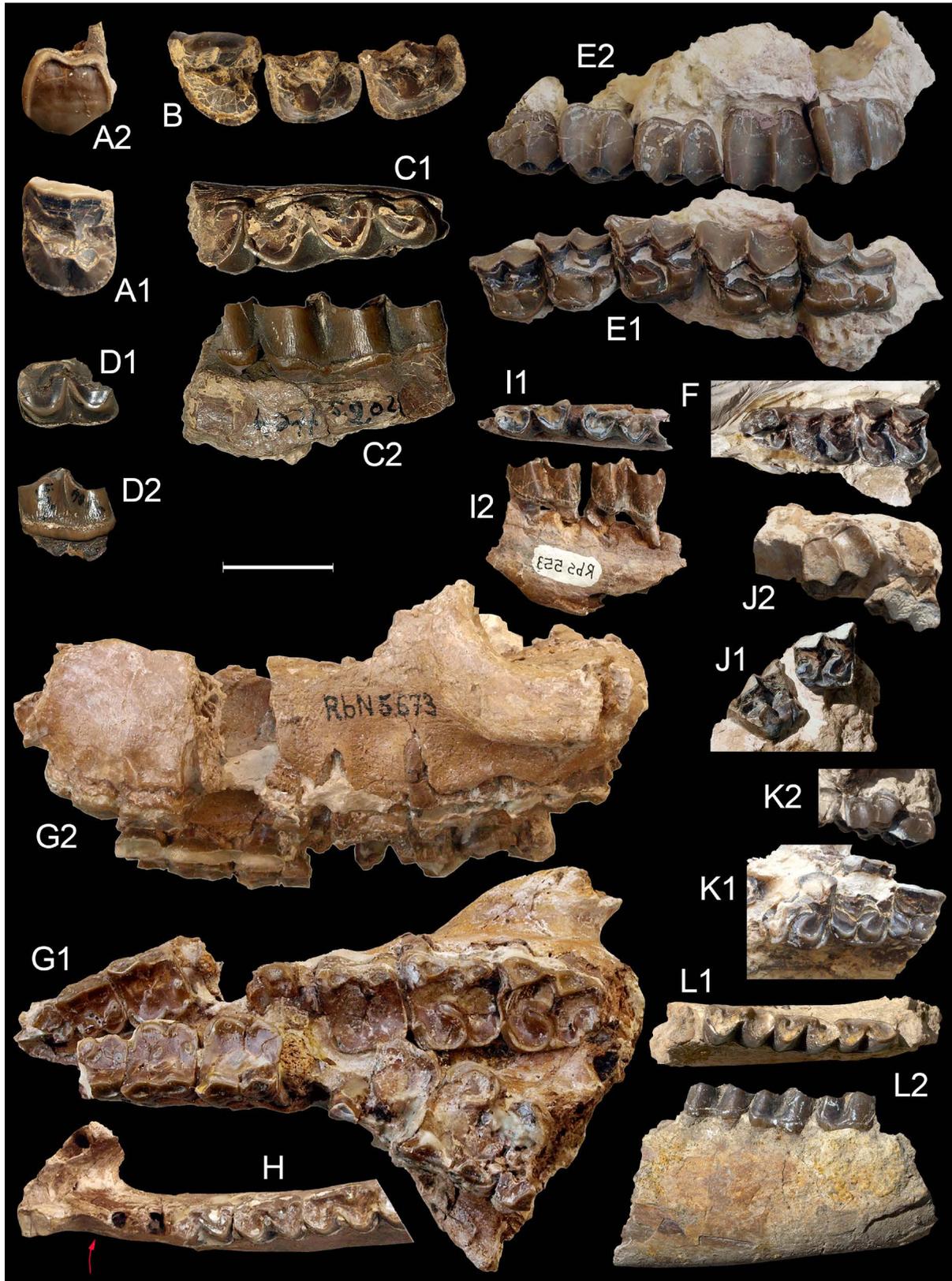


Figure 11. Autres *Palaeotherium* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A à D** : *Palaeotherium* aff. *ruetimeyeri*. **A** : RbS-640, P3/ droite (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : RbN-5748, P2/-(P3/)-(P4/) gauches trouvées côte à côte, vue occlusale. **C** : FSL 5202, fragment mandibulaire gauche avec (M2/)-M3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : FSL 5204, P4 gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E à I** : *Palaeotherium siderolithicum*. **E** : RbN-5736, maxillaire droit avec P3/-M3/ (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **F** : RbN-5738, fragment de maxillaire droit avec DP1/-DP3/ (inversé), vue occlusale. **G** : RbN-5673, avant-crâne avec P1/-P3/-(P4/)-M1/-M3/ gauches et P2/-P4/-(M1/)-(M2/) droites ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale gauche. **H** : RbN-5672 (pars), mandibule avec (alv./C)-(rac. P/1 [flèche])-(alv.P/2)-P/3-M/1 droites et (alv. P/1-P/2) gauches, vue occlusale (inversée). **I** : RbS-553, fragment de mandibule droite avec DP3/-DP4/ (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **J à L** : *Palaeotherium lautricense*. **J** : RbN-5957, M1/ et M2/ droites ; 1, **K** : RbN-5956, fragment de maxillaire droit avec P2/-(P3/)-(P4/) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **L** : RbN-5656, mandibule droite avec P3/-M1/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale. Échelle 2 cm.

court métaloppe transverse. Le cingulum interne est très épais avec un fort surplomb lingual. P3/ et P4/ sont très détériorées et leur paroi labiale a disparu ; elles se distinguent surtout par des cingulums interne, antérieur et postérieur particulièrement proéminents et un surplomb lingual accentué.

Discussion

Malgré les variations de certaines structures (cingulums linguaux, différenciation plus ou moins marquée des cuspidés de l'ectoloppe et des cuspidés internes), tout ce matériel me semble pouvoir être attribué à un même taxon qui présente des caractéristiques de *Pala. ruetimeyeri*. Il semble que ces dents, à peu près de même taille que celles de *Pala. pomeli*, soient dans

l'ensemble moins hypsodontes ; les molaires inférieures sont relativement plus larges ; les prémolaires ont un hypocône plus lingual que protocône ; l'émail lingual est ridé verticalement.

Toutefois, cette forme est nettement plus grande que celle d'Egerkingen ; l'hypocône des prémolaires paraît mieux développé, le surplomb du cingulum lingual plus fort. Ces différences pourraient être de nature anagénétique, compte tenu de la différence d'âge biochronologique avec ce gisement. Mais la documentation dont on dispose est particulièrement pauvre et beaucoup trop insuffisante pour préciser la valeur diacritique de ces différences et pour définir éventuellement un nouveau taxon.

Palaeotherium ruetimeyeri d'Egerkingen

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	3	3	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4
moyenne	12,4	15,7	16,8	14,6	14,4	18,9	20,0	17,7	15,7	20,4	21,2	19,0
limites de variation	11,7-12,8	15,0-16,3	16,0-17,5	13,3-15,4	13,2-15,5	18,0-19,6	18,8-21,4	16,8-18,5	14,8-16,5	18,0-22,6	19,3-22,8	17,9-20,1
écart-type	0,586	0,666	0,755	1,136	1,153	0,808	1,305	0,854	0,714	1,981	1,467	1,044
coeff. de variation	4,7	4,2	4,5	7,8	8,0	4,3	6,5	4,8	4,6	9,7	6,9	5,5

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	2	2	2	2	2	2	2	2	4	4	4	4
moyenne	19,5	21,4	24,8	21,4	23,7	23,2	27,9	24,0	23,6	22,7	26,3	23,7
limites de variation	19,3-19,6	20,3-22,5	23,8-25,7	21,4-21,4	23,6-23,7	22,4-23,9	26,8-29,0	22,7-25,3	21,0-26,3	19,9-25,9	22,6-32,0	20,2-27,7
écart-type									2,190	2,666	4,497	3,284
coeff. de variation									9,3	11,8	17,1	13,9

Palaeotherium aff. ruetimeyeri de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
FMO RbN-5748 pars	17,0	18,1	21,6	17,0	17,5				18,0			
FMO RbS-583					18,9	22,2	23,6	21,1				
FMO RbS-640					17,0	22,2	24,5	20,9				
Rapports Robiac/Egerkingen	137	115	129	116	124	118	120	119	115			

Palaeotherium ruetimeyeri d'Egerkingen

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
N	6	6	4	8	8	8	10	10	10
moyenne	13,4	8	8,2	15,4375	9,625	10,1875	16,16	11,43	11,64
limites de variation	12,6-13,8	6,8-8,7	7,1-8,8	13,9-17,9	8,2-10,4	8,1-11,3	15,0-17,7	10,3-12,4	10,9-12,9
écart-type	0,424	0,639	0,762	1,228	0,763	1,169	0,898	0,660	0,665
coeff. de variation	3,166	7,984	9,288	7,956	7,927	11,477	5,559	5,775	5,716

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	1	1	1	1	1	1	5	5	6	6
moyenne	17,5	10,4	11,4	19,5	12,5	13,1	25,94	11,34	10,3166667	7,95
limites de variation							25,3-26,4	10,7-12,0	9,8-11,3	69,-9,6
écart-type							0,439	0,508	0,519	0,989
coeff. de variation							1,694	4,479	5,034	12,446

Palaeotherium aff. ruetimeyeri de Robiac

INF	P/4			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
FSL 5204	17,3	12,0	12,7							
FSL 5202						13,7	35,0	14,5	12,7	9,3
Rapports Robiac/Egerkingen	107,1	105,0	109,1			104,6	134,9	127,9	123,1	117,0

Tableau 6. Mesures dentaires de *Palaeotherium ruetimeyeri* d'Egerkingen et de *Pala. aff. ruetimeyeri* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

***Palaeotherium siderolithicum* (Pictet & Humbert, 1869)
Franzen, 1968**

Synonymie. voir Franzen, 1968.

Spécimen-type. MGL 636/1644, fragment de maxillaire sin. avec P2/-(P3/).

Figuration. Pictet & Humbert, 1869, pl. 22 fig. 4 ; Stehlin, 1904b, pl. 6 fig. 15 ; Franzen, 1968, pl. 2 fig. 5 ; Hooker & Weidmann, 2000, fig. 72h.

Gisement-type. Eclépens-gare (Mormont, Suisse), MP 16, Bartonien supérieur.

Autres gisements. Castrais (Lautrec, Braconnac, La Barthe), Robiac, Quercy (Lamandine, Escamps, Bach), Sommières, Fons 1, La Débruge, Montmartre, Moutier.

Répartition biochronologique. Niveaux MP 16 à MP 19, Bartonien supérieur à Priabonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen à Éocène supérieur).

Diagnose amendée. Petite espèce de *Palaeotherium* : longueur P2-/M3/ de 82 à 94 mm. Longueur basicrânienne (LBCT) de 220 à 245 mm. Dents jugales de type *medium*. Prémolaires relativement molarisées, avec un index prémolaires/molaires maxillaire de 71 à 74 ; (index mandibulaire, d'après le matériel de Robiac : 64 à 68).

P sup. rectangulaires légèrement allongées transversalement à subcarrées avec une gradation de taille vers l'avant relativement faible. Mésostyles absents ou faibles (seulement sur P4/). P2/ des formes bartoniennes avec parfois un angle antéro-interne un peu en retrait. Cingulums externes continus à rebord aigu ; cingulums internes généralement non interrompus, surplombant de plus en plus la base de la couronne vers l'avant et phylétiquement.

M sup. relativement étroites, allongées jusqu'à un peu transverses, trapézoïdales, avec des contours internes proportionnellement plus allongés que chez *Pala. eoocaenum*. Côtes de l'ectolophe faiblement et sporadiquement développées, comme sur les P sup. ; parastyle de plus en plus saillant en direction buccale de M1/ à M3/ ; mésostyle assez faible, se renforçant de M1/ à M3/ et phylétiquement ; cingulums à bords nets, le labial souvent interrompu en face du faible mésostyle sur les arrière-molaires. Protoconule pas très nettement individualisé dans le protolophe, comme sur les P sup.

Dents jugales mandibulaires avec des cingulums externe et interne continus et aigus, de plus en plus hauts vers l'avant. Crête postéro-externe du protoconide aiguë sur P/2, plus faible sur P/3-P/4 ; parastylide et paralophide élevés. Hypoconulide de M/3 toujours recourbé lingualement.

(D'après les crânes et mandibules du Quercy, du Gypse parisien et de Fons) DPC de 12 à 18% de LRDJ proportionnellement plus court que chez *Pala. medium*. Échancrure nasale peu profonde, ne dépassant pas en arrière le niveau du métacône de P3/. Prémaxillaire terminé en pointe, participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale. Maxillaire élevé et FIO assez haut placé, aligné de la limite P3-/P4/ jusqu'à l'arrière de P4/. Bord antérieur de l'orbite au niveau du bord antérieur de M2/ jusqu'à la limite M2-/M3/. Arcade zygomatique basse, relativement large, non rétrécie en avant, avec une face externe aplatie à bords nets. Pas de crête faciale. Deux canaux optiques séparés par une paroi osseuse de 20 mm. Condyle du squamosal régulièrement cylindrique modérément allongé. Apophyse post-glénoïde épaisse, cylindrique, apex bien dégagé ; présence d'un gros foramen post-glénoïdien ;

recessus sus-méatique peu profond. Ramus horizontalis de la mandibule plus élevé que chez *Pala. duvali*, surtout à l'arrière. Symphyse mandibulaire au niveau de P/2. Foramen mentonnier dédoublé.

***Palaeotherium siderolithicum* de Robiac**

Matériel. UM RbN-5673, avant-crâne écrasé avec (P2/)-P3-/P4/-(M1/)-(M2/) dext. et (P1/)-P2-/P3/-(P4/)-M1-/M3/ sin. ; RbN-5736, maxillaire dext. avec P3-/M3/ ; RbN-5690, fragment de maxillaire sin. avec (M2/)-(M3/) ; RbN-5691, maxillaire sin. avec (P3/) et les ectolophes de P4/-(M3/) ; RbN-5737, P1/ ; RbN-5489, P2/ ; RbN-5663, -5665, P3/ ; RbN-5738, fragment de maxillaire dext. avec DP1-/DP3/ ; RbN-5043, DP4/ ; RbN-5657, moitié interne de M/.

RbN-5672, mandibule avec (alv./C)-(rac. P/1)-(alv.P/2)-P/3-M/2-(M/3) droites et (alv. P/1-P/2) gauches ; RBN-366Co, mandibule dext. avec P/2-M/3 ; RbN-5496, mandibule avec alvéoles de toutes les dents antérieures et (alv. P/1-P/2)-P/3-P/4 sin. ; RbN-5655, fragment dext. avec (M/1)-M/2-(alv.M/3) ; RbN-5689, fragment dext. avec (P/4)-(M/1)-M/2 ; RbN-5699, fragment dext. avec (M/2)-(M/3) ; RbS-553, fragment dext. avec DP/3-DP/4 ; RbN-5666, -5668, -5669, M/1 ; RbN-5664, -5667, M/2 ; RbN-5670 M/3 ; RbN-5671, P/1 ; RbN-52Vi, -53Vi, -349Vi, P/2 ; RbN-5491, -51Vi, P/3 ; RbN-5510, -345Vi P/4 ; RbN-511Vi, DP/2 ; RbN-510Vi, DP/3.

Description (Figures 11E à 11I)

Cette espèce, pas encore signalée à Robiac, s'y révèle pourtant assez bien représentée. On ne donnera pas une description de la denture, tout à fait conforme à celle des spécimens de Fons 1 ou de Lamandine et de dimensions peu différentes de celles de la localité-type (Tableau 7 ; Remy, 1992, tabl.6, fig. 11). Les évaluations de masse corporelle selon Janis (1990) donnent une moyenne de 61 kg.

Le matériel de Robiac fournit quelques données qui complètent un peu ce qu'on connaissait jusqu'ici de l'ostéologie crânio-mandibulaire assez mal documentée chez cette espèce (Remy, 1992 : 131). L'avant-crâne RbN-5673 (Figure 11G) d'un adulte extrêmement âgé ($U_{M3} = 4,5$), permet de constater, malgré son écrasement latéral et sa profonde dislocation, que le DPC était court (10,5 mm, soit 12,2% de LRDJ) et l'ouverture nasale probablement creusée jusqu'à hauteur de P3/, avec une participation du maxillaire à son rebord ventral. Le FIO, haut placé (20,5 mm au-dessus du rebord alvéolaire), s'ouvre à l'aplomb de l'arrière de P4/. La tubérosité maxillaire, courte à l'arrière, est épaisse (HTMX 17,5). En conséquence, l'arcade zygomatique, qui n'est pas rétrécie à sa racine antérieure, ne cache pas les dents en vue latérale ; elle apparaît assez robuste (13 mm de large sous l'orbite) et modérément divergente du massif maxillaire. L'orbite, dont le bord antérieur est aligné sur l'arrière de M2/, est profonde ; le canal infra-orbitaire, dégagé sur toute sa longueur à la base du sinus maxillaire, est légèrement oblique en avant vers l'extérieur et long d'env. 30 mm.

La mandibule RbN-5672 (Figure 11H), d'un adulte également assez âgé, présente un fort gradient de hauteur de la branche horizontale, de 32 mm sous M/3 à 18,5 au niveau de la symphyse. Le DPC est très court, 10,5 mm (et seulement 6,5 chez un individu plus jeune, RbN-5496, soit resp. 12,3 ou 7,6% de LRDJ) ; la mandibule est étroite à ce niveau (18 mm) et la symphyse, longue de 25,5, s'étend en arrière jusqu'au niveau de P/2 (RbN-5496). Sur la crête osseuse, on constate, d'après son alvéole, que la très petite P/1 était monoradiculée (flèche). Il y a deux foramens mentonniers à mi-hauteur de l'os,

de part et d'autre de P/2 sur RbN-5672, un peu plus en arrière sur RbN-5496 (racine mésiale de P/2 et axe de P/3).

Commentaires

Ce matériel se distingue bien des autres espèces de *Palaeotherium* de petite taille. *Pala. eocaenum* (qui ne semble pas dépasser le niveau MP 14) et *Pala. lautricense* sont nettement plus petits (de 10 à 25% pour les divers paramètres) (Tableaux 8 et 9). La molarisation des prémolaires est aussi plus avancée que chez *eocaenum*, et les dents jugales supérieures plus larges que chez *Pala. lautricense*. Le diagnostic différentiel avec *Pala. duvali* se fonde sur la faiblesse habituelle des mésostyles qui manquent totalement sur les prémolaires et la moindre largeur relative des dents jugales supérieures. Chez *Pala. duvali* la P2/ est en outre proportionnellement plus petite qu'ici et les prémolaires inférieures dépourvues de crête postéro-externe sur le protoconide contrairement aux pièces de Robiac.

Le maxillaire RbN-5736 (Figure 11E) pose cependant un problème diagnostique ; il se singularise en effet par la puissance des mésostyles et des parastyles, ce qui évoquerait plutôt *Pala. duvali* ; mais cette espèce de Mähringen n'est

connue jusqu'ici qu'à partir de Hordwell et seulement dans le domaine nordique. Il s'agit donc probablement d'une variante individuelle de *Pala. siderolithicum* d'autant plus que le surplomb lingual des prémolaires y est faible, ce qui cadre bien avec cette espèce pour le niveau biochronologique (Franzen, 1968 : pl. 20).

Sur le plan ostéologique, on peut considérer certaines particularités du crâne RbN-5673 comme étant d'origine ontogénique. Le grand âge de l'individu justifie en effet la grande hauteur de l'os maxillaire (tubérosité épaisse, FIO et zygoma haut placés) et la position relativement reculée de l'échancrure nasale, du FIO et de l'orbite par rapport aux descriptions que j'ai données en 1992 (p. 132). Cette évolution ontogénique est conforme à celle que l'on constate chez d'autres espèces de *Palaeotherium* (Franzen, 1968 : 108 ; Remy, 1992 : 128, 153), chez les *Plagiolophus* (Remy, 2004 : 123, 198) et notamment chez *Plagiolophus huerzeleri* (Remy, 2000 : 491, fig. 3). Ce remodelage correspond *in fine* à une avancée de la série dentaire par rapport à ces structures faciales (Remy, 2000 : 493), qu'on retrouve d'ailleurs également chez le cheval (Barone, 1999 : 235).

***Palaeotherium siderolithicum* de Robiac**

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	2	2	2	2	5	4	4	5	3	2	2	2
moyenne	10,8	11,9	13,4	12,7	12,3	13,9	15,6	13,9	13,2	16,0	17,5	16,5
limites de variation	10,5-11,0	11,3-12,4	12,9-13,9	12,1-13,3	10,6-13,6	13,3-14,4	14,4-16,1	12,8-15,0	12,3-14,0	15,5-16,4	17,2-17,7	15,8-17,1
écart-type					1,179	0,451	0,812	0,792	0,854			
coeff. de variation					9,6	3,3	5,2	5,7	6,5			

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	3	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2
moyenne	14,7	16,3	19,2	16,8	16,1	18,3	21,5	18,2	19,7	17,7	21,2	18,9
limites de variation	13,7-16,6	16,2-16,3	18,7-19,6	16,7-16,9	14,6-18,1	18,1-18,4	21,2-21,8	18,0-18,3	19,3-20,0	17,0-18,3	19,6-22,7	18,9-18,9
écart-type	1,646				1,790							
coeff. de variation	11,2				11,1							

SUP	DP2/				DP3/				DP4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
RbN-5738	12,1	12,0	14,5	12,9	13,8	13,1	16,5	13,9				
RbN-5043									16,9	16,0	20,6	17,3

***Palaeotherium siderolithicum* de Robiac**

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
N	4	4	4	5	5	5	6	5	5
moyenne	10,0	5,7	6,3	11,8	7,5	8,2	12,7	8,5	9,1
limites de variation	9,9-10,2	5,6-5,8	6,0-6,8	11,5-12,7	7,1-8,0	7,5-9,3	11,9-13,4	8,1-9,4	8,5-10,2
écart-type	0,1500	0,0957	0,3594	0,5020	0,3847	0,6841	0,5317	0,5119	0,7497
coeff. de variation	1,5	1,7	5,7	4,2	5,1	8,3	4,2	6,0	8,3

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	6	5	5	6	5	5	3	2	2	2
moyenne	13,1	8,4	8,6	14,7	9,1	9,0	22,7	9,9	8,4	6,5
limites de variation	12,1-14,6	7,8-8,9	7,8-9,6	14,1-15,4	8,6-9,4	8,5-9,3	21,4-23,4	9,3-10,4	7,9-8,8	6,4-6,5
écart-type	0,9326	0,4438	0,7050	0,5565	0,2966	0,3033				
coeff. de variation	7,1	5,3	8,2	3,8	3,3	3,4				

Tableau 7. Mesures dentaires de *Palaeotherium siderolithicum* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

sous-genre *Franzenitherium* REMY, 1992

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense STEHLIN, 1904a

Synonymie.

MTO collection Noulet (étiquettes) : *Palaeotherium lauricense* (nomen nudum),

Stehlin, 1904a, p. 452 : *Palaeotherium lauricense* NOULET,

Remy, 1992, p. 212 : *Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense* STEHLIN, 1904a.

Spécimen-type (lectotype in Franzen, 1968). MHNT PAL.2010.0.51 (coll. Noulet), fragment de crâne avec P1/-M3/ sin. et P1/-M2/ dext. et les alvéoles des C/.

Figuration. Stehlin, 1904a, pl.11 fig. 9 (pars) ; Franzen, 1968, pl. 3 fig. 3 (pars).

Gisement-type. Montespieu (environs de Lautrec, département du Tarn, France) (Formation du Castrais).

Autres gisements. Castrais (Lautrec, La Maurianne, La Millette), Mormont (?Eclépins et indifférencié), Robiac.

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée. Longueur basicrânienne (LBCT) de 156 mm ; c'est la plus petite espèce de *Palaeotherium* et le plus petit des Palaeotheriinae. $L_{P2/-M3/}$: 66 à 68 mm ; $L_{M1/-M3/}$: 38 à 40 mm.

Denture jugale de type *Pala. siderolithicum* / *Pala. medium*. Prémolaires supérieures et inférieures plus ou moins molarisées ; index prémolaires/molaires maxillaire de 71 à 76.

Étagement de taille des prémolaires supérieures plus ou moins marqué. P3/-P4/ subcarrées, P2/ un peu plus allongée transversalement. Ectolophe de P2/ convexe, celui de P3/-P4/ légèrement ondulé en W. Développement variable d'un faible pli au bord libre de l'ectolophe («pseudomésostyle») surtout sur P4/. Tubercules internes généralement bien séparés, mais pouvant être de plus en plus fusionnés de P4/ à P2/. Orientation du métaconule de P2/ vers le protocône, plus variable sur P3/-P4/. Cingulum externe et interne continus.

M1/-M2/ trapézoïdales et isométriques, M3/ allongée et remarquablement large à l'arrière ; paroi interne des molaires supérieures proportionnellement plus allongée que chez *Pala. eoceanum*. Présence inconstante de faibles côtes sur l'ectolophe ; mésostyles faibles reliés sur M2/-M3/ par l'arrière au net cingulum externe. Protocône particulièrement arrondi.

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
RbN-5659	9,5											
RbN-5660					9,5							
RbN-5661									10,6			
RbN-5956	9,2	9,8	11,6	10,9	10,6							

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense du Castrais

N	5	5	5	5	3	3	3	3	4	4	4	4
moyenne	8,7	9,6	11,0	9,5	9,6	11,2	12,8	11,4	10,5	12,6	14,1	12,6
limites de variation	8,2-9,1	9,3-10,7	10,2-11,4	8,5-10,6	9,4-9,9	10,9-11,4	12,8-12,9	11,2-11,6	10,3-10,8	11,8-13,0	13,8-14,8	12,3-12,9
écart-type	0,327	0,607	0,472	0,804	0,265	0,289	0,058	0,200	0,238	0,526	0,472	0,265
coeff. de variation	3,8	6,3	4,3	8,4	2,8	2,6	0,4	1,8	2,3	4,2	3,3	2,1
rappports Robiac/Castrais	107,2	101,7	105,8	114,5	104,7				101,4			

comparaison avec <i>P. siderolithicum</i> de Robiac												
degrés de liberté	2	1	1	1	5					2		
t (<i>lauricense/ siderolithicum</i>)	-5,600	-2,152	-2,078	-1,732	-2,550					-2,635		
signification	-95	NS	NS	NS	-90					NS		
rappports <i>lauricense/ siderolithicum</i>	87,0	82,7	86,6	85,8	81,7					80,3		

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense de Robiac

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
sans n°										15,7	19,8	
RbN-5957	12,2	12,1	14,8	12,7	14,7	15,2	17,2	14,3				

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense du Castrais

N	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
moyenne	12,4	13,225	15,325	13,625	13,6	14,5	17	14,3	15,575	14,7	17,75	14,85
limites de variation	11,1-13,8	12,2-14,0	13,8-16,3	13,2-14,1	12,1-15,6	13,4-15,5	16,0-18,3	13,5-15,4	14,7-16,6	13,6-16,0	17,3-18,6	14,1-16,1
écart-type	1,111	0,918	1,144	0,443	1,458	0,860	0,956	0,804	1,018	1,017	0,592	0,866
coeff. de variation	9,0	6,9	7,5	3,2	10,7	5,9	5,6	5,6	6,5	6,9	3,3	5,8
rappports Robiac/Castrais	98,4	91,5	96,6	93,2	108,1	104,8	101,2	100,0		106,8	111,5	

comparaison avec <i>P. siderolithicum</i> de Robiac												
degrés de liberté	2	1	1	1	2	1	1	1		1	1	
t (<i>lauricense/ siderolithicum</i>)	-1,315	-47,920	-5,581	-23,671	-0,694	-11,739	-8,275	-14,819		-1,732	-0,503	
signification	NS	-98	NS	-95	NS	-90	-90	-95		NS	NS	
rappports <i>lauricense/ siderolithicum</i>	83,0	74,5	77,3	75,6	91,1	83,3	80,0	78,8		89,0	93,6	

Tableau 8. Mesures des dents jugales supérieures de *Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaison avec le matériel du Castrais et avec *Pala. siderolithicum* de Robiac.

Crête postéro-externe sur le protoconide de P/3. P/2 et P/1 inconnues.

Largeur et hauteur du crâne dans la moyenne des autres *Palaeotherium* ; museau pointu. Diastème post-canine maxillaire court (11 à 15 % de L_{P2-M3}). Incisure nasale relativement courte, échancrée jusqu'au bord antérieur ou au mésostyle de P4/. Prémaxillaire terminé en pointe au niveau de P2/ ; participation du maxillaire à l'encadrement de l'ouverture nasale sur 10 mm. Os nasaux étroits à bords parallèles, ne dépassant pas en avant le niveau de P1/. Foramen infra-orbitaire aligné sur le mésostyle de P4/. Orbite relativement petite comme chez les autres *Palaeotherium* et assez basse ; son bord antérieur au niveau du paracône ou du métacône de M2/ ; une suture maxillo-frontale sépare le nasal du lacrymal. Arcade zygomatique de largeur modérée, peu coudée latéralement, aplatie buccalement, à bords nets, cachant un peu les molaires en vue latérale à cause de la faible hauteur de la face, non rétrécie brusquement à sa racine antérieure ; absence de crête faciale. Confluence plus ou moins complète des deux petits forams optiques homologues ; un seul canal optique. Rétrécissement antérieur de la boîte crânienne juste derrière les apophyses post-orbitaires, en avant de la suture fronto-pariétale, comme chez *Pala. duvali*, mais contrairement à tous les autres *Palaeotherium*. Apophyse post-glénoïde épaisse avec apex bien dégagé ; gros foramen post-glénoïde ; recessus supraméatique peu profond.

Étroite pars mastoïde et foramen mastoïdien visibles.

Mandibule : gradient de hauteur important de la branche horizontale ; région articulaire inconnue.

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense de Robiac

Matériel. UM RbN-5956, fragment de maxillaire dext. avec P2/-(P3/)-(P4/); RbN-5957, fragment de maxillaire dext. disjoint avec M1/ et M2/ séparées (probablement même individu que RbN-5956) ; plusieurs fragments de dents jugales supérieures, dont RbN-5659, moitié interne de P2/, -5660, moitié interne de P3/ ; -5661, ectolophe de P4/, -5662 moitié interne de M/ ; RbN-5656, mandibule dext. avec P3-/M1/ ; RbN-5525, (M/3) ; RbN-512Vi, M/2 La coll. Carencio renferme en outre une très petite M3/ (l = 15,7).

Description (Figures 11J à 11L)

Le matériel rapporté à cette espèce se caractérise d'abord par ses petites dimensions. Les dents jugales sont nettement plus petites que celles de *siderolithicum* et les différences d'environ -15% en moyenne semblent significatives pour divers paramètres en dépit du très petit échantillon. Au contraire les spécimens de Robiac se différencient peu de ceux du Castrais et sont tout à fait compatibles avec l'appartenance à la même espèce (Tableaux 8 et 9). Les équations de Janis (1990) indi-

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense de Robiac

INF	P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2
RbN-5525						
RbN-5656	11,2	6,3	6,6	11,3	6,9	6,9
RbN-0512Vi						

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense du Castrais

N	3	5	4	3	7	7
moyenne	10,0	6,2	6,5	10,0	7,1	7,2
limites de variation	9,6-10,7	5,7-6,7	6,3-6,8	9,6-10,5	6,3-7,9	6,4-8,1
écart-type	0,000	0,395	0,206	0,456	0,541	0,581
coeff. de variation	6,4	6,3	3,1	4,5	7,7	8,1
rappports Robiac/Castrais	112,4	101,3	101,1	112,7	97,7	95,7

comparaison avec *P. siderolithicum* de Robiac

degrés de liberté	4	4	4	5	4	4
t (<i>lauricense/ siderolithicum</i>)	-1,127	-2,942	-2,188	-2,380	-2,889	-2,655
signification	NS	-95	-90	-90	-95	-90
rappports lauricense/ siderolithicum	94,8	83,6	80,1	89,2	81,0	76,0

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense de Robiac

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
RbN-5525							18,4	7,8	6,8	5,4
RbN-5656	12,4	7,4	7,7							
RbN-0512Vi				13,4	6,7	6,7				

Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense du Castrais

N	3	6	7	3	8	8	12	11	6	10
moyenne	10,8	7,2	7,5	12,3	8,1	7,9	18,1	7,7	6,4	5,3
limites de variation	9,9-12,5	6,8-7,7	6,7-8,3	12,0-12,5	7,8-8,4	7,5-8,4	17,4-19,0	7,3-8,1	6,1-6,8	4,9-5,6
écart-type	1,481	0,350	0,563	0,298	0,232	0,282	0,553	0,262	0,248	0,227
coeff. de variation	13,7	4,8	7,5	2,4	2,9	3,6	3,1	3,4	3,9	4,3
rappports Robiac/Castrais	114,9	102,1	102,4	108,6	82,4	85,1	101,4	100,8	106,0	102,7

comparaison avec *P. siderolithicum* de Robiac

degrés de liberté	5	4	4	5	4	4	2	1	1	1
t (<i>lauricense/ siderolithicum</i>)	-0,711	-2,016	-1,139	-2,191	-7,262	-6,862	-3,250	-2,152	-1,989	-12,124
signification	NS	NS	NS	-90	-99	-99	-90	NS	NS	-90
rappports lauricense/ siderolithicum	94,5	88,3	89,7	91,1	74,0	74,6	80,9	79,2	81,4	83,7

Tableau 9. Mesures des dents jugales inférieures de *Palaeotherium (Franzenitherium) lauricense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaison avec le matériel du Castrais et avec *Pala. siderolithicum* de Robiac.

queraient une masse corporelle moyenne de 36 kg, avec les données accessibles à Robiac comme avec le matériel du Castrais (Tableau 1).

Sur le plan morphologique on observe des différences par rapport à *Pala. siderolithicum* au niveau des dents supérieures, les inférieures n'offrant que peu de caractères diacritiques. Les mésostyles, notamment, sont plus faibles et conformes à la petite espèce du Castrais ; le protocône des M/ est également plus arrondi que chez *Pala. siderolithicum*.

A noter encore la faiblesse relative de l'hypocône des molaires qui leur donne un aspect trapézoïdal, rétréci à l'arrière, comme sur les crânes du Castrais 2006.0.54 et MNHN EBA-268. (La hauteur relative des couronnes ne peut cependant pas être comparée à cause de l'usure des dents disponibles.). Le cingulum interne des M/ est plus irrégulier que sur le type, mais mieux marqué que sur EBA-268.

P2/-P3/ (Figure 11K) sont dépourvues de mésostyle ; l'abrasion empêche de voir si cette dernière dent présentait cependant une épine mésostylique comme sur 2006.0.54. Autre particularité, le protocône de P2/ est un peu mieux développé que sur le type ou sur EBA-268 et presque aussi gros que l'hypocône, les cônes internes parfaitement séparés et l'angle antéro-interne de la dent moins effacé, mais c'est une configuration qu'on observe aussi sur 2006.0.54.

Ces différences minimes qui entrent donc sans difficulté dans les normes de variation de l'espèce, ne mettent nullement en cause l'attribution des quelques spécimens de Robiac à l'espèce *Pala. lauricense* du Castrais.

Commentaires

Si *Palaeotherium lauricense* est bien représenté dans le Castrais par de nombreux spécimens et par plusieurs crânes (MHNT, coll. Noulet ; UM) il est très rare à Robiac où il n'avait pas encore été signalé (de même qu'au Mormont) ; Robiac devient ainsi le gisement le plus tardif de cette espèce, qui n'a pas été retrouvée dans les gisements plus récents du Bretou ou de Fons.

A cette occasion, on donne ici une nouvelle diagnose de l'espèce ; en effet la perception des caractères crâniens s'est trouvée quelque peu corrigée et complétée après une meilleure préparation des spécimens ; j'ai notamment réfuté présence d'une crête faciale (Remy, 1992 : 173).

genre *Plagiolophus* POMEL, 1847

sous-genre *Paloplotherium* OWEN, 1848

Brunet & Jehenne (1989) ont estimé que les formes les plus anciennes de plagiolophes devaient toutes être rassemblées dans le genre *Paloplotherium*, que j'ai ramené dans une récente révision (Remy, 2004) au statut de sous-genre. Se reporter à ce travail pour les diagnoses générique, sub-générique et la liste des espèces incluses.

On ne trouvera ici qu'un résumé synthétique concernant les trois espèces présentes à Robiac (Remy, 2004), avec une liste des spécimens.

Plagiolophus (Paloplotherium) annectens (OWEN, 1848)

STEHLIN, 1904b

(données sur Robiac reprises de Remy, 2004, actualisées)

Synonymie.

Owen, 1848, p. 20 : *Paloplotherium annectens*,
Stehlin, 1904b, p. 296 : *Plagiolophus annectens*,
Brunet & Jehenne, 1989, p. 28 : *Paloplotherium annectens*.

Lectotype. NHML M29729, un avant-crâne avec sa mandibule

Figuration. Owen, 1848, pl. 3, fig. 1 et 2.

Gisement-type. Hordle Cliff (Hampshire, Grande Bretagne), MP 17a, Priabonien inférieur.

Autres gisements. Castrais (Lautrec, Montespieu, Peyregoux...), Robiac, Fons, Euzet, Souvignargues, Phosphorites du Quercy (le Bretou, Célarié, Lamandine, Lavergne, Mas de Labat, Perrière, Rosières 5...), Le Guépelle?, Suisse (Mormont-Eclépens, Moutier), Espagne (Roc de Santa, Sossis)...

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

Répartition biochronologique. Niveaux MP 16 à MP 17, Bartonien supérieur à Priabonien inférieur (sommet de l'Éocène moyen à Éocène supérieur).

Diagnose (Remy, 2004 : 78). Espèce un peu plus grande que *Pl. minor* : Longueur basi-crânienne (LBCT) 205 à 220 mm, $L_{P2-M3}/76$ à 87 mm au maxillaire. Ouverture nasale plus creusée, échancrée jusqu'à P2/ ou P3/ ; diastème post-canin plus court, 19 à 32% de L_{P2-M3} au maxillaire, 26 à 37% à la mandibule. Denture plus progressive que chez *Pl. cartieri* avec des molaires supérieures assez hypsodontes, à face occlusale relativement resserrée, mais moins resserrée que chez *Pl. minor*. Série complète des prémolaires, mais P1 rapidement expulsées. Une assez grande variabilité morphologique au niveau des prémolaires et des dernières molaires.

Plagiolophus (Paloplotherium) annectens de Robiac

Synonymie.

Depéret, 1901 : *Paloplotherium lugdunense*,
Depéret, 1917, p. 59 : *Plagiolophus Cartailhaci*,
Stehlin, 1904a, p.462 ; 1904b, p.355 : *Plagiolophus ?Cartailhaci*,
Remy, 1967, p.15 ; 2004, p.77. *Plagiolophus annectens*,
Sudre, 1969 : *Plagiolophus* aff. *annectens*,
Garimond *et al.*, 1975, p.617 : *Plagiolophus annectens*.

Matériel. UM RbN-5636, maxillaire sin. avec P2/-M1/-(M2/) ; RbN-5637, fragment dext. avec P3/-P4/ (même individu que RbN-5636) ; RbN-5645 fragment de prémaxillaire sin. avec (alv. I1/-I2/)-I3/ ; RbN-5757 fragment de maxillaire sin. avec P4/-M1/-(M2/) ; RbN-4Vi maxillaire dext. avec P2/-(M1/) ; RbS-542, fragment avec M1/-M2/ sin. ; RbS-613, fragment de maxillaire sin. avec P2/-P3/ ; RbS-561, maxillaire écrasé avec M1/-M3/ sin. et P4/-M3/ dext. (même individu que RbS-613) ; RbS-614 fragment de prémaxillaire sin. avec (alv. I1/-I3/) (même individu que RbS-561, -613) ; RbN-5971, DP2/-DP4/ sin. (Remy, 2004, fig. 34) ; RbS-610, P4/ ; RbN-5059, -5507, M1/ ; RbN-5758, -5761, M2/ ; RbN-5759, -5760, RbS-607, M3/ ; RbN-5974, DP3/ ; FSL 5230, fragment de maxillaire sin. avec P4/-M2/ ; 5231, fragment avec M1/-M2/ ; 5223, P3/ ; 4870, 5217, 5219, 5222, M3/. UM RbN-5501, mandibule dext. avec la symphyse avec 1/3-/C-(rac. P1/)-P2/ à P4/1-M1/-M2 et la /C sin. (Remy, 2004, pl. 16-9) ; RbN-5753 double mandibule avec (P3/)-(M1/)-M3 dext. et (rac. P3/-P4/)-M1/-M3 sin. ; RbN-5754 mandibule dext. avec P3/-M3 ; RbN-5755 mandibule sin. avec (P4/)-M3 ; RbN-5756 double mandibule avec DP4/-M1 sin. et dext. ; RbN-5970, fragment de mandibule sin. avec (P3/)-P4/-M1/-(M2) ; RBN-368Co, mandibule sin. avec P3/-M3 ; RBN-364Co, mandibule sin. avec M1/-M2 ; RBN-414Co, fragment sin. avec DP3/- M2 ; RbS-552, mandibule sin. avec (alv. P2 à M1/)-(M2/)-M3 ; RbS-601, mandibule dext. avec P2/-(M1/)-M3 ; RbS-603, mandibule dext. avec (M1/)-M3 ; RbS-604,

mandibule sin. avec P/3, (M/1)-(M/2)-M/3 ; RbS-605, mandibule sin. avec P/3-M/3 ; RbS-616, fragment dext. avec P/2↑-P/3↑ ; RbN-5762, -5763, P/3 ; RbN-5972, RbS-520, P/4 ; RbN -5618, -5973, M/1 ; RbS-615, RBAC-163, M/2 ; RbN-5751, -5752, M/3 ; FSL 4872 mandibule sin. avec P/4-M/3 ; 5224, mandibule dext. avec P/4-M/3 ; 5115, mandibule dext. avec P/3-M/3 ; 5116, mandibule sin. avec (DP/3)-DP/4-M/1 ; 5121 mandibule dext. avec P/4-(M/3) ; 5107 mandibule sin. avec (P/3-M/3) ; 5108, mandibule dext. avec (M/1)-M/3 (avait été rapportée à tort à *Pl. mamertensis* in Remy, 2004) ; 5225 mandibule dext. avec M/1-(M/3) ; 5226, fragment de mandibule dext. avec DP/2-DP/4-M/1 (notée par erreur comme M2/ dext. de *Pl. mamertensis* in Remy, 2004) ; 5111 fragment sin. avec M/2-M/3 ; 5227 fragment dext. avec P/2-P/3 ; 5122, P/4 ; 5114, 5128, M/1 ; 5112, 5119, 5129, 5228, M/2 ; 5125, 5229, M/3 (liste non exhaustive).

Description (Figures 12A à 12D)

C'est l'espèce de *Plagiolophus* dominante à Robiac. Il s'agit d'une espèce d'une grande longévité puisqu'on la connaît depuis le Castrais jusqu'à Euzet, c'est à dire sur une durée d'env. 2 Ma. Le gisement-type en est Hordwell mais les populations les mieux documentées et donc les plus représentatives, qui ont permis de discerner les normes de variations de l'espèce, sont celles d'Euzet et des gisements de Fons.

Sur le plan quantitatif, la forme de Robiac (Tableau 10) présente dans l'ensemble des dimensions intermédiaires entre celles du Castrais d'une part et d'Hordwell, Fons ou Euzet d'autre part (Remy, 2004, tabl. 15, 16) ; les mesures de surface des dents montrent de plus une surface des prémolaires proportionnellement un peu plus faible que dans ces deux derniers gisements (Remy, 2004, tabl.31). Masse estimée pour la

population de Robiac : 50 kg (Tableau 1) (contre 66 kg à Fons, tous loci confondus sauf Fons 4 [data in Remy, 2004, tabl.15, 16]).

Du point de vue morphologique, l'espèce présente à la fois une grande stabilité au cours du temps et une forte variabilité à l'intérieur des diverses populations. La forme et le schéma structural des dents jugales, en particulier des P4/ et des M3/ (Remy, 1967), le degré de molarisation des prémolaires varient assez largement. La forme de Robiac s'intègre bien dans ce continuum. On notera seulement que le développement du mésostyle de P4/ est statistiquement un peu moindre que dans les gisements ultérieurs (Remy, 2004, tabl. 34, fig. 27), la surface occlusale des molaires supérieures non abrasées un peu moins resserrée (d'après la distance paracône-procône) (Remy, 2004, tabl. 35). A l'opposé de ces caractères archaïques, la forme des M3/ semblerait plutôt plus progressive à Robiac, mais l'échantillon est trop réduit (quatre spécimens) pour être considéré comme significatif. De même, les indices d'hyposodontie I_H et I_H' se chevauchent largement avec ceux de Fons et d'Euzet.

La mandibule RbN-5501 présente l'intérêt de montrer en avant de la série prémolaire, chez cet individu juvénile (P/2-P/4 en cours de mise en place sur l'arcade), des deux côtés du spécimen, la racine d'une petite P/1 (Figure 12C1) destinée à disparaître précocement chez cette espèce (Remy, 2004 : 122).

Malgré son caractère très délabré, le maxillaire RbS-561, -613, -614 (Figure 12A) fournit quelques informations sur l'anatomie crânienne du *Plagiolophus annectens* de Robiac. Le DPC mesure 18,5, ce qui représente 24% de la longueur de

***Plagiolophus (Paloplotherium) annectens* de Robiac**

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	3	3	3	3	5	5	5	5	7	7	7	7
moyennes	8,1	8,8	9,8	8,6	8,5	11,4	12,0	11,1	10,6	13,3	14,2	13,5
limites de variation	7,8-8,6	8,4-9,4	9,6-10,0	7,9-9,4	8,0-9,1	10,8-12,1	11,0-12,5	10,1-12,2	9,5-11,5	12,5-14,5	13,7-14,8	12,1-15,0
écart-type	0,436	0,551	0,208	0,764	0,462	0,476	0,615	0,808	0,766	0,616	0,481	0,952
coeff. de variation	5,4	6,3	2,1	8,9	5,4	4,2	5,1	7,3	7,2	4,6	3,4	7,1

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	8	9	9	8	6	6	6	5	9	9	9	8
moyennes	13,1	15,0	17,5	16,1	16,3	16,8	19,9	17,3	21,3	17,8	22,0	19,6
limites de variation	11,6-14,2	13,8-16,2	16,1-18,8	15,0-18,3	15,8-17,0	15,0-18,7	17,3-21,9	15,5-18,3	19,1-24,3	17,2-18,6	20,6-24,6	18,2-21,4
écart-type	0,945	0,780	1,106	1,046	0,437	1,245	1,693	1,053	2,149	0,494	1,303	0,985
coeff. de variation	7,2	5,2	6,3	6,5	2,7	7,4	8,5	6,1	10,1	2,8	5,9	5,0

***Plagiolophus (Paloplotherium) annectens* de Robiac**

INF	P/2		P/3			P/4		
	L	l	L	l1	l2	L	l1	l2
N	4	3	11	11	11	12	10	10
moyennes	7,2	4,8	9,1	5,9	6,4	11,0	7,4	8,0
limites de variation	6,6-7,7	4,6-4,9	7,8-10,1	4,5-6,7	5,0-7,5	9,5-12,5	6,5-8,1	7,1-9,0
écart-type	0,532	0,153	0,735	0,592	0,659	0,877	0,387	0,635
coeff. de variation	7,4	3,2	8,1	10,0	10,3	7,9	5,3	8,0

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	20	15	16	21	20	20	15	15	16	14
moyennes	12,5	7,9	8,3	14,8	9,3	9,4	23,1	9,9	8,7	6,9
limites de variation	10,9-15,9	6,5-9,7	6,7-9,6	12,1-16,6	7,5-10,6	7,8-10,4	20,4-25,0	8,8-10,6	7,8-9,0	6,2-7,8
écart-type	1,218	0,965	0,835	1,064	0,872	0,713	1,266	0,461	0,365	0,374
coeff. de variation	9,7	12,2	10,1	7,2	9,4	7,6	5,5	4,7	4,2	5,4

Tableau 10. Mesures dentaires de *Plagiolophus (Paloplotherium) annectens* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

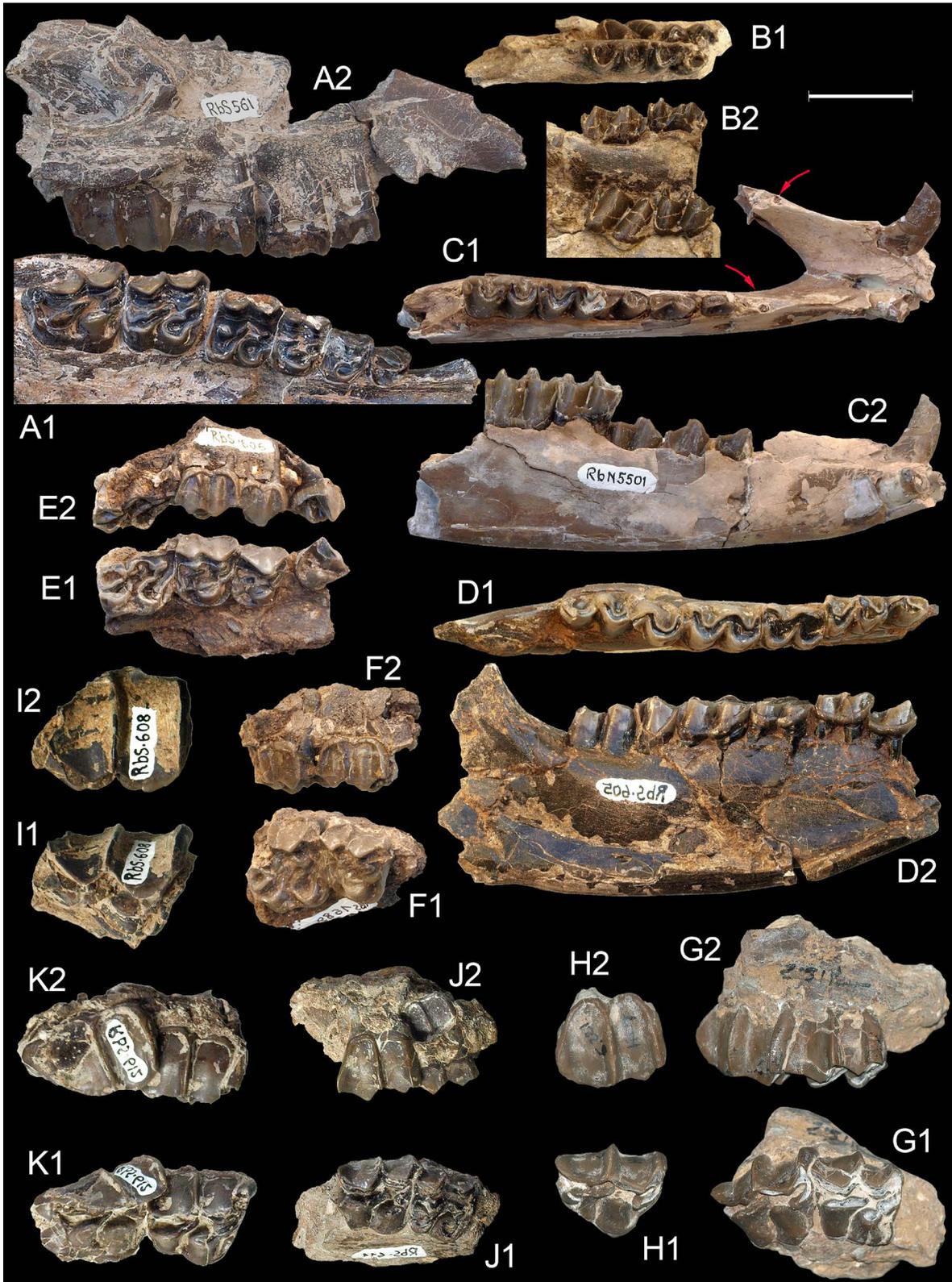


Figure 12. Les *Plagiolophus* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A à D** : *Plagiolophus* (*Paloplotherium*) *annectens*. A : avant-crâne avec P4/-M3/ droites et M1/-M3/ gauches (RbS-561) et P2/-P3/ gauches (RbS-613) ; 1, vue occlusale (les prémolaires -613 ont été inversées et accolées au maxillaire droit) ; 2, vue latérale droite. B : RbN-5756, fragment de mandibule avec DP4/-M1/ des deux côtés ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale droite. C : RbN-5501, mandibule avec P2/-M2/ droites, /C gauche et les racines des P/1 (flèches) ; 1, vue occlusale ; 2, vue latérale droite. D : RbS-605, mandibule gauche avec P3/-M3 (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E et F** : *Plagiolophus* (*Paloplotherium*) *cartailhaci*. E : RbS-606, maxillaire droit avec P2/-P4/- (M1/) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. F : RbS-1689, P4/-M1/ gauches (inversées) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G à K** : *Plagiolophus* (*Paloplotherium*) *mamertensis*. G : FSL 5214, (holotype), fragment de maxillaire gauche avec M1/-M2/ (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. H : FSL 5221, M2/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. I : RbS-608, M3/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. J : RbS-611, fragment de maxillaire gauche avec DP4/- (P4/ in alv.)-M1/ (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. K : RbS-612, M2/-M3/ gauches (inversées) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 2 cm.

la rangée dentaire estimée à 77 mm. Ce pourcentage compte parmi les plus faibles observés chez *Pl. annectens*, ce qui correspond bien à l'âge du gisement, car il semble y avoir une tendance globale à l'allongement du DPC au cours du temps chez *Plagiolophus*, (Remy, 2004 : fig. 40, tabl. 40 et p. 194). Le PMI est évalué à 55,9, ce qui est également relativement faible pour un *Pl. annectens* de cet âge (Remy, 2004 : fig. 19). L'arcade zygomatique non rétrécie à sa racine antérieure, mesure 11,5 sous l'orbite, dans les normes de *Pl. annectens*. Par contre, les positions relatives du bord antérieur de l'orbite (O) et du FIO sont un peu surprenantes. En effet, O se profile au-dessus du paracône de M3/ et le FIO au-dessus de la M1/, à peu près comme chez *Pl. cartailhaci* (Remy, 2004 : fig. 12) ; en prenant en compte à la fois l'âge de l'individu (individu adulte, mais pas très âgé : U_{M3} 2) et la situation biochronologique du gisement, on s'attendrait à trouver ces structures en position un peu plus antérieure (Remy, 2004 : 197 et 184, fig. 44), Il s'agit sans doute de particularités à porter au compte des variations individuelles.

En dépit de différences mineures, la forme de Robiac est finalement pleinement assimilable à *Pl. annectens* ; en effet, la variabilité de l'espèce et le chevauchement des populations apparaissent trop importants pour permettre de distinguer, en tant que sous-espèces hétérochrones, d'éventuels stades évolutifs dans cette lignée (Remy, 2004).

Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci STEHLIN, 1904a

(repris de Remy, 2004, actualisé)

Synonymie.

Stehlin, 1904a, p. 461 : *Plagiolophus Cartailhaci* n. sp.,
Brunet & Jehenne, 1989, p. 28 : *Paloplotherium cartailhaci* (STEHLIN, 1904a).

Holotype. MHNT PAL-MAM-2002-103, un avant-crâne avec D1/(?)-P2/-P4/-(M1/) dext. et P2/-M1/-(M2/) sin.

Figuration. Stehlin, 1904a, pl. 12, fig. 1 ; Remy, 2004, pl. 12 fig. 6.

Gisement-type. Peyregoux (environs de Lautrec, département du Tarn, France) (formation du Castrais).

Autres gisements. Robiac. D'après Stehlin (op. cit.) et Richard (1946), l'espèce serait présente également dans différentes localités du Castrais ; on ne retrouve cependant en collection (MHNT, NMB, FSL...) aucun spécimen susceptible de lui être rapporté de façon probante.

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommets de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée (Remy, 2004 : 94). Taille intermédiaire entre *Pl. annectens* et *Pl. fraasi*. Quatre prémolaires relativement petites comparativement à M1/. P4/ avec un mésostyle incomplet ; métalophe de cette dent rattaché en «crochet» au protocône et sans liaison avec le cingulum postérieur qui est très élevé comme chez *Leptolophus* ; cingulum interne interrompu en face du protocône. La complexité structurale décroissante de P4/ à P2/ s'accompagne d'une accentuation du cingulum postérieur et lingual. Échancrure nasale profonde, atteignant le niveau du milieu de P4/, avec une longue participation du maxillaire à son rebord inférieur ; orbite très postérieure, son rebord antérieur aligné sur M3/. Longueur du diastème post-canin inconnue.

Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci de Robiac

Synonymie.

Depéret, 1901, p. 617 : *Paloplotherium lugdunense* (pro parte),
Depéret, 1917, p. 59 : *Plagiolophus Cartailhaci* (pro parte),
Stehlin, 1904a, p. 462 ; 1904b, p. 355 : *Plagiolophus ?Cartailhaci* (pro parte),
Remy, 2004, p. 94 : *Plagiolophus cartailhaci*.

Matériel. UM RbS-606, fragment de maxillaire dext. avec P2/-P4/-(M1/) ; RbS-1689, fragment de maxillaire sin. avec P4/-M1/ ; FSL 5213, maxillaire dext. avec P4/-M3/.

Description (Figures 12E et 12F)

La présence de cette espèce à Robiac est envisagée sur la base de ces trois seuls spécimens, tous les autres jadis attribués à *Pl. cartailhaci* étant maintenant rapportés soit à *Pl. mamertensis* soit à *Pl. annectens*. Ils se distinguent d'abord par des dimensions plus fortes que chez ce dernier taxon dont ils dépassent les limites de variation (Tableau 11), à l'exception de la longueur des ectolophes de FSL 5213, due à une abrasion extrême des dents.

RbS-606 (Figure 12E) comporte P2/-P4/ ainsi que la moitié interne de M1/ assez fortement usée. On ne peut pas savoir s'il y avait une P1/. L'hypocône de M1/ est triangulaire et comme sur MAM-2002-103 tend à se prolonger distalement ; le métaconule se soude en son milieu avec le métacône. Les prémolaires offrent également des analogies avec ce maxillaire-type, compte tenu d'une abrasion un peu moins avancée ; P4/ présente une courte ébauche de mésostyle près du collet (comme sur la P4/ de RbS-1689 [Figure 12F]), les cingulum postérieurs sont relativement proéminents et une crête distale à la face interne du paracône des trois prémolaires rappelle le relief interne de l'ectolophe de P3/ du spécimen-type.

Cependant quelques différences jettent un léger doute sur cette attribution dans l'ignorance où l'on est de la variabilité spécifique. La P2/ est plus rectangulaire que celle du type (mais on sait que la forme de cette dent est assez inconstante) ; le métalophe de P4/ est moins unifié avec le protocône ; enfin et surtout, la M1/ devait être proportionnellement plus petite, si l'on en juge par la longueur de son bord interne. Mais d'un autre côté, et bien que l'on ne puisse pas estimer le degré d'hypsodontie, le sillon entre protocône et paracône n'est pas assez profond pour qu'on puisse attribuer cette pièce à *Pl. mamertensis* (voir p. 36).

FSL 5213 est un maxillaire avec P4/-M3/ que ses grandes dimensions éloignent également de *Pl. annectens*. L'extrême abrasion ($U = 5$) interdit pratiquement toute observation ; on note seulement que les proportions relatives entre P4/ et M1/ sont à peu près identiques à celles de l'holotype MAM-2002-103, que le mésostyle de P4/ était très distal et le cingulum postérieur très proéminent. Mais l'attribution de cette pièce à *Pl. cartailhaci* par opposition à *Pl. mamertensis* repose aussi sur la position reculée de l'orbite dont on voit la base et le départ du bord antérieur, au-dessus de la limite M2/-M3/.

Aucun spécimen mandibulaire ne paraît attribuable à *Pl. cartailhaci*.

En dépit de quelques différences à porter probablement au compte d'une variabilité intraspécifique que l'on n'est pas en mesure d'évaluer actuellement, il semble donc que cette espèce soit présente à Robiac à côté de *Pl. annectens* et de *Pl. mamertensis*.

***Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci* de Robiac**

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3
moyennes	9,0	10,3	11,0	10,6	10,0	12,4	13,7	11,9	12,0	14,4	15,4	15,2
limites de variation									10,2-13,3	13,9-15,0	14,7-15,8	14,5-16,2

comparaison avec <i>Plagiolophus (P.) annectens</i>												
degrés de liberté	2	2	2	2	4	4	4	4	8	8	8	8
t (<i>cartailhaci/annectens</i>)	1,788	2,411	5,131	2,306	2,888	1,878	2,584	0,949	1,980	2,752	3,360	2,611
signification	NS	NS	95	NS	95	NS	90	NS	90	95	99	95

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1
moyennes	12,8	17,3	19,8	17,3	15,8	18,8	22,1	19,8	24,2	19,2	24,4	21,3
limites de variation		17,1-17,4	19,6-20,0									

comparaison avec <i>Plagiolophus (P.) annectens</i>												
degrés de liberté	7	9	9	7	5	5	5	4	8	8	8	7
t (<i>cartailhaci/annectens</i>)	-0,312	3,975	2,770	1,115	-1,131	1,475	1,212	2,203	1,280	2,644	1,748	1,603
signification	NS	99	95	NS	NS	NS	NS	90	NS	95	NS	NS

Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3
moyennes	17,4	17,5	19,9	19,2	19,8	19,9	23,7	19,8	26,2	21,1	28,1	21,8
limites de variation	16,5-18,3	16,2-19,2	19,2-20,7	17,2-21,8	18,3-21,5	19,2-20,4	23,3-24,4	18,1-20,9	24,2-28,9	17,2-25,1	24,6-32,3	19,6-25,4

comparaison avec <i>Plagiolophus (P.) annectens</i>												
degrés de liberté	10	11	11	10	7	7	7	6	10	10	10	9
t (<i>mamertensis/annectens</i>)	7,726	4,546	3,857	3,739	5,168	3,982	3,639	2,838	3,330	2,727	4,395	1,832
signification	99,9	99	99	99	99	98	98	95	99	95	99	NS

Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis

INF	P/4			M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	1	1	2	4	4	4	5	5	5	3	3	3	3
moyenne	12,1	8,0	8,1	14,1	9,4	9,1	16,1	10,1	9,7	25,6	9,8	8,8	6,7
limites de variation			7,8-8,4	13,5-15,2	9,0 - 9,9	8,1 - 9,8	15,2 - 17,1	9,5 - 10,6	9,1 - 10,2	23,9 - 28,9	9,7 - 10,0	8,2 - 9,1	5,9 - 7,3
écart-type			0,424	0,780	0,443	0,709	0,857	0,404	0,396	2,831	0,153	0,493	0,737
coeff. de variation			5,2	5,5	4,7	7,8	5,3	4,0	4,1	11,0	1,6	5,6	10,9

Tableau 11. Mesures dentaires de *Plagiolophus (Paloplotherium) cartailhaci* et *Pl. (Palo.) mamertensis* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) ; comparaisons avec *Pl. (Palo.) annectens*. Le matériel de *Pl. mamertensis* disponible ne met pas en évidence de différences significatives au niveau des dents jugales inférieures.

***Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis* REMY, 2004**
(repris de Remy, 2004, actualisé)

Synonymie.

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

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

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

Remy, 1967 note infrapaginale 5, p. 16 : *Plagiolophus* sp.

Holotype. FSL 5214, un fragment de maxillaire gauche avec M1/-M2/.

Figuration. Remy, 2004, pl. 12 fig. 7.

Gisement-type. Robiac, locus indet. (anciennes collections).

Autre gisement. Robiac-Sud.

Répartition biochronologique. Connu seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose (Remy, 2004 : 109). Espèce un peu plus grande que

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

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

Matériel. UM RbS-612, M2-/M3/ sin. ; RbS-611, fragment de maxillaire sin. avec DP4/-M1/ ; RbS-608, M3/ dext. ; FSL 5220 (Remy, 2004, pl. 12, fig. 9), 5226, M1/ dext. ; 5221, M2/ dext. (Remy, 2004, pl. 12, fig. 8) ; 5218, germe de M3/ sin. ; 5224, mandibule dext. avec (alv. P/2-P/3)-P/4-M/3 (Remy, 2004, pl. 12, fig. 10) ; 5117, mandibule sin. avec (P/4)-M/2- M/3↑ ; 5106, mandibule sin. avec M/1-M/3 ; 5108, mandibule dext. avec M/2-M/3 ; 5127, M/1 sin. ; 5228, M/2 dext.

Description (Figures 12G à 12K et 13)

Le spécimen-type est un petit fragment de maxillaire gauche avec M1/ et M2/ peu usées ($U : 0,5$) (Figure 12G). Le collet des deux dents n'est pas dégagé du côté labial et on peut difficilement mesurer l'hypsodontie qui paraît cependant forte ; si on se réfère à la M2/ FSL 5221 (Figure 12H), qui est également très peu usée, on obtient un indice I_H de 0,86. Les cuspides linguales sont un peu moins hautes que l'ectolophe et leur paroi interne très inclinée et concave.

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

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

RbS-611 (Figure 12J) est un petit morceau de maxillaire avec deux dents sur l'arcade. En avant de M1/, la DP4/, très usée, est complètement molariforme. On aperçoit la P4/ incluse à l'état de germe au-dessus de cette dent ; c'est la seule prémolaire supérieure connue. Le dégagement de sa face labiale a permis de constater qu'elle était pourvue d'un mésostyle complet à peine déporté distalement ; sa longueur L sur l'arcade aurait été de 13 mm environ.

J'attribue quelques restes mandibulaires à cette espèce sur la base de leur apparente incompatibilité avec *Pl. annectens* ou *Pl. cartailhaci*. D'après FSL 5224, non abrasée ($U_{M3} : 0$), les dents jugales sont trapézoïdales, allongées au niveau occlusal, assez hypsodontes (I_H estimé : 1,45) ; les cingulums labiaux sont quasi inexistantes, remplacés par un simple bourrelet. Le métalophide des molaires est bien distinct du protolophide, inséré assez haut sur la partie postérieure du métaconide qui est finement dédoublé. Les hypoconulides sont développés ; celui de M/3 est presque rectiligne. Le talon de P/4 est allongé en V très ouvert : il possède un petit entoconide séparé de la posthypocristide. Des prémolaires plus antérieures, il ne subsiste que les alvéoles ; il n'y a pas trace de P/1, P/2 était monoradiculée et la P/3 certainement petite. Il s'en suit que la série prémolaire devait être courte, je l'estime à 26 mm, et le PMI faible (46,7).

Comparaisons

Après les avoir assimilées à "*Paloplotherium lugdunense*" (Depéret & Carrière, 1901), Depéret rapportait en 1917 les dents de *Plagiolophus* trouvées à Robiac à l'espèce *Pl.*

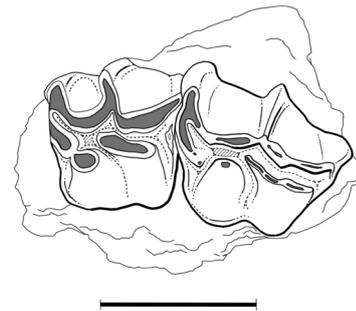


Figure 13. *Plagiolophus (Paloplotherium) mamertensis* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). FSL 5214 (holotype), M1-/M2/ gauches en vue occlusale. Echelle 2 cm.

cartailhaci tout en notant leur grande variabilité. Il paraît maintenant certain, en fait, que trois espèces de *Plagiolophus* coexistent à Robiac.

On a noté que la plupart des spécimens correspondaient à *Pl. annectens* et trois autres à *Pl. cartailhaci*, mais on a constaté que plusieurs dents de plus grande taille présentaient une structure particulière, qui a justifié la définition de cette nouvelle espèce.

Par rapport à *Pl. annectens*, les dents jugales supérieures sont notablement plus grandes (Remy, 2004, tabl. 21 ; ici, Tableau 11, Figure 14), les indices d'hypsodontie sont un peu plus élevés ; les molaires sont plus trapézoïdales de profil, leurs styles plus proéminents, les cuspides linguales très allongées et surtout beaucoup plus resserrées contre l'ectolophe sur les dents peu usées.

La distinction est un peu plus délicate avec *Pl. cartailhaci* en raison du manque d'éléments de comparaison, la denture de cette dernière espèce n'étant connue que par une série de dents jugales très usées, tandis que les prémolaires supérieures de *Pl. mamertensis* sont inconnues à l'exception de P4/.

On ne peut d'abord pas évaluer le degré d'hypsodontie des molaires chez *Pl. cartailhaci* et on ignore quelle aurait été la largeur des faces occlusales des dents intactes. De plus on ne peut pas apprécier le caractère significatif de particularités morphologiques distinguant *Pl. cartailhaci*, comme la liaison métalophe-métaconule et le débordement distal de l'hypocône, caractères qu'on n'observe pas sur les molaires de *Pl. mamertensis*. Toutefois les styles paraissent moins puissants chez *Pl. cartailhaci*, et la séparation entre paraconule et protocône, caractère important de *Pl. mamertensis*, moins profonde.

Par ailleurs, la présence d'un mésostyle complet sur la P4/ RbS-611 s'oppose aussi à *Pl. cartailhaci*, mais elle pourrait éventuellement entrer dans le cadre d'une variation individuelle. La faible longueur probable de la série prémolaire inférieure chez *Pl. mamertensis*, qui semble un peu plus courte que la série supérieure de *Pl. cartailhaci* (32 mm), serait un bon caractère distinctif, mais encore faudrait-il que la mandibule 5224 appartienne bien au nouveau taxon.

Finalement il n'y aurait pas de critère vraiment décisif entre les deux formes dans l'état actuel de la documentation en se basant seulement sur la denture. Mais un caractère osseux individualise sans ambiguïté la nouvelle espèce : la position très antérieure de l'ouverture orbitaire sur le spécimen-type de Robiac. Même en tenant compte du recul ontogénique probable de l'orbite chez ces animaux comme chez tous les *Plagiolophus*, 5214 étant un individu jeune alors que le type

de *Pl. cartailhaci* est âgé, la différence entre les deux pièces est trop importante pour ne pas apparaître comme significative (Remy, 2004 : 197 et fig. 42). Cette différence implique peut-être en outre un moindre profondeur de l'échancrure nasale chez *Pl. mamertensis*.

Parmi les autres espèces justifiant une comparaison, *Pl. curtisi* HOOKER, 1986 présente des dents trapézoïdales et des styles puissants comme *Pl. mamertensis*, mais les faces occlusales sont moins étroites et le paraconule ne débord pas antérieurement le protocône comme chez celui-ci.

Par rapport aux maxillaires attribués à *Pl. major* (BRUNET & JEHENNE, 1989), la nouvelle espèce se distingue par ses plus faibles dimensions, une hypsodontie un peu moins forte, l'absence de revêtement de ciment coronaire et la situation plus antérieure de l'orbite. En outre chez *Pl. major*, le protolophe offre le schéma habituel à la plupart des *Plagiolophus*.

Quant aux molaires de l'espèce espagnole *Pl. mazateronensis* CUESTA, 1994, leur hypocône a une section particulièrement triangulaire à la base, le mésostyle y est plus faible, le paraconule à peine séparé du protocône, ce qui laisse supposer une orientation moins divergente sur les faces occlusales intactes, et le métalophe est moins aligné parallèlement au plan sagittal. Enfin cette espèce, approximativement contemporaine de *Pl. mamertensis*, possède déjà du ciment coronaire.

On ne peut manquer d'évoquer quelque ressemblance avec les molaires de Mazaterón attribuées au genre *Leptolophus* (Cuesta, 1994) et avec les pièces de Zambrana que Badiola *et al.* (2002) ont étudiées et qu'ils rapportent à ce même genre. Les molaires de ce matériel ont des styles très développés, contrairement aux *Leptolophus* français, et un profil trapézoïdal, comme *Plagiolophus mamertensis*, mais elles sont plus hypsodontes avec des cuspidés internes plus verticales.

Le matériel de la nouvelle espèce de Robiac, en dépit de sa pauvreté, montre finalement une indéniable originalité. La question se pose de savoir s'il ne faudrait pas l'attribuer au sous-genre nominal en raison de l'étroitesse des faces occlusales non abrasées. Mais l'inclinaison des cuspidés linguales, le

caractère arrondi du protocône et l'absence de ciment coronaire sont des particularités qui correspondent mieux au sous-genre *Paloplotherium*, qui reste jusqu'à maintenant le seul présent à ce niveau biochronologique.

genre *Leptolophus* REMY, 1965

Leptolophus stehlini REMY, 1965

(repris de Remy, 1998, actualisé)

Holotype. FSL 5104, maxillaire dext. avec P2/-M3/.

Figuration. Remy, 1965 fig. 2 ; Remy, 1998 fig. 1, pl. 1 fig. 1 ; ici Figures 15, 16A.

Gisement-type. Robiac, locus indet. (anciennes collections).

Hypodigme (Remy, 1998, tabl. 2). **UM** RbS-535, fragment de maxillaire dext. avec M1/-M3/ ; RbS-539, fragment de maxillaire sin. avec P4/-M3/ (probablement même individu que -535) ; RbS-541, fragment de maxillaire sin. avec M1/-M2/ ; RbS-537, P4/ sin. ; RbS-565, M1/ sin. ; RbS-567, M1/ dext. ; RbS-569, M2/ dext. ; RbS-538, -540, RbN-5750, M3/ dext. ; RbS-563, (M3/) sin. ; RbS-508, DP4/ dext. ; RbN-5041, (DP4/) sin. ; **FSL** 5105, fragment de maxillaire sin. avec M2/-M3/ ; 5133, M1/ dext. ; 5124, M2/ dext. ; 5216, M3/ sin. (Remy, 1965, fig. 1 ; 1998 fig. 2, pl. 1, fig. 2).

UM RbS-530, mandibule sin. avec (alv. P/3-P/4).(M/1)-(M/2)-M/3 (Remy, 1998, fig. 5) ; RbS-570, mandibule sin. avec (alv. P/3-P/4)-M/1-M/3 ; RbS-536, M/2 sin. ; RbS-566, RbN-5696, -5749, M/3 sin. ; RbS-562, M/3 dext. ; **FSL** 5109, (M/3) dext. ; 5113, M/3 dext. (Remy, 1998, fig. 3 et pl. 1, fig. 6) ; 5123, (M/3) sin.

Autre gisement. Le Bretou ?

Répartition biochronologique. Connu seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée. Hétérodontie particulièrement accentuée avec des séries prémolaires extrêmement courtes, un gradient de surface très marqué de M1 à M3, des M3 particulièrement

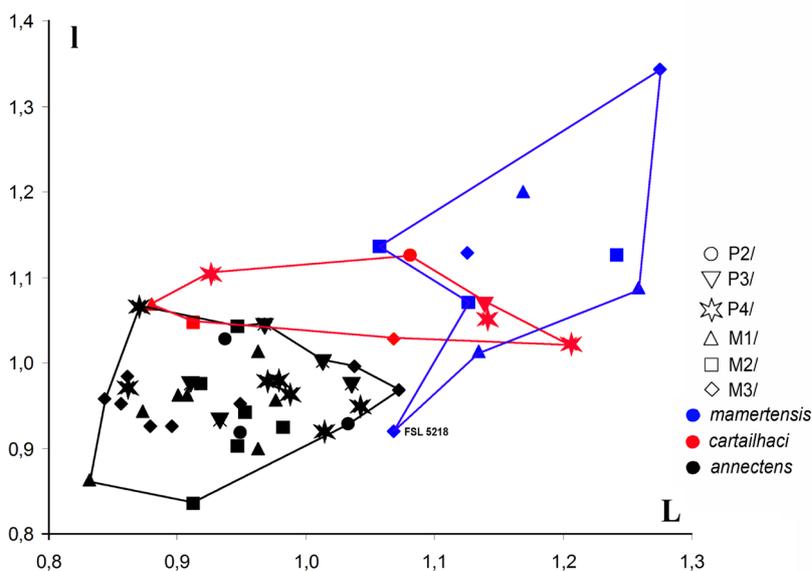


Figure 14. Diagramme longueur / largeur des dents jugales supérieures chez les *Plagiolophus* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) en données adimensionnelles. Les valeurs adimensionnelles ont été obtenues en rapportant chaque dent à la moyenne des valeurs observées pour sa catégorie, ce qui a permis de reporter sur un même schéma l'ensemble de la denture supérieure. La donnée aberrante pour *Pl. mamertensis* est un germe de M3/ incomplètement calcifié (FSL 5218), dont les dimensions sont sans doute minorées mais dont la morphologie est nettement en faveur de l'attribution à cette espèce.

allongées. En conséquence, index prémolaires/molaires particulièrement faible (de l'ordre de 45 au maxillaire). Hypsodontie maximale (I_H de 0,9 à 1,2 ; I'_H pouvant atteindre 2,5) ; cément coronaire épais. Échancrure nasale relativement profonde (jusqu'à P3/).

Description (Figures 15 et 16A à 16F)

Le spécimen-type est un individu juvénile chez qui la M3/ arrivait à peine sur l'arcade, sans trace d'abrasion, bien que la M1/ soit déjà considérablement raccourcie. La longueur de la série dentaire P2-/M3/ y est de 71,4 ; il s'agit donc d'une espèce de taille moyenne pour un Palaeotheriinae, à peine plus grande que *Lep. nouleti*, l'espèce un peu plus archaïque du Castrais. Les mesures moyennes des dents des divers spécimens (Remy, 1998, tabl.3, 4 ; ici Tableau 12) conduisent à estimer la masse corporelle de ces animaux à environ 60 kg (Tableau 1).

La denture de *Leptolophus stehlini* se singularise en premier lieu par son hypsodontie (Tableau 13). L'indice I'_H de la M3/ y atteint 2,51 ; il semble par ailleurs qu'au niveau des molaires supérieures l'indice I_H pouvait largement dépasser 1 (du moins sur les M2/ et M3/, car la M1/ FSL 5133 non usée n'atteint que 0,91) ; la M2/ du maxillaire-type 5104, bien que très abrasée ($U = 2,5$), présente encore un indice de 0,88. Noter que les chiffres concernant l'indice I_H ne correspondent pas aux valeurs données précédemment (Remy, 1998), car l'indice retenu ici se réfère non plus à la longueur des dents mais à leur largeur (Remy, 2004), plus homogène d'une molaire à l'autre.

Ces indices ne dénotent évidemment qu'une hypsodontie modérée puisque les équidés hypsodontes atteignent des valeurs de 5,7 à 8,7 pour les M3/ et couramment de 2,5 à 4 pour les M/, et même jusqu'à 10 chez *Pseudhipparion* (Webb & Hulbert, 1986). Mais, à la différence des autres paléothériinés, c'est une hypsodontie presque symétrique ; les cuspides 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.

Une hétérodontie très accentuée caractérise aussi cette dentition : les prémolaires, au nombre de trois, sont courtes et non molarisées ; elles sont associées au contraire à des M3 très allongées. Par suite, l'index PMI est très faible, 45,3 au maxillaire ; on ne connaît pas les prémolaires inférieures, mais

une radiographie de la mandibule RbS-530 (Remy, 1998 : fig. 5) montre que la série P2-/P/4 ne devait pas dépasser 18 ou 20 mm, ce qui correspondrait à un PMI de 39 à 43. Ce sont les valeurs les plus faibles observées chez les paléothériidés.

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

Du cément, 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.

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. On note sur la pièce-type un très fort gradient d'abrasion de la série molaire.

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 et aux espèces de ce même genre décrites en Espagne (Badiola *et al.*, 2002). 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), est généralement peu proéminent. 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'épaississement 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 occlusales. 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 pa-

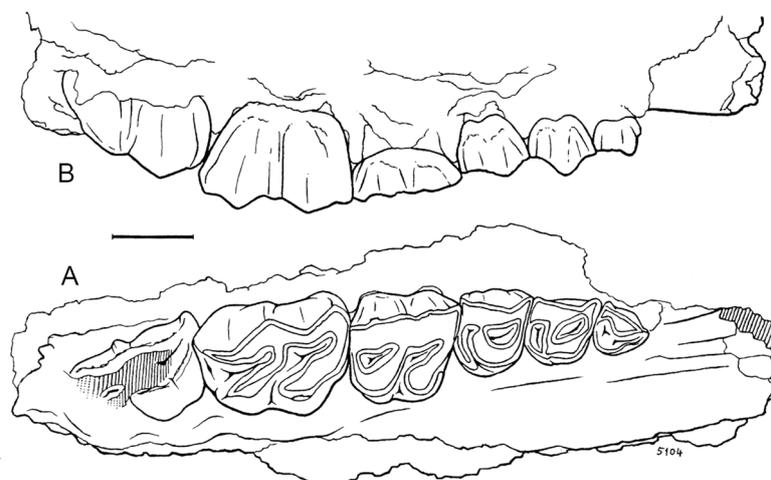


Figure 15. *Leptolophus stehlini*. FSL 5104, maxillaire droit avec P2-/M3/ (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). A, vue occlusale ; B, vue labiale. Echelle 1cm.

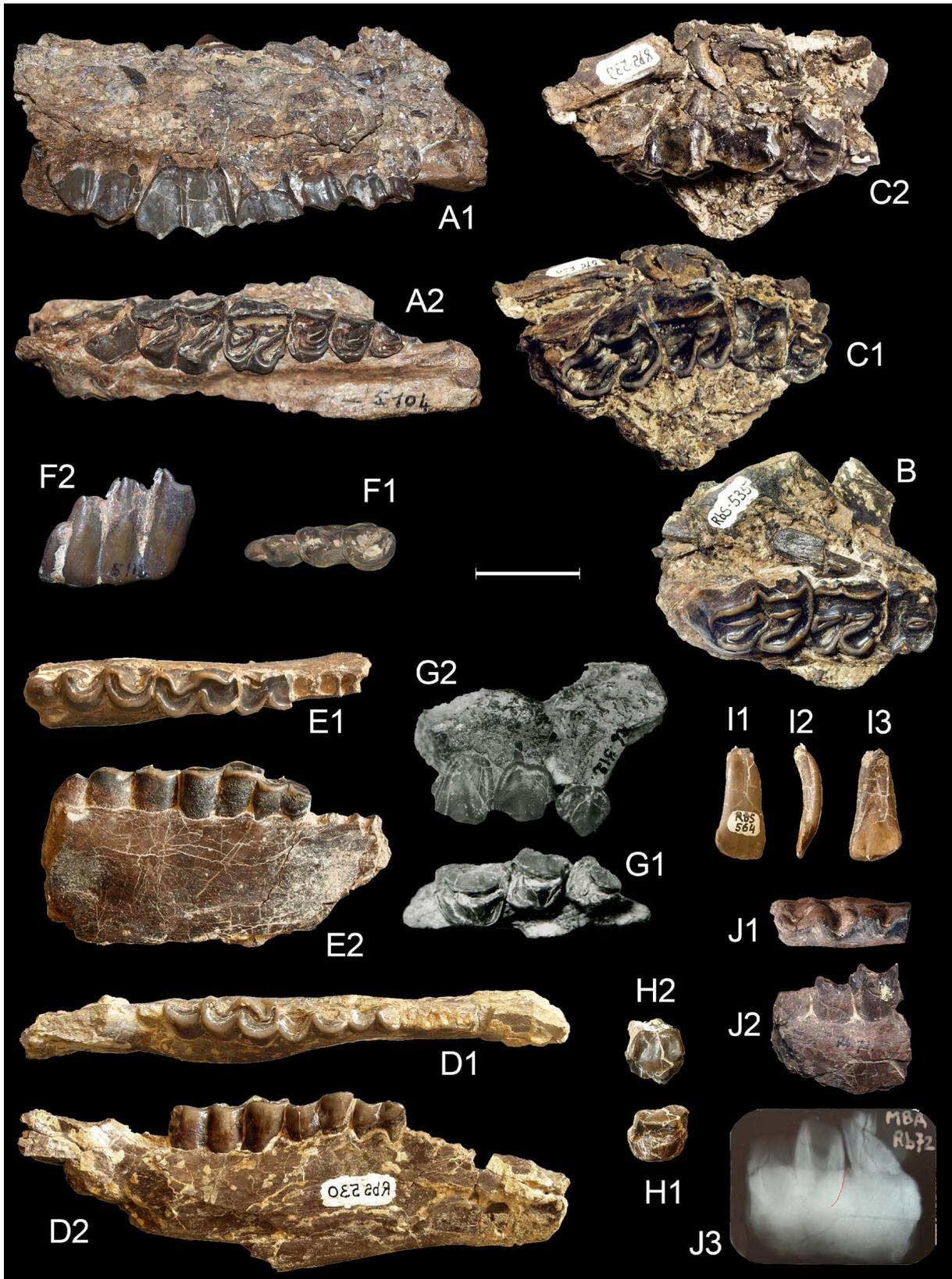


Figure 16. Les *Leptolophus* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). A à F : *Leptolophus stehlini*, A : FSL 5104 (holotype), maxillaire droit avec P2-/M3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. B : RbS-535, fragment de maxillaire droit avec M1-/M3/, vue occlusale. C : RbS-539 (même individu que RbS-535), fragment de maxillaire gauche avec P4-/M3/ (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. D : RbS-530, mandibule gauche avec (alv. P/2-P/4)-M/1-M/3 (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. E : RbS-570, mandibule gauche avec (alv. P/3-P/4)-M/1-M/3 (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. F : FSL 5113, M/3 droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale (remarquer le «posthypoconulide»). G à J : *Leptolophus magnus*, G : NMB Rb-312 (holotype), fragment de maxillaire droit avec P2-/P4/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. H : RbN-5694, P3/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. I : RbS-564, I2/ droite ; 1, vue labiale ; 2, vue distale ; 3, vue linguale. J : NMB Rb-72, fragment de mandibule droite avec (M/2)-(M/3) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale ; 3, radiographie. Échelle 2 cm.

léothériinés. 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. Le contour arrière des molaires forme une crête qui tend à combler la concavité présente derrière métastyle et hypocône. Il n'y a pas de cingulum palatin, mais un vague bourrelet à la base des couronnes.

Les prémolaires supérieures sont relativement étroites, allongées transversalement. L'ectolophe est dépourvu de mésostyle ; para- et métastyle sont peu proéminents et le cingulum labial est à peine soupçonnable.

Sur P3/ et P4/ deux côtes externes, parallèles et très rapprochées, constituent l'indice d'une subdivision de la cuspidé labiale. Toutefois, sous l'effet de l'abrasion par le trigonide élevé des dents inférieures, le bord triturant de la muraille externe des prémolaires supérieures ne comporte 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 devait être réduite à deux 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. Le cingulum interne, plus ou moins marqué, se relève à l'avant et à l'arrière en direction occlusale ; 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 et triangulaire. La muraille externe est oblique en avant vers l'intérieur ; on n'y observe qu'une seule cuspidé, soulignée par une forte convexité labiale ; une crête continue court du parastyle au bord postéro-lingual, arrondi, de la dent, sans cuspidé individualisée. Le cingulum postérieur, appliqué contre la P3/, délimite l'arrière d'un large bassin où l'on devine un petit métaconule bas.

Les molaires inférieures sont, comme les dents jugales supérieures, trapézoïdales à petite base cervicale, en vue latérale.

Leptolophus stehlini de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	1	1	1	1	1	1	1	3	3	3	3
moyenne	6,7	6,4	7,2	6,7	8,1	9,5	10,2	10,6	8,4	11,9	12,2	11,8
limites de variation									8,3-8,6	11,2-12,4	11,4-13,1	11,4-12,3
écart-type									0,173	0,611	0,854	0,458
coeff. de variation									2,1	5,1	7,0	3,9

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	7	7	6	7	7	6	7	6	7	7	7	6
moyenne	12,1	15,0	16,3	15,6	17,0	16,1	19,4	18,4	22,8	16,2	22,4	19,0
limites de variation	9,9-16,0	13,4-16,0	15,7-17,2	15,3-16,3	13,5-19,3	14,3-16,9	18,3-20,7	17,6-19,9	20,2-24,9	14,9-18,0	20,5-23,6	18,1-21,3
écart-type	2,045	0,929	0,568	0,439	2,214	0,945	0,914	0,846	1,634	1,092	1,302	1,230
coeff. de variation	17,0	6,2	3,5	2,8	13,0	5,9	4,7	4,6	7,2	6,7	5,8	6,5

SUP	LRDJ	L3P	L3M	PMI
FSL 5104	71,4	23,0	50,9	45,2

Leptolophus stehlini de Robiac

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	2	1	1	3	3	3	7	7	7	7
moyenne	10,1	7,3	8,3	15,8	8,5	8,9	27,3	9,0	8,1	6,6
limites de variation	9,6-10,5			13,1-18,5	8,1-8,9	8,5-9,2	23,7-30,9	8,2-9,8	7,5-8,8	5,7-7,4
écart-type				2,701	0,404	0,379	2,342	0,546	0,450	0,576
coeff. de variation				17,1	4,7	4,2	8,6	6,1	5,5	8,7

INF	L3M
RbS-530	46,4
RbS-570	55,0

Tableau 12. Mesures dentaires de *Leptolophus stehlini* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

SUP	M1/			M2/			M3/		
	U	H	I _H	U	H	I _H	U	H	I _H
FSL 5104				2,5	14,4	0,88			
FSL 5133	0	12,2	0,91						
FSL 5216							0,5	19,9	1,11
UM RbS-538							1	17,8	1,19
UM RbS-563							1	19,0	1,19

INF	M/3		
	U	H	I _H
FSL 5113	0	21,6	2,51
UM RbS-562	2	18,2	2,00
UM RbN-5696	0,5	20,2	2,46

Tableau 13. Évaluation de l'hypsodontie chez *Leptolophus stehlini* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

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. 29) est assez élevé, 1,88 en moyenne, bien dans la norme des ongulés trilophodontes (Remy, 1998 : 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 cingulum. M/1 et M/2 semblent pourvues d'un hypoconulide 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 maxillaires. Une M/3 (FSL 5113) est même pourvue d'un "post-hypoconulide" formant un 4ème lobe! (Figure 16F). L'hypoconulide des M/3 est très aplati, à peine crescentiforme.

Comme indiqué précédemment, les prémolaires inférieures ne sont pas connues chez *Lep. stehlini*.

En fait de denture 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 DP4/ et c'est la seule molaire de lait supérieure disponible actuellement.

La structure histologique des dents a été étudiée en microscopie photonique sur deux 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, 1998). Elle a mis en évidence une très grande originalité du genre *Leptolophus* aussi bien dans la structure de l'émail que de la dentine (bandes de Schreger peu développées avec des décussations faibles ; très faible taux de dentine péri-canaliculaire) qui contribuent, s'il en était besoin, à distinguer ce genre des autres Palaeotheriinae.

Anatomie crânienne. Alors que l'on possède un crâne complet de *Leptolophus nouleti* (NMB Cst-301), on ne dispose en fait de restes crâniens, pour *Lep. stehlini*, que du spécimen-type FSL 5104, constitué par un fragment de maxillaire droit avec la rangée dentaire jugale, dégagé seulement du côté interne nasal. Le renflement de l'os en avant de la P2/ laisse supposer la présence d'une forte canine à la différence du crâne de *Lep. 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 *Lep. nouleti* pour une même longueur de la série dentaire ; 2) l'allongement du diastème postcanin, 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 *Lep. stehlini* que des restes très fragmentaires ne dépassant pas en avant le niveau des premières dents jugales.

Commentaires

Concernant les autres gisements où pourrait être rencontré *Leptolophus stehlini*, j'ai réfuté jadis (1998) sa présence dans la formation du Castrais, contrairement aux affirmations de Hooker (1986). En effet, il ne peut être question de proposer une détermination spécifique d'un *Leptolophus* sur la base de dents isolées et plus ou moins abrasées. Et dans le Castrais, seuls les gisements de Molinier et de Viviers les Montagne ont livré un matériel suffisamment conséquent et homogène qui caractérise *Leptolophus nouleti*, sans indice d'un autre taxon.

On ne peut en particulier pas se baser sur la molaire inférieure abrasée du Bretou, que j'avais attribuée hypothétiquement à *Lep. stehlini* pour une raison biochronologique (Remy, 1988 : 160), pour attribuer à la même espèce d'autres spécimens du Castrais, et notamment de Lautrec, comme le proposent à nouveau Hooker & Weidmann (2000 : 109).

En ce qui concerne le matériel du Mormont, les six dents du Mormont figurées par Hooker & Weidmann (2000 : fig. 68) sont pour la plupart trop usées pour livrer des caractéristiques déterminantes. Seule la M/1-2 est intacte ; elle présente un indice I'_H de 2,13, nettement inférieur à l'indice de FSL 5113 de Robiac (2,5). Cette observation remettrait en cause l'attribution des dents du Mormont à *Lep. stehlini* (Remy, 1998) ; il se pourrait donc qu'elles soient plutôt à attribuer à *Lep. nouleti*, mais cette indétermination ne peut être levée en l'état actuel de la documentation.

Telle qu'elle peut être définie à partir de spécimens bien caractérisés, l'espèce *Leptolophus nouleti* se révèle à divers égards moins spécialisée que *Lep. stehlini* ; 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 *Lep. stehlini*, pour des dimensions très voisines par ailleurs ; les PMI (53,7 à 58,7) sont moins réduits et du même ordre que ceux des plagiolophes ; la lophodontie était moins avancée avec des conules un peu mieux individualisés, le métaconule plutôt moins allongé voire même séparé du protocône sur les molaires supérieures ; les dernières molaires, M3/ et surtout M/3, proportionnellement moins allongées ; la profondeur de l'ouverture nasale semble avoir été un peu moindre.

Ces caractères relativement archaïques de *Lep. nouleti* constituent un argument en faveur d'une différence d'âge entre les gisements de la formation du Castrais et Robiac.

Par ailleurs l'affaiblissement de l'indice PMI constaté ainsi chez l'espèce la plus progressive du genre, *Lep. stehlini*, laisse 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), et d'une signification fonctionnelle liée au déplacement vers l'arrière de l'activité masticatoire (Remy, 1998).

Leptolophus magnus REMY, 1998

(repris de Remy, 1998, actualisé)

Holotype. NMB Rb-312, fragment de maxillaire dext. avec P2/-P4/.

Figuration. Remy, 1998 fig. 9, pl. 1 fig. 4 ; ici Figures 16G, 17.
Gisement-type. Robiac, locus indet. (anciennes collections).

Autres spécimens. UM RbN-5694, P3/ dext. ; RbS-564, I2/ dext. (Remy, 1998, fig. 10 et pl. 1, fig. 5) ; RbS-644, I3/ sin. ; NMB Rb-72, fragment de mandibule dext. avec (M/2)-(M/3).

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose. Espèce de grande taille ; série des prémolaires plus longue que chez *Lep. nouleti* de près de 30% et que chez *Lep. stehlini* de près de 50% (env. 35mm au lieu de 27 et 23 respect.). Les prémolaires sont proportionnellement 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.

Description (Figures 16G à 16J)

Les spécimens de cette espèce présentent des mesures nettement plus grandes que chez *Leptolophus stehlini*. Leur association à ce dernier taxon conduirait à des coefficients de variabilité extrêmement élevés, incompatibles à l'appartenance à une seule et même espèce (Tableau 14), du moins en ce qui concerne les longueurs des dents.

Les prémolaires supérieures du spécimen-type de *Lep. magnus* (Figures 16G, 17) sont presque carrées, moins allongées transversalement que chez *Lep. stehlini*, mais cela pourrait être dû en partie à un léger écrasement qui a pu réduire les dimensions transversales.

La muraille externe de P3/ et P4/, qui sont peu abrasées, n'apparaît pas nettement dédoublée, mais le bord libre occlusal est aplati et le bombement lingual des deux dents présente une concavité qui suggère une ébauche de différenciation de deux cuspidés. Para- et métastyle sont plus proéminents que chez *Lep. stehlini*.

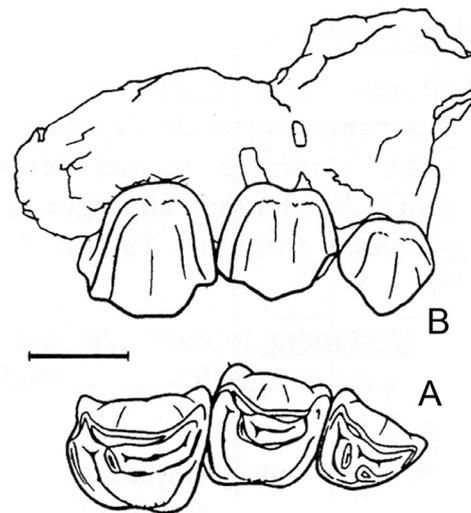


Figure 17. *Leptolophus magnus* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). NMB Rb-312, fragment de maxillaire droit avec P2/-P4/. A, vue occlusale ; B, vue labiale. Échelle 1 cm.

La partie interne de ces dents présente une crête courbe continue de laquelle émerge à peine le protocône qui est un peu déporté mésialement, surtout sur P3/ ; du côté antérieur, le protolophe se raccorde au parastyle sans protoconule individualisé ; du côté postérieur, le métaconule, peu différencié, relie le protocône à l'ectolophe au niveau de l'ébauche du métacône.

Une caractéristique importante des deux dents est la présence

Leptolophus magnus

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	1	1
limites de variation	10,6	9,9	10,9	10,2	10,8-11,7	11,8-12,7	13,8-14,7	11,3-12,5	13,6	13,2	16,3	13,5

variabilité chez *Leptolophus stehlini* si on y intégrait les spécimens de *L. magnus*

N	2	2	2	2	3	3	3	3	4	4	4	4
écart-type					5,091	6,081	6,576	6,647	2,604	0,833	2,165	0,929
coeff. de variation					52,3	59,0	55,3	65,4	26,8	6,8	16,4	7,6

Leptolophus magnus

SUP		L1 (1)	L2	l	H1	H2	H1/L1
RbS-564	I2/	9,8	5,4	3,8	20,5	13,0	2,09
RbS-644	I3/	8,0	6,2	4,2	15,9	10,5	1,99

Leptolophus magnus

INF	M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
NMB Rb-72	22,0		8,4		8,4		

variabilité chez *L. stehlini* si on y intégrait les spécimens de *L. magnus*

N	4		4		8		
écart-type	3,791		0,408		0,550		
coeff. de variation	21,8		4,6		6,2		

Tableau 14. Mesures dentaires de *Leptolophus magnus* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec *Lep. stehlini*. (1) L₁, longueur mésio-distale des incisives au bord libre ; L₂, id. au collet ; l, largeur maximale ; H₁ hauteur labiale de la partie coronaire ; H₂, id. côté lingual ; H₁/L₁, indice d'hyposodontie.

d'un cingulum puissant qui ceinture toute leur partie interne ; seulement un peu affaibli au niveau du protocône, il est bien marqué sur la face antérieure et surtout extrêmement élargi sur la face distale de la couronne (de même sur la P3/ RbN-5694 [Figure 16H]).

La P2/ est relativement plus grosse que chez *Lep. stehlini*. Son ectolophe ne comporte qu'une seule cuspide, mais une légère ondulation du versant interne rappelle le dédoublement ébauché sur P3/ et P4/. Le protocône, en position très antérieure, est bien individualisé et proéminent contrairement à *Lep. stehlini*. Le cingulum postérieur, appliqué contre la P3/, délimite l'arrière d'un large bassin où se reconnaît un métaconule bas mais allongé.

L'incisive RbS-564 (Figure 16I), probablement une I2/, est une dent spatulée, fortement convexe du côté labial, et qui semble trop grande pour être attribuée à *Lep. stehlini* ; elle est nettement plus grande que l'incisive centrale I1/ du Mormont MGE Mg-30, attribuable à cette espèce. 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. Le collet labial, dépourvu de cingulum, est rétréci, beaucoup plus étroit que le bord libre et prolongé par une minuscule racine. Grande taille, hypsodontie et étroitesse du collet sont des caractères diagnostiques du genre *Leptolophus* ; ils donnent donc toute certitude quant à la détermination de cette incisive. RbS-644 présente une morphologie de I3/ et pourrait avoir appartenu à la même espèce.

La mandibule Rb-72 (Figure 16J) que je rapporte à ce même taxon comporte deux dents incomplètes de grande taille, peu usées mais incomplètement dégagées ; l'aplatissement de la cuspide distale de la dent postérieure et la présence d'une trace de fracture à l'arrière donnent à penser qu'il s'agissait d'une M/3. Si l'on additionne les longueurs du talonide de M/2 et du trigonide de M/3 on obtient une valeur qui doit correspondre approximativement à la longueur de M/2 soit 21 mm, ce qui représente une mesure très supérieure à celles de *Lep. stehlini* (13,1 à 18,5). Par contre il semblerait que la dent soit relativement encore plus étroite que chez cette espèce ; la largeur du trigonide de M/3 ne devait pas dépasser 9 mm.

Par ailleurs, on note l'absence de cingulum labial, le cingulum lingual est limité à l'ouverture du medivallum ; les vallées internes sont largement ouvertes ; l'hypoconulide est bien développé sur M/2, et devait disparaître avec l'usure moins rapidement que chez *Lep. stehlini*. La hauteur de couronne est très grande comme on peut le constater sur une radiographie (Figure 16J3) ; on peut estimer I'_H autour de 2,1 ; bien que plus faible que celui de *Lep. stehlini* cet indice atteste l'appartenance du spécimen au genre *Leptolophus*, les *Plagiolophus* n'atteignant jamais un tel niveau d'hypsodontie.

«Pachynolophinae» PAVLOW, 1888

Diverses analyses cladistiques récentes (Hooker, 1994 ; Froehlich, 1999 ; Danilo *et al.*, 2013) incitent à considérer la sous-famille des Pachynolophinae comme para- voire polyphylétique. Le concept est néanmoins conservé ici, par mesure de commodité, pour y regrouper les genres d'Equoidea paléogènes européens non inclus dans les Palaeotheriinae.

genre *Anchilophus* GERVAIS, 1852

Sous-genre *Paranchilophus* CASANOVAS & SANTAFÉ, 1989

Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti REMY, 2012

(repris de Remy, 2012, actualisé)

Synonymie.

Depéret & Carrière, 1901, p. 618 : *Anchilophus Desmaresti*,

Stehlin, 1905, p. 522 : *Anchilophus* cf. *Desmaresti*,

Sudre, 1969, p. 118 ; Garimond *et al.* 1975, p. 617 : *Anchilophus* cf. *desmaresti*,

Remy, 1988, p. 160 : *Anchilophus* cf. *desmaresti*,

Hooker & Weidmann, 2000, p. 117 (Mormont) : *Anchilophus desmaresti*.

Holotype. UM RbS-630a, maxillaire sin. avec (P3/)-P4/-M3/ et RbS-630b, talonide et hypoconulide de M/3 sin. appartenant à un même individu.

Étymologie. Espèce dédiée à M. René Jeantet, ancien conservateur du Muséum de Nîmes, qui m'avait fait découvrir jadis le site de Robiac.

Figuration. Remy, 2012, fig. 5 et pl. 3 fig. 1. Ici : Figures 18, 19A.

Gisement-type. Robiac-Sud.

Autres gisements. Robiac-Nord, Le Bretou, Mormont-Eclépens.

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Matériel de la série-type. UM RbS-500, maxillaire dext. avec P3/-M3/ (Remy, 2012, pl. 3, fig. 5) ; RbS-501, maxillaire sin. avec DP3/-M2/ (Remy, 2012, pl. 3, fig. 2) ; RbS-631, fragment de maxillaire dext. avec P4/-M1/ (Remy, 2012, pl. 3, fig. 6) ; RbS-503, M2/ ; RbS-512 (Remy, 2012, pl. 3, fig. 7), -515, M3/ ; RbS-505, P3/, RbS-625, I1/ sup. dext. ; RbS-525, mandibule dext. avec P4/-M3/ (Remy, 2012, pl. 4, fig. 1) ; RbS-622, mandibule dext. avec (alv. P2/)-P3/-M3/ (Remy, 2012, fig. 6) ; RbS-623, fragment de mandibule sin. avec P4/-M2/-(M3) ; RbS-519, M1/-M2 associées tête-bêche ; RbS-522, -628, M1 ; RbS-629, P3 inf. dext.

Matériel de Robiac rapporté. UM RbN-5815, fragment de maxillaire sin. avec P4/-M1/ ; RbN-5801, -5818, fragments de maxillaire sin. avec (M2/)-M3/ ; RbN-5802, fragment de maxillaire dext. avec (M2/)-M3/ ; RbN-5217, fragment de maxillaire sin. avec DP3/-M1/ ; RbN-5808, -5826, -5827, M1/ ; RbN-5803, -5809, M2/ ; RbN-5804, -5814 (Remy, 2012, pl. 3, fig. 8), -5816, -5819, -5824, -5828, -5832, M3/ ; RbN-5820 (Remy, 2012, pl. 3, fig. 9), -5821, P2/ ; RbN-5831 (Remy, 2012, pl. 3, fig. 10), -5931, P3/ ; RbN-5644, -5698, -5807, -5822 (Remy, 2012, pl. 3, fig. 11), -5825, -5830, P4/ ; RbN-5813, DP4/ ; RbN-5834, -5839, fragments de dents jugales supérieures ; FSL 5233, 5238, maxillaires dext. avec P4/-(M1)-M3/ (Remy, 2012, pl. 3, fig. 3 et 4) ; 5240, fragment de maxillaire dext. avec P4/-M1/ (Remy, 2012, pl. 4, fig. 4) ; 5237, fragment de maxillaire dext. avec M1/-M2/ ; MMA RBN-28, maxillaire dext. avec P4-M3.

UM RbN-5477, mandibule dext. avec P4/-M3/ ; RbN-5470, mandibule sin. avec M1/-M2/ ; RbN-5553, mandibule sin. avec M2/-M3/ ; RbN-5562, mandibule sin. avec (alv. P2/)-P3/-P4/ ; fragments de mandibule : RbN-5523, -5789, avec M3 dext., -5790 avec M3 sin., -5588, avec M2/-(M3) sin., -5800, avec M1/-M2 sin., -5783, avec P3 dext. ; RbN-5528, -5533, -5540, -5546, -5561, -5576, -5578, -5607, -5613, M3 ; RbN-5531, -5532, -5558, -5559, -5581, -5591, -5615, -5622, -5630, -5634, M2 ; RbN-5519, -5585, -5602, M1 ; RbN-5524, -5547, -5589, -5599, -5620, -5627, P4/ ; RbN-5556, -5569, -5617, -5773, -5775, -5796, -5903, P3 ; FSL 4876, mandibule dext. avec P4/-M3 ; 4894, mandibule sin. avec M1/-M3 (Remy, 2012, pl. 4, fig. 3) ; NMB Rb-319, mandibule dext. avec M2/-M3.

Diagnose (Remy, 2012). Molaires supérieures plus petites que chez *An. (Par.) remyi*. Surface relative des prémolaires et index

prémolaires/molaires un peu plus élevés (respectivement 0,58 et 75). Crochet et anticrochet des dents jugales supérieures souvent très développés. Hypocône de P4/ bien développé et peu en retrait ; métaconule de P3/ non relié à l'hypocône. Talonide de P/3 plus large que chez *An. remyi* mais sans entoconide.

Description (Figures 18 et 19)

Le maxillaire-type appartenait à un individu âgé, comme la majorité des spécimens de cette espèce ; il donne cependant un bon aperçu des caractéristiques de la denture avec quelques modestes données ostéologiques. La description qui suit doit néanmoins faire appel à l'ensemble de la série-type. Il s'agit d'une forme de taille moyenne (Remy, 2012, tabl. 5, 6 ; ici Tableaux 15, 16), plus grande que *An. desmaresti*, un peu plus petite que *An. (Par.) remyi* ; la longueur LP2-M3 est de 53,5 à 55,0 mm au maxillaire (estimations), 57 à la mandibule, ce qui pourrait correspondre à une longueur crânienne LBCT de l'ordre de 150 mm. Les équations de Janis (1990) conduisent à une estimation de masse corporelle de 21 kg (Tableau 1).

Dents jugales supérieures. La denture de cette espèce se caractérise par des dents jugales étroites transversalement, plus encore que chez *An. desmaresti* ; elles peuvent même être plus longues que larges (Remy, 2012, tabl. 5). L'émail semble relativement peu épais sur les faces d'usure.

On note une hétérodonie assez marquée ; le PMI, évalué d'après les estimations (puisqu'on n'a pas de séries complètes), est de 75 à 78, valeurs faibles pour un anchilophe (Remy, 2012, tabl. 27). D'après les mesures de surface cette hétérodonie est encore plus marquée, quoique moindre que chez *An. (Par.) remyi* ; la surface des prémolaires ne vaut que 58% de la surface des molaires ; et celle de la P4/ seulement 24% (Remy, 2012, tabl. 34). Il y a par ailleurs un fort gradient de surface de M1/ à M3/ (SM3//SM1/ 1,19 pour RbS-630a, 1,30 sur l'ensemble des dents) (Remy, 2012, tabl. 33, 34).

L'hypsodontie des molaires apparaît relativement forte, IH varie entre 0,61 et 0,69 (Remy, 2012, tabl. 31), alors que cet indice n'atteint jamais 0,60 chez *Metanchilophus* et reste souvent inférieur à 0,50 ; mais il n'a pu être évalué que sur cinq molaires, la plus grande partie des spécimens étant trop fortement abrasés.

Les dents jugales présentent par ailleurs une forte lophodontie, accentuée par des crêtes aiguës sur les dents non abrasées. L'ectolophe des molaires, un peu courbe et modérément incliné dans le plan frontal, est de plus en plus oblique de M1/ à M3/ ; ce gradient d'obliquité est plus marqué que chez *An. desmaresti*.

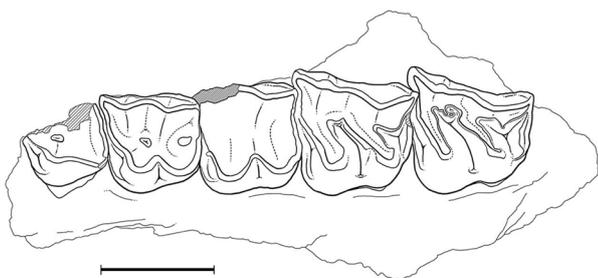


Figure 18. *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti*. RbS-630a (holotype), maxillaire gauche avec (P3/)-M3/ en vue occlusale (Robiac-Sud, MP 16, Eocène moyen terminal, France). Échelle 1 cm.

De ce fait, tandis que M1/ est presque carrée, M2/ et surtout M3/ sont rétrécies à l'arrière et affectent une forme trapézoïdale. En vue occlusale, l'ectolophe de ces dents est extrêmement plat, une légère costulation souligne seulement le paracône ; le métacône n'est pas déprimé lingualement, et il n'est habituellement pas souligné par une côte externe ; le parastyle est plus développé que chez *A. desmaresti* et plutôt moins orienté vers l'avant ; il n'y a pas de méso-style mais parfois une légère ondulation verticale à mi-longueur de l'ectolophe ou une petite «épine mésostylique» au bord libre ; sur M1/ M2/ l'ectolophe est rétréci au collet à cause de l'obliquité du bord distal et le métastyle peu développé ; sur M3/, ce style postérieur est au contraire proéminent vers l'extérieur, plus fort que chez *desmaresti* ; enfin le cingulum labial des molaires est assez variable, jamais épais, souvent émoussé et/ou interrompu. Le protolophe est rectiligne, raccordé au parastyle ; le protocône, pointu, est assez fortement incliné vers le centre de la dent ; le paraconule vaguement individualisé par un renflement allongé n'est pas séparé du protocône par un sillon mais seulement par une légère concavité antérieure et postérieure. L'hypocône est aligné sur le protocône, à peine plus en retrait ; le métalophe qui s'en détache ne montre pas de métaconule individualisé ; comme chez la plupart des *Anchilophus*, il se recourbe brusquement à l'avant pour se raccorder à la prémétacrista sur les dents intactes (RbN-5814, -5834, RbS-503).

A un niveau un peu plus profond derrière l'ectolophe, on note le plus souvent la présence d'une ou deux crêtes aiguës basses que l'on qualifiera (par analogie avec des structures apparemment semblables observées chez les Rhinocerotidae) de «crochet» (partant du bord antéro-externe du métalophe) et de «anticrochet» (partant du bombement interne du paracône en direction postérieure) (Remy, 2012, fig. 1a ; ici : Figure 20) ; on n'observe jamais ces particularités chez *Metanchilophus*. (On doit noter que la fig. 43 de Hooker, 1986 adopte le terme de «crochet» pour la structure dénommée ici «anticrochet»).

Ces deux crêtes présentent un développement variable ; elles sont surtout bien formées sur les M3/ mais parfois absentes (RbN-5802 -5819) ; lorsqu'elles se rejoignent, elles délimitent une «préfossette» bien isolée du médiovallum. Avec les progrès de l'abrasion, la morphologie de la face occlusale se modifie fortement ; la limite entre métaconule et métacône ne se distingue d'abord plus, bien que la préfossette reste longtemps visible (RbS-630), et finalement les facettes d'usure du crochet et de l'anticrochet contribuent à la formation d'une crête transverse postérieure très oblique, plus oblique que le protolophe, qui raccorde l'hypocône au paracône.

Le cingulum interne des molaires est le plus souvent absent, mais parfois indiqué par quelques denticules d'émail sur toute la face interne ou seulement à l'ouverture du médiovallum. Le cingulum postérieur est particulièrement développé sur la M3/.

Quoique plus petite que la M1/ et présentant un hypocône plus en retrait du protocône que cette dent, la P4/ est le plus souvent totalement molariforme ; deux pièces (RbN-5644, -5830) se distinguent toutefois par une liaison protocône - hypocône et la présence d'un métaconule allongé mais non raccordé aux cônes internes. Sur ces deux dents de même que sur les P4/ RbN-5815, -5822, on note la présence d'un crochet et d'un anticrochet bas mais provoquant la formation d'une préfossette comme sur les M3/. La P4/ ainsi que les autres prémolaires n'ont pas de cingulums plus développés que les molaires.

La P3/ nettement plus petite que P4/ possède une morphologie simplifiée. Le protolophe se présente comme une crête aiguë

(RbN-5831) dans laquelle on ne distingue pas le paraconule, l'hypocône est bien distinct du protocône mais rattaché à lui par une crête élevée et le métaconule est allongé transversalement mais ne contactant ni l'ectolophe ni les cônes internes. Sur le même spécimen quelques denticules entre métaconule et paraconule annoncent les crêtes observées à ce niveau sur P4/ et M3/.

La très petite P2/ est triangulaire ; elle présente deux cuspidés externes rapprochées mais bien distinctes, une crête oblique interne et un métaconule transverse. On ignore s'il y avait une P1/.

DP3/ et DP4/ sont entièrement molarisées, plus étroites et plus allongées que les prémolaires correspondantes ; les cingulum internes sont un peu mieux développés. La DP4/ RbN-5813 semble avoir eu un anticrochet.

La structure de l'émail n'a pas fait l'objet d'une étude au microscope optique ou électronique. Cependant un examen en lumière rasante a révélé sur plusieurs dents l'existence de fines Bandes de Schreger alignées horizontalement sur toute la hauteur des couronnes.

Dents jugales inférieures. Un fragment de mandibule complètement écrasé était appliqué contre la face

Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	2	2	2	2	4	4	4	4	14	14	13	14
moyennes	7,2	6,5	8,4	6,6	8,7	8,2	10,1	9,2	9,3	9,2	10,9	10,2
limites de variation	6,9-7,4	6,5-6,5	8,1-8,6	6,6-6,6	7,7-9,2	7,7-8,8	9,0-10,5	8,4-9,6	8,4-9,8	8,1-10,0	9,4-11,8	9,5-11,2
écarts-type					0,678	0,457	0,705	0,542	0,674	1,014	0,942	0,810
coeff. de variation					7,8	5,6	7,0	5,9	7,2	11,0	8,7	7,9

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	10	10	9	11	10	11	10	10	17	17	17	17
moyennes	10,0	9,8	11,6	11,1	11,2	11,5	13,6	12,1	11,9	11,9	14,2	12,5
limites de variation	8,9-11,2	8,3-10,3	10,4-13,1	9,3-11,5	10,2-11,7	9,9-13,5	12,2-15,1	10,5-13,1	10,4-12,6	9,4-14,6	12,8-16,6	11,4-13,3
écarts-type	0,682	0,677	0,864	0,689	0,399	1,093	0,950	0,770	0,556	1,258	1,147	0,518
coeff. de variation	6,8	6,9	7,4	6,2	3,6	9,5	7,0	6,4	4,7	10,6	8,1	4,1

A. desmaresti

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
EBP-1 dext									7,5	8,0	9,0	9,3
comparaison entre <i>A. (Paranchilophus) jeanteti</i> de Robiac et <i>A. desmaresti</i>												
degrés de liberté									13	13	12	13
t (jeanteti / desmaresti)									2,6024	1,1847	1,9122	1,0994
signification									99,9	90	95	NS
rapport des moyennes									124,2	115,5	120,8	109,9

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
EBP-1 dext. (M3/ sin.)	8,6	8,7	10,4	9,6	8,7	9,6	11,3	10,3	9,0	9,7	11,1	10,5
comparaison entre <i>A. (Paranchilophus) jeanteti</i> de Robiac et <i>A. desmaresti</i>												
degrés de liberté	9	9	8	10	9	10	9	9	16	16	16	16
t (jeanteti / desmaresti)	2,0004	1,6057	1,3302	2,0966	5,9197	1,6810	2,3087	2,2041	5,0938	1,7137	2,6524	3,8159
signification	90	NS	NS	90	99,9	NS	95	90	99,9	NS	95	99
rapport des moyennes	116,6	113,1	111,6	115,7	128,5	120,0	120,4	117,3	132,4	122,9	128,2	119,4

A. (Paranchilophus) remyi

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
TV-14 (type) *	6,8	6,3	7,6	5,9	8,1	8,3	9,6	9,4	9,9	10,2	11,8	10,8
comparaison entre <i>A. (Paranchilophus) jeanteti</i> et <i>A. (P.) remyi</i>												
degrés de liberté	1	1	1	1	3	3	3	3	13	13	12	13
t (jeanteti / remyi)	0,8083	1,6330	1,7321	5,7155	0,7913	-0,1467	0,5711	-0,3303	-0,8401	-0,9123	-0,9522	-0,6903
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-90	-95	NS	NS
rapport des moyennes	105,1	103,2	109,9	111,9	107,4	99,1	104,7	97,9	94,1	90,6	92,1	94,6

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
TV-14 (type) *	11,4	12,4	14,5	12,8	12,5	12,9	15,0	14,2	13,2	13,5	15,3	14,1
comparaison entre <i>A. (Paranchilophus) jeanteti</i> et <i>A. (P.) remyi</i>												
degrés de liberté	9	9	8	10	9	10	9	9	16	16	16	16
t (jeanteti / remyi)	-1,9165	-3,6058	-3,1729	-2,3492	-3,1508	-1,2109	-1,4053	-2,6251	-2,2536	-1,2228	-0,9074	-2,9336
signification	NS	-99	-98	-95	-98	NS	NS	-95	-95	NS	NS	-98
rapport des moyennes	88,0	79,4	80,1	86,8	89,4	89,3	90,7	85,1	90,2	88,3	93,0	88,9

Tableau 15. Mesures des dents jugales supérieures d'*Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec *An. desmaresti* et *An. (Par.) remyi*.

externe du maxillaire-type, accompagné d'une M/3 gauche incomplète, privée de son lobe antérieur (RbS-630b). Le degré d'usure de cette molaire est identique à celui de la M3/ à laquelle elle s'adapte parfaitement. Compte tenu de la faible densité des restes de petits périssodactyles dans le gisement, on peut considérer comme hautement probable qu'il s'agit d'un même individu. Pour une longueur qu'on peut estimer à 15 mm, la largeur de l'hypoconide est seulement de 5,5 ; c'était donc une dent étroite, possédant par ailleurs un cingulum labial, atténué sur l'hypoconide.

C'est à partir de ces caractères qu'on a pu rapporter à l'espèce

un certain nombre de spécimens mandibulaires (Remy, 2012, tabl. 6) qui se différencient nettement des autres *Anchilophus*. Les dents jugales inférieures sont allongées et relativement étroites, plus étroites que chez les autres espèces, à l'exception de *An. (Par.) remyi* (Remy, 2012, tabl. 30) : indices moyens de largeur (I_v) 159-164 pour M/1 et M/2 (au lieu de 130-146 chez *Metanchilophus*), 251 pour M/3 (au lieu de 197-219). La hauteur des couronnes n'est cependant que modérée ; quelques indices d'hypsodontie I'_H ont pu être évalués, ils oscillent entre 0,95 et 1,13. Les croissants sont arrondis avec des vallées internes très ouvertes, moins anguleux que chez les autres

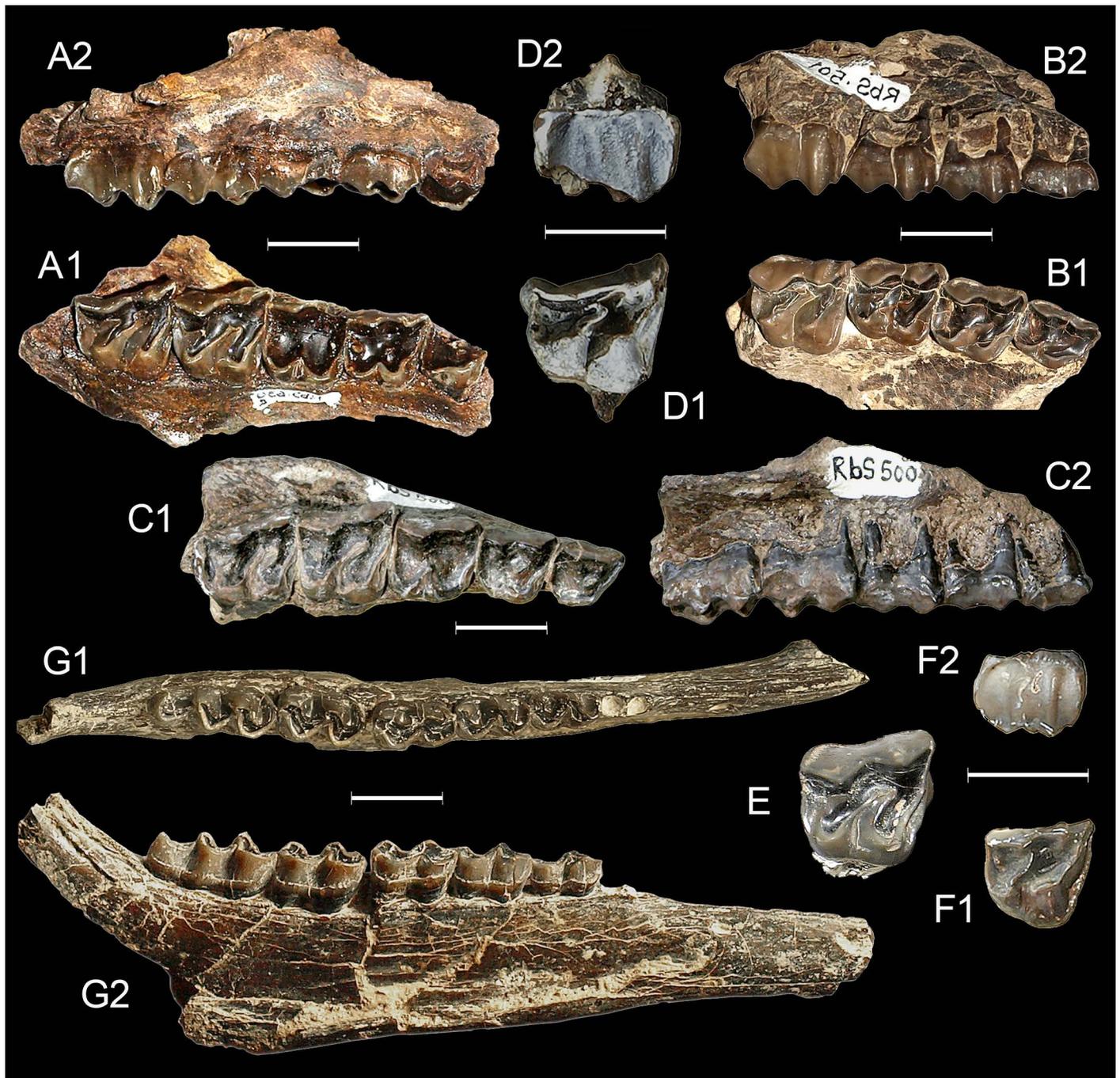


Figure 19. *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbS-630a, maxillaire gauche avec (P3/-)P4-/M3/, inversé (holotype) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : RbS-501, maxillaire gauche avec DP3-/M2/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : RbS-500, maxillaire droit avec P3-/M3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : RbN-5814, M3/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E** : RbN-5809, M2/ gauche (inversée), vue occlusale. **F** : RbN-5822, P4/ droite ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G** : RbS-622, mandibule droite avec (alv. P/2)-P/3-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelles 1 cm.

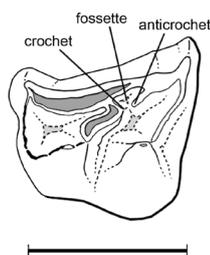


Figure 20. *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti*. RbN-5814, M3/ droite en vue occlusale (Robiac-Nord, MP 16, Eocène moyen terminal, France). Echelle 1 cm.

Anchilophini. P/4 et P/3 sont molariformes mais le talonide de P/3 est plus bas et un peu plus large que le trigonide. Aucune dent déterminée avec certitude comme P/2 n'est connue. D'après la mandibule RbS-622 (Figures 19G et 21) il n'y avait pas de P/1. Un cingulum labial est présent sur toutes les dents avec quelques variations, et le plus souvent continu ; les cingulum linguaux sont absents.

Une autre mandibule, NMB Rb-319, avait été attribuée avec doute par Stehlin (1905 : 442) à «*Propalaeotherium parvulum*». Mais les molaires en place (M/2-M/3) sont nettement trop lophodontes pour être rapportées à ce taxon. Il pourrait s'agir d'une mandibule d'*Anchilophus jeanteti* ; les dimensions des dents se situent dans les limites hautes de cette espèce, ainsi que leur largeur relative et leur indice d'hypsodontie ; la structure des lobes et la présence d'un cingulum labial plaident aussi dans le même sens ; la seule interrogation concerne les métaconides, mieux dédoublés habituellement chez *An. jeanteti*.

Anatomie crânio-mandibulaire

En fait de caractères ostéologiques, on peut observer sur RbS-630a la présence du foramen post-palatin à l'aplomb de M2/ ; le bord antérieur des choanes était vraisemblablement aligné sur la partie antérieure de cette dent. La tubérosité maxillaire est basse (HTMX = 6) ; l'arcade zygomatique est étroite (~5 mm à l'avant de l'orbite) et implantée assez bas, mais elle ne devait pas cacher le collet des molaires en vue latérale. Il semblerait donc que le crâne ait été bas et gracile. Le bord antérieur de l'orbite semble avoir été aligné sur M1/ (ou à la limite M1-/M2/). Le bord postérieur du foramen infra-orbitaire, situé à 8 mm au-dessus de la crête alvéolaire devait se trouver à l'aplomb du paracône de P4/ ; sur RbS-501 il apparaît

également au-dessus du paracône de DP4/.

Conformément aux caractéristiques du crâne, la mandibule de *An. jeanteti* (RbS-622) est grêle, haute de 14 mm sous P/2 et de 24 derrière M/3. Le DPC n'est entièrement conservé sur aucun spécimen ; sur RbS-622 sa longueur conservée correspondrait à 44% de la LRDJ. Cette mandibule appartenant à un sujet âgé (UM/1 3,5) ne possède pas de P/1. La symphyse est étroite et basse (10 mm de hauteur) ; son bord postérieur se projette à 18 mm env. en avant de P/2 ; il y a deux foramens mentonniers à ce niveau proches de la crête osseuse. La branche montante n'est pas connue.

Discussion

Cette forme de Robiac avait été jusque-là rapprochée de l'espèce parisienne *desmaresti*, et c'est effectivement au genre *Anchilophus* qu'elle doit encore être attribuée dans le cadre de la nouvelle répartition générique des Anchilophini. Les *Metanchilophus* sont en effet moins lophodontes, plus homéodontes, possèdent des dents jugales supérieures plus allongées transversalement, sans préfossette, et des inférieures moins étroites avec des lobes moins arrondis et généralement dépourvus de cingulum labial.

Sur la pièce-type du calcaire de St-Ouen les dents sont toutefois nettement plus petites que celles de Robiac ; tous les paramètres sont concernés, quoique les différences soient surtout significatives pour P4/ et M3/, ce qui révèle une répartition différente des surfaces masticatoires (Remy, 2012, tabl. 5).

En effet, *An. desmaresti* se caractérise aussi par une moindre hétérodontie qui se traduit à la fois quantitativement et morphologiquement. La surface relative de P4/ par rapport aux molaires y est un peu plus grande (Remy, 2012, tabl. 34) et le gradient de M1/ à M3/ plus faible ; en conséquence la surface des deux premières dents (P4/ + M1/) représente 80% de celle des deux dernières (M2/ + M3/) au lieu de 73% à Robiac. L'homéodontie un peu plus accentuée de *An. desmaresti* se traduit aussi morphologiquement.

Ainsi, l'inclinaison de l'ectolophe en vue occlusale est à peine plus marquée sur M3/ que sur les autres dents contrairement à Robiac ; le métastyle de la M3/ et son cingulum postérieur ne sont pas particulièrement proéminents, et elle n'est pas spécialement rétrécie à l'arrière. Autres particularités de l'espèce parisienne, les crêtes accessoires entre paracône et métaconule apparaissent moins développées qu'à Robiac, sans

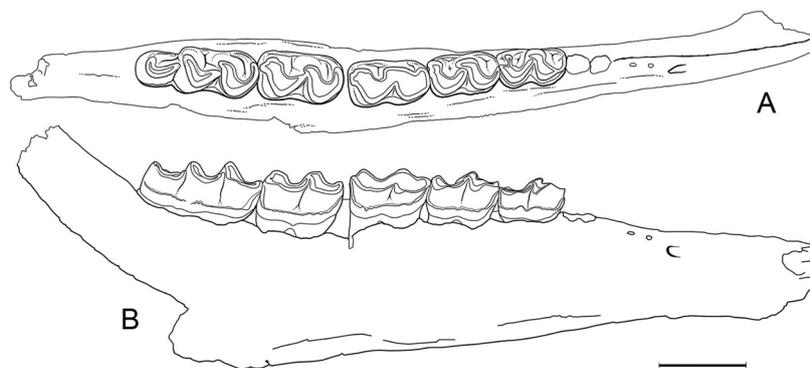


Figure 21. *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti*. RbS-622, mandibule droite avec P/3-M/3 (Robiac-Sud, MP 16, Eocène moyen terminal, France). A, vue occlusale ; B, vue labiale. Échelle 1 cm.

qu'on puisse juger, il est vrai, des possibilités de variation de ces structures chez *desmaresti*.

La relative hétérodonie la forme de Robiac la rapproche donc plutôt du sous-genre *Paranchilophus*. Cependant, chez l'espèce espagnole *remyi*, les dents jugales supérieures sont un peu plus allongées transversalement, les molaires sont plus grandes, les prémolaires et surtout la P4/ différentes. La P4/ y présente en effet une forme triangulaire avec un protocône proéminent à peine déporté antérieurement ; le métalophe est court, parallèle au protolophe, l'hypocône est petit, extrêmement en retrait par rapport au protocône et relié au cingulum postéro-interne ; une crête accessoire unit le protocône au métalophe au niveau du métaconule ; à l'extrémité de celui-ci le crochet bas qui s'en détache n'atteint pas le paracône ; il n'y a donc pas de préfossette fermée. On peut ajouter que l'hétérodonie est particulièrement accentuée chez *An. (Par.) remyi* ; le PMI n'y atteint que 68 (contre 75-78 à Robiac) et la surface des prémolaires (S_p/S_M) ne représente que 48% de celle des molaires (contre 58%).

Il apparaît finalement que la forme de Robiac doit être rapportée au sous-genre *Paranchilophus* mais représente une espèce nouvelle. Cette conclusion se trouve d'ailleurs confortée par l'arborescence du cladogramme proposé dans le travail déjà cité (Remy, 2012 : 80).

Quelques dents du Mormont peuvent être attribuées à cette espèce et notamment les deux M3/ d'Eclépens A figurées par Hooker & Weidmann (2000) sous les dénominations d'*Anchilo-*

phus desmaresti (Mt-1162) et *An. dumasi* (Mt-1492). Ces dents sont beaucoup plus grandes que leurs homologues de Paris ; elles entrent au contraire dans les limites de variation de *An. jeanteti*, et en présentent la morphologie caractéristique.

genre *Metanchilophus* REMY, 2012

***Metanchilophus gaudini* (Pictet & Humbert, 1869)**

Synonymie.

Hooker & Weidmann, 2000, p. 122 : *Anchilophus radegondensis gaudini*.

Sous-espèces incluses. *Metanchilophus gaudini gaudini* (Pictet & Humbert, 1869), *Metanchilophus gaudini fontensis* Remy 2012.

Spécimen-type, Figuration. Voir avec la sous-espèce nominale.

Diagnose amendée. Espèce la plus brachyodonte de tous les *Anchilophini* et pourvue de dents jugales très bunodontes. Ectolophes très onduleux avec une côte très marquée sur le métaconule. Sillons entre paraconule et protocône très profonds. Développement relatif du secteur prémolaire un peu plus faible que chez *Met. dumasi*. Email apparemment épais. Diastème post-canin maxillaire allongé, supérieur à 43% de $L_{P2-M3/}$. Foramen infra-orbitaire au-dessus de la P3/. Bord antérieur de l'orbite aligné sur M1/. Arcade zygomatique assez mince ne cachant pas les dents en vue latérale. Hauteur de la tubérosité maxillaire faible. Hauteur de la mandibule très croissante vers l'arrière.

Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
N				11	11	11	12	13	12
moyenne				8,9	4,3	4,9	9,0	5,1	5,5
limites de variation				7,8-9,1	3,8-4,6	4,5-5,3	8,3-9,8	4,7-5,4	5,1-6,0
écart-type				0,641	0,287	0,291	0,487	0,287	0,261
coeff. de variation				7,2	6,6	5,9	5,4	5,7	4,7

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	14	13	13	22	22	22	16	21	20	16
moyenne	9,5	5,7	5,9	10,4	6,0	6,1	14,3	5,6	5,4	4,2
limites de variation	8,5-10,0	5,3-6,6	5,7-6,0	9,2-10,8	5,8-6,5	6,0-6,7	12,7-15,4	5,2-6,1	5,0-6,1	4,0-4,6
écart-type	0,372	0,355	0,288	0,593	0,376	0,449	0,924	0,353	0,315	0,310
coeff. de variation	3,9	6,3	4,9	5,7	6,3	7,4	6,5	6,3	5,9	7,3

A. (*Paranchilophus*) *remyi*

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
NM 43030	6,2	2,9	3,1	8,1	4,2	4,5	8,7	4,7	5,4
comparaison entre A. (<i>P.</i>) <i>jeanteti</i> et A. (<i>P.</i>) <i>remyi</i>									
degrés de liberté				10	10	10	11	12	11
t (<i>jeanteti</i> / <i>remyi</i>)				-1,1272	-0,4251	-1,3442	-0,5754	-1,2307	-0,3988
signification				NS	NS	NS	NS	NS	NS
rapports moyens				109,3	103,0	109,1	103,4	107,8	102,0

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
moyenne NM 43030, 43032	10,0	5,9	5,9	11,3	6,5	6,1	16,2	6,1	5,3	3,7
comparaison entre A. (<i>P.</i>) <i>jeanteti</i> et A. (<i>P.</i>) <i>remyi</i>										
degrés de liberté	14	13	13	22	22	22	16	21	20	16
t (<i>jeanteti</i> / <i>remyi</i>)	-1,5024	-0,9439	0,3101	-1,9958	-1,7083	0,0277	-2,7368	-1,9732	0,4771	2,6088
signification	NS	NS	NS	-95	-90	NS	-98	-90	NS	99
rapports moyens	95,9	95,8	101,1	92,4	92,8	100,2	88,6	91,7	102,1	116,1

Tableau 16. Mesures des dents jugales inférieures d'*Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec *An. (Par.) remyi*.

Remarque préliminaire. J'ai précédemment (Remy, 2012 : 45) réfuté la prise de position de Hooker & Weidmann (2000) qui faisaient de *Met. gaudini* un synonyme junior de *Met. radegondensis*. Les différences morphologiques entre les deux taxons sont certes peu marquées, mais par contre la différenciation est importante sur le plan quantitatif (Remy, 2012 : tabl. 9, 33 et 34), révélant une répartition très différente de la surface occlusale des dents, avec un déplacement vers l'avant des surfaces masticatoires chez *Met. radegondensis*. Cette différenciation pourrait être éventuellement considérée comme une modernisation de la denture sans augmentation globale de taille entre deux formes éloignées dans le temps. Cependant, les gisements de Fons, d'âge intermédiaire, ont livré une forme morphologiquement voisine de celle du Mormont (*Met. gaudini fontensis* REMY, 2012), mais dénotant dans cette lignée *Met. gaudini* une tendance évolutive qui l'éloigne de *Met. radegondensis*. En effet, la forme de Fons, plus grande que celle du Mormont, est également significativement plus grande que *Met. radegondensis* au niveau des molaires supérieures et des P4/, tandis que P2/ et P3/ restent plus petites. Par suite le développement du secteur prémolaire se rapproche plus du Mormont que de La Débruge. On ne trouve donc pas sur le matériel de Fons de tendance évolutive en direction de *Met. radegondensis* et il semble judicieux, en conséquence, de conserver le statut d'espèces distinctes aux deux taxons.

***Metanchilophus gaudini gaudini* (Pictet & Humbert, 1869)**
(repris de Remy, 2012, actualisé)

Lectotype (Remy, 1988 : 162). Fragment de maxillaire gauche avec M2/-M3/, MGL LM-12/2335.

Gisement-type. Eclépens-gare (Mormont, Suisse).

Figuration. Pictet & Humbert, 1869, pl. 23 fig. 8 ; Stehlin, 1905, pl. 11 fig. 6.

Série-type. Quelques fragments de maxillaires et de mandibules et une centaine de dents isolées provenant des différentes fissures situées sur les communes d'Éclépens et des Alleveys ou du Mormont indet. (sans indication de localité).

Autres gisements. Mormont (diverses localités, à l'exception de Mormont-Entreroches, ou sans mention précise d'origine [voir Hooker & Weidmann, 2000]), Robiac (Depéret, 1917 : 72 ; Sudre, 1969), Quercy (Bach et Caylux [fide Stehlin, 1905], Lavergne [Remy et al., 1987], Le Bretou [Remy, 1988]), Castrais (Montespieu, Castelpers [fide Stehlin, 1905], Sicardens), Moutiers et Souvignargues (fide Stehlin, 1905).

Répartition biochronologique. Connu seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose. Échancrure de l'ectocrista des dents jugales supérieures faible. Métaconule de P3/ faible parfois inexistant sur P2/. Ectolophe de P2/ possédant deux cuspidés parfois rapprochées. Hypocône seulement ébauché sur P2/. D'après le matériel de Robiac : Hauteur de la tubérosité maxillaire très faible (6 à 7 mm). Arcade zygomatique plus mince qu'à Fons 1. Mandibule nettement plus petite et moins robuste.

***Metanchilophus gaudini gaudini* de Robiac**

Synonymie.

Depéret, 1917, p. 72 : *Anchilophus* cf. *gaudini*,
Sudre, 1969, p. 118 : *Anchilophus* cf. *gaudini*,

Garimond et al., 1975, p. 617 : *Anchilophus* cf. *gaudini*,
Hooker & Weidmann, 2000, p. 122 : *Anchilophus radegondensis gaudini*.

Matériel. UM : RbN-5485, maxillaire sin. avec DP4/-M1/-M2/ ; RbN-5492, -5853, maxillaires dext. avec M2/-M3/ ; RbN-5466, -5902, maxillaires sin. avec M2/-M3/ ; RbN-5505, -5837 (Remy, 2012, pl. 10-20), maxillaires dext. avec P4/-M3/ ; RbN-5499 (Remy, 2012, pl. 10-17), -5835, maxillaires sin. avec P4/-M3/ ; RbN-5674, maxillaire avec P2/-P3/-DP4/-(P4/ in alv.)-(M1/) sin. et DP3/-DP4/-(P3/-P4/ in alv.)-M1/-M2/-(M3/) dext (Remy, 2012, pl. 10-16) ; RbN-5675, maxillaire sin. avec M1/-M3/ ; RbN-5684, maxillaire dext. avec M1/-M2/ ; RbN-5836, maxillaire dext. avec P2/-M3/ (Remy, 2012, pl. 10-18) ; RbN-5893, fragment de maxillaire sin. avec (M2)/-M3/ ; RbN-318Vi, maxillaire dext. avec P2/-M3/ ; RbN-373Co, maxillaire avec P2/-M1/ sin. (373a) et P2/-P4/ dext. (373b) ; RbN-5451, P1/-P2/ sin. (Remy, 2012, pl. 10-21) ; RbN-1Vi, DP3/-M1/ dext. ; RbN-367Co, fragment de maxillaire dext. avec P2/-DP2/-DP3/ et germe sous-jacent de P3/ ; RbN-402Co, fragment de maxillaire dext. avec M3/ ; RbN-403Co, fragment de maxillaire dext. avec P1/-P3/ ; RbN-404Co, DP4/-M1/ dext. avec germe de P4/ sous-jacent ; RbN-5464, -5465, -5554, -5843, -5855, -5866, -5868, -5886, -5889, -5894, -5896, -5973, -5975, -5980, -5981, -5982, -405Co, -474Co, RbS-504, -511, M3/ ; RbN-5033, -5458, -5459, -5685, -5884, -5888, -5890, -5891, -5974, -5978, -500Co, RbS-510, M2/ ; RbN-5823, -5850, -5865, -5870, -5873, -5875, -5908, -5970, -5971, -5977, -5979, -406Co, RbS-509, M1/ ; RbN-5453, -5455 (Remy, 2012, pl. 10-27), -5467, -5549, -5640 (Remy, 2012, pl. 10-28), -5849, -5879, -5909, -5919, -5972, -5976, -499Co, P4/ ; RbN-5032, -5486 (Remy, 2012, pl.10-26), -5676 (Remy, 2012, pl. 10-25), -5862, -5983, -357Co, P3/ ; RbN-5454 (Remy, 2012, pl. 10-23), -5595 (Remy, 2012, pl. 10-22), -5687, -5899 (Remy, 2012, pl. 10-24), -5910, -407Co, P2/ ; RbN-5900, P1/ ; RbN-5860, DP4/ sin. ; RbN-5457, -5984, DP3/ ; RbN-497Co, DP2/ ; **FSL :** 5241, maxillaire sin. avec P3/-P4/ ; 5247, 5248, maxillaires dext. avec P3/-M1/ ; **MMA :** Rbn-32, maxillaire sin. avec M1/-M2/ ; Rbn-35, maxillaire dext. avec P3/-M3/ ; **NMB :** Rb-258, maxillaire sin. avec P4/-M2/.

UM RbN-5468, mandibule dext. avec P3/-M3/ ; RbN-5472, mandibule dext. avec DP2/-M2/ ; RbN-5474, mandibule sin. avec P2/-M3/ ; RbN-5480, mandibule sin. avec DP2/-M1/ ; RbN-5481, mandibule sin. avec P3/-M2/ ; RbN-5483, mandibule sin. avec P2/-P3, (M1)-M3/ ; RbN-5488, fragment de mandibule sin. avec (rac P1)-P2-(alv, mes P3) ; RbN-5497, mandibule sin. avec (M1)-M3/ ; RbN-5498, mandibule dext. avec P3/-M3/ ; RbN-5500, mandibule sin. avec P4/(M1)-M3/ ; RbN-5502, mandibule dext. avec P1/-M3/ et la symphyse ; RbN-5503, mandibule dext. avec M1/-M3/ ; RbN-5504, mandibule sin. avec P4/-M3/ ; RbN-5508, fragment de mandibule sin. avec (alv. P1/P2)-P3-P4/ ; RbN-5535, mandibule sin. avec P1/-M3/ ; RbN-5579, fragment de mandibule sin. avec M2/ ; RbN-5594, fragment de mandibule dext. avec M1/-M2/ ; RbN-5649, mandibule dext. avec P2/-M3/ et la symphyse ; RbN-5650, fragment de mandibule sin. avec (alv. P1)-P2-P4/(M1) ; RbN-5683, mandibule sin. avec P2/-M1/(M2)-(M3) ; RbN-5766, mandibule sin. avec P2-P4/(M1)-(M2)-(M3) ; RbN-5768, mandibule dext. avec P2/(M3) ; RbN-5769, mandibule dext. avec (alv. P2)-(P3)-P4-M2/(M3) ; RbN-5770, fragment de mandibule dext. avec M2/-M3/ ; RbN-5482, mandibule sin. avec M2/-M3/ ; RBN-371Co, mandibule dext. avec DP2/-M1/ ; Rbn-30Vi, mandibule dext. avec P2/-M1/ et la symphyse ; Rbn-317Vi, mandibule dext. avec P4/-M3/ ; RbS-516, mandibule dext. avec P2/-M3/ ; RbS-518, P4/-M1 sin. ; RbS-1690, mandibule dext. avec M3/ ; RbN-5534, mandibule sin. avec M2/ ; RbS-555, fragment de mandibule dext. avec (alv. P1)-P2/ ; RbN-5518, -5520, -5539, -5557, -5603, -5611, -5619, -5621, -5632, -5786, -5921, -410Co, RbS-620, M3/ ; RbN-5522, -5526, -5542, -5550, -5571, -5577, -5586, -5597, -5604, -5606, -5614, -5623, -5628, -5638, RbS-521, M2/ ; RbN-5563, -5564, -5575, -5582, -5584, -5598, -5612, -5616, -5626, -5635, -5778, -5913, -5918, M1/ ; RbN-5490, -5538, -5543, -5545, -5548, -5551, -5552, -5572, -5574, -5593, -5600, -5608, -5610, -5780, -5907, -5912, -425Co, RbS-554, P4/ ; RbN-5537, -5560, -5592, -5605, -5646, -5693, -5911, -5916, -411Co, P3/ ; RbN-5493, -5494, -5521, -5791, -5950, -508Co, P2/ ; RbN-5495, P1/ ; RbN-5797, DP2, DP3 sin. trouvées ensemble ; RbN-5573, -5580, -5641, DP3/ ; RbN-5793, -5906, DP2/ ; **MMA** Rbn-31-B, mandibule sin. avec P2/-P4/ ; Rbn-61, mandibule dext. avec P4/-M3/ ; **FSL**

4878, mandibule dext avec P/4-M/2 ; 5184, mandibule sin. avec (alv. P/1-P/2)-P/3-M/3 ; (*Lophiotherium robiacense* in Savage et al., 1965) ; 5244, mandibule dext. avec (P/3)-M/3 ; 5245, mandibule dext. avec P/4-M/3 ; 5189, M/3 dext.

Description (Figure 22)

Denture. Le matériel de Robiac revêt une grande importance pour la connaissance de *Met. gaudini gaudini*, car la population type d'EGLA, constituée en grande partie de dents isolées, est incomplètement documentée, en particulier pour ce qui concerne les prémolaires antérieures.

Il s'agit d'une forme de taille moyenne, plus petite que *Met.*

dumasi mais un peu plus grande que *An. desmaresti* (Remy, 2012, tabl. 13, 14). La longueur LRDJ (L_{P2-M3}) est de 45 à 49 mm au maxillaire et de 48 à 57 mm à la mandibule (Tableaux 17, 18). Les équations de Janis (1990) confèrent à ces animaux une masse corporelle moyenne de 17 kg (Tableau 1).

Les dents jugales supérieures se caractérisent par leur brachyodontie, leur bunodontie et une homéodontie assez avancée quoique moindre que chez *Met. radegondensis*. L'émail apparaît très épais sur les dents usées.

Les molaires sont allongées transversalement, avec des cuspidés labiales et linguales inclinées ; en conséquence, les faces occlusales non abrasées sont étroites avec un écart Pa-Pr relativement faible et les couronnes très basses ; l'indice I_H , qui

Metanchilophus gaudini gaudini de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	13	14	14	12	14	14	14	13	25	24	24	24
moyennes	6,4	7,0	7,6	7,3	7,7	9,1	9,8	9,4	8,4	10,3	10,8	10,5
limites de variation	5,7-7,0	6,4-7,6	6,6-8,3	6,1-8,0	6,5-8,5	7,5-9,8	7,8-10,6	7,3-10,2	7,6-9,4	9,3-11,0	9,8-11,8	9,5-11,8
écarts-type	0,439	0,333	0,502	0,596	0,579	0,533	0,699	0,787	0,439	0,447	0,560	0,575
coeff. de variation	6,9	4,7	6,6	8,2	7,5	5,9	7,1	8,4	5,2	4,4	5,2	5,5

comparaison entre Robiac et le Mormont												
degrés de liberté	13	14	14	12	21	21	21	20	33	32	32	32
t (Robiac / Mormont)	-2,842	-3,527	-3,330	-1,968	-2,826	-3,082	-1,554	-0,638	-3,241	-3,318	-2,912	-1,843
signification	-98	-99	-99	-90	-98	-99	NS	NS	-99	-99	-99	-90
rappports Robiac/Mormont	87,5	89,1	86,2	89,5	92,5	92,8	95,6	97,9	94,4	94,6	94,9	96,4

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	30	30	29	30	29	28	28	28	31	32	32	32
moyennes	8,9	10,9	11,8	10,7	9,4	12,1	12,8	11,3	9,6	11,6	12,6	11,4
limites de variation	8,0-10,8	10,0-12,3	10,7-14,0	9,4-12,8	7,9-11,0	11,2-14,4	11,8-15,9	10,5-13,4	8,7-10,9	10,3-12,8	11,7-14,5	10,4-12,7
écarts-type	0,546	0,589	0,823	0,649	0,610	0,851	0,888	0,635	0,543	0,620	0,733	0,616
coeff. de variation	6,1	5,4	6,9	6,1	6,5	7,0	6,9	5,6	5,7	5,4	5,8	5,4

comparaison entre Robiac et le Mormont												
degrés de liberté	43	43	42	43	40	39	39	40	44	45	45	45
t (Robiac / Mormont)	-2,171	-1,561	-0,522	-0,901	-2,382	-0,851	-2,439	-3,347	-2,359	-3,186	-2,684	-3,971
signification	-95	NS	NS	NS	-95	-90	-95	-99	-95	-99	-95	-99,9
rappports Robiac/Mormont	96,1	97,5	99,0	98,4	95,7	98,3	95,2	94,1	96,2	95,6	95,8	94,0

Metanchilophus gaudini gaudini de Robiac

SUP	DP2/				DP3/				DP4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	2	2	2	2	4	4	4	4	5	5	5	5
moyennes	7,9	7,3	8,55	7,75	8,55	9,05	10,4	9,025	8,88	9,84	10,92	9,7
limites de variation	7,5-8,3	6,9-7,7	8,5-8,6	7,6-7,9	8,2-9,0	8,8-9,4	9,8-11,0	8,6-9,6	8,3-9,4	9,6-10,2	10,3-11,3	9,2-10,2
écarts-type	0,566	0,566	0,071	0,212	0,342	0,300	0,490	0,465	0,432	0,251	0,415	0,361
coeff. de variation	7,2	7,7	0,8	2,7	4,0	3,3	4,7	5,1	4,9	2,6	3,8	3,7

Metanchilophus gaudini gaudini de Robiac

SUP	LRDJ	L3P	L3M	PMI
N	2	2	6	2
moyennes	47,0	21,5	25,8	82,7
limites de variation	45,4-48,5	20,4-22,6	24,5-27,0	81,6-83,7

comparaison entre Robiac et le Mormont			
degrés de liberté	1 (1)		7
t (Robiac / Mormont)	2,477		-2,966
signification	NS		-95
rappports Robiac/Mormont	87,6		90,6

Tableau 17. Mesures des dents jugales supérieures de *Metanchilophus gaudini gaudini* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec le matériel du Mormont (tous loci confondus). Données de Robiac actualisées ; données du Mormont reprises de Remy, 2012 (tabl. 11). l : LRDJ du Mormont évaluée à 53,6 d'après la somme des longueurs moyennes des dents.

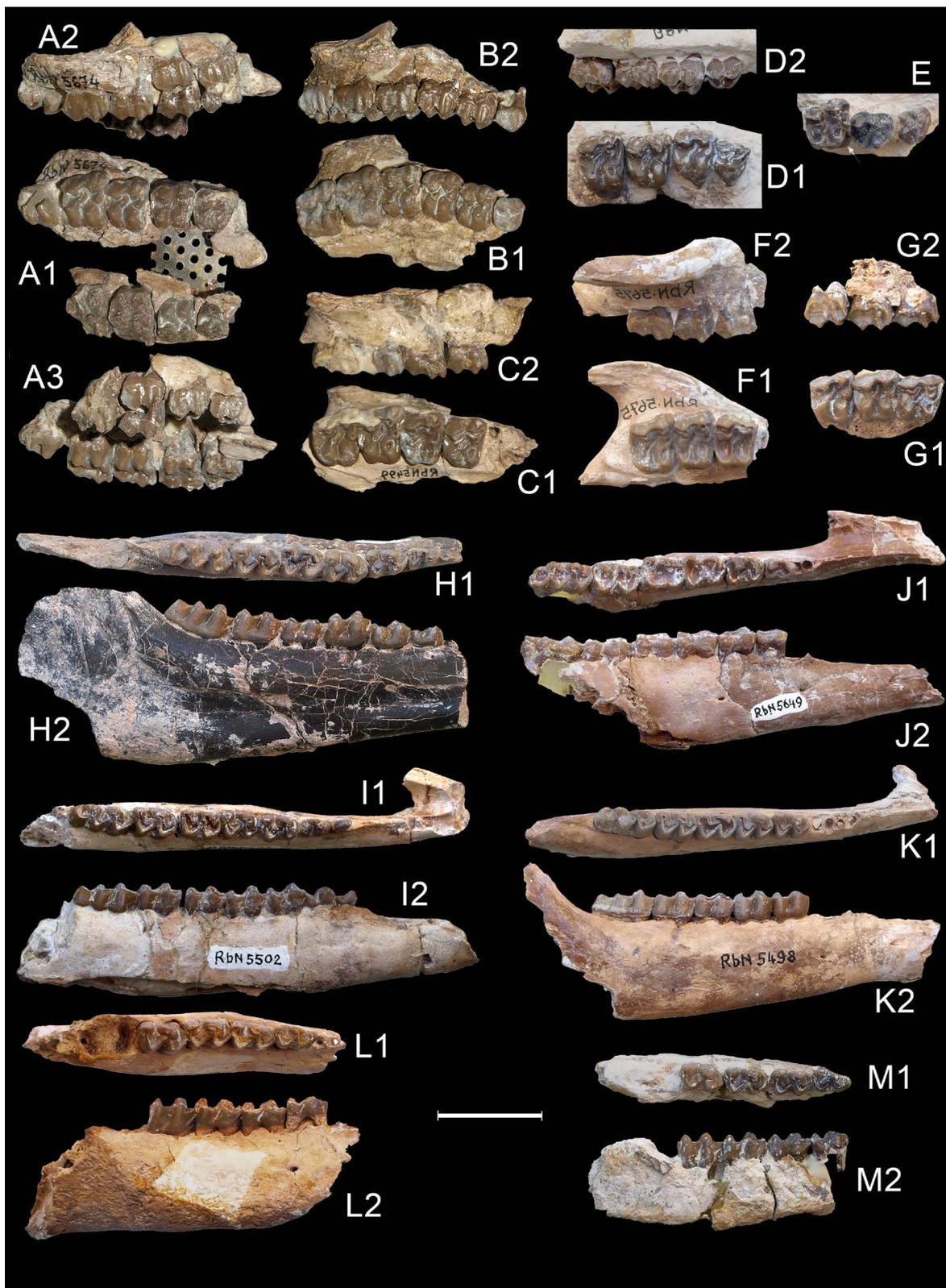


Figure 22. *Metanchilophus gaudini gaudini* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbN-5674, maxillaire avec P2/-P3/-DP4/-(P4/ *in alv.*)-(M1/) gauches et DP3/-DP4/-(P3/-P4/ *in alv.*)-M1/-M2/-(M3/) droites ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale droite ; 3, vue labiale gauche (inverse). **B** : RbN-5836, maxillaire droit avec P2/-M3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : RbN-5499, maxillaire gauche avec P4/-M3/ (inverse) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : RbN-373aCo, maxillaire avec P2/-M1/ gauche (inverse) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E** : RbN-367Co, fragment de maxillaire droit avec P2/-DP2/-DP3/ et germe sous-jacent de P3/ (flèche), vue occlusale. **F** : RbN-5675, maxillaire gauche avec M1/-M3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G** : RbN-5485, maxillaire gauche avec DP4/-M1/-M2/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **H** : RbS-516, mandibule droite avec P2/-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **I** : RbN-5502, mandibule droite avec P1/-M/3 et la symphyse ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **J** : RbN-5649, mandibule droite avec P2/-M/3 et la symphyse ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **K** : RbN-5498, mandibule droite avec P3/-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **L** : RbN-5480, mandibule gauche avec DP2/-M/1 (inverse) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **M** : RbN-371Co, mandibule droite avec DP2/-M/1 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 2 cm.

a pu être mesuré sur une douzaine de M2/ et M3/ de Robiac est en moyenne de 0,44, valeur voisine de celles obtenues sur sept molaires du Mormont ECLA (de 038 à 0,44 ; moyenne 0,42) (Remy, 2012 : tabl. 31) ; c'est ainsi l'espèce d'Anchilophini la plus brachyodonte.

L'ectolophe, de plus en plus oblique de M1/ à M3/, est très onduleux, indice d'une certaine bunodontie qu'on retrouve sur toutes les cuspides et qui s'accompagne de vallées étroites et resserrées au niveau des faces occlusales ; la côte externe du métacône est généralement plus faible que celle du paracône, mais sans retrait marqué de cette cuspidé. Le cingulum labial présente un développement variable ; le parastyle, peu débordant se renforce de M1/ à M3/ ; il n'y a pas de mésostyle,

mais fréquemment sur diverses molaires une petite épine mésostylique (pseudomésostyle) ; cette particularité concerne 70% des spécimens de Robiac. L'indentation de l'ectocrista n'est pas très profonde ; le bord distal de M1-/M2/ est évasé vers la face occlusale, mais un métastyle caractérisé ne se trouve que sur la M3/ qui n'est pas spécialement rétrécie à l'arrière.

La séparation entre paraconule et protocône est toujours soulignée par un profond sillon ; le métaconule est moins individualisé, mais il peut être dissocié de l'hypocône par un sillon, sur 58% des spécimens de Robiac. La paroi interne des cuspides labiales est très bombée, spécialement celle du paracône qui tend à combler la vallée entre paraconule et métaconule, mais on n'observe que rarement (dans moins de

Metanchilophus gaudini gaudini de Robiac

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
N	20	20	20	27	27	27	42	41	42
moyenne	6,3	3,7	4,1	7,6	4,9	5,5	8,1	5,6	6,1
limites de variation	5,3-6,5	3,3-3,8	3,4-4,2	6,8-8,2	4,5-5,5	4,9-6,0	7,1-8,7	5,1-6,1	5,3-6,7
écart-type	0,4198	0,2167	0,3502	0,3948	0,3469	0,2987	0,5306	0,3317	0,4517
coeff de variation	6,7	5,9	8,6	5,2	7,1	5,4	6,6	5,9	7,4

comparaison entre Robiac et le Mormont									
degrés de liberté	19	19	19	28	28	28	41	40	41
t (Robiac / Mormont)	-1,488	-1,441	-1,519	-1,884	-2,468	-1,521	2,027	1,569	0,813
signification	NS	NS	NS	-90	-95	NS	95	NS	NS
rappports Robiac/Mormont	90,7	92,0	88,2	94,5	90,7	94,8	115,5	110,3	106,5

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	38	38	38	42	41	40	34	33	36	34
moyenne	8,4	5,9	5,9	8,9	6,2	6,2	12,4	5,8	5,5	4,3
limites de variation	7,3-9,4	5,3-6,4	5,2-6,6	7,6-9,2	5,6-6,7	5,4-6,6	10,4-13,5	5,0-6,7	4,9-6,4	3,7-5,3
écart-type	0,6127	0,3723	0,4304	0,7252	0,3802	0,3586	0,7720	0,4219	0,3703	0,3983
coeff de variation	7,3	6,3	7,3	8,1	6,1	5,8	6,2	7,2	6,7	9,2

comparaison entre Robiac et le Mormont										
degrés de liberté	41	40	41	44	42	41	46	44	48	46
t (Robiac / Mormont)	0,210	0,382	-0,832	-1,134	-0,820	-1,560	-3,290	-2,510	-1,567	-2,881
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	-99	-95	NS	-99
rappports Robiac/Mormont	100,7	101,2	97,2	95,5	97,1	94,7	93,9	94,7	96,9	92,5

Metanchilophus gaudini gaudini de Robiac

INF	DP/2			DP/3		
	L	l1	l2	L	l1	l2
N	3	3	3	4	4	4
moyenne	6,1	3,4	3,9	7,6	4,6	5,2
limites de variation	5,7-6,7	2,9-3,7	3,6-4,2	7,1-7,8	4,1-5,0	4,6-5,4
écart-type	0,551	0,462	0,300	0,332	0,377	0,379
coeff de variation	9,1	13,5	7,7	4,4	8,3	7,4

Metanchilophus gaudini gaudini de Robiac

INF	LDPC	LRDJ	%DPC	L3P	L3M	PMI
N	1	8	1	11	16	8
moyenne	21	51,8	44,2	21,9	28,8	73,5
limites de variation		47,5-56,8		20,8-23,6	25,4-33,2	71,1-75,9
écart-type		2,790		0,941	2,025	1,810
coeff de variation		5,4		4,3	7,0	2,5

comparaison entre Robiac et le Mormont						
degrés de liberté		7 (1)			17	
t (Robiac / Mormont)		-0,367			-1,892	
signification		NS			-90	
rappports Robiac/Mormont		97,9			92,7	

Tableau 18. Mesures des dents jugales inférieures de *Metanchilophus gaudini gaudini* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec le matériel du Mormont (tous loci confondus). Données de Robiac actualisées ; données du Mormont reprises de Remy, 2012 (tabl. 12). 1 : LRDJ du Mormont évaluée à 52,9 d'après la somme des longueurs moyennes des dents.

15% des cas) l'apparition d'une crête emoussée en direction du métaconule, évoquant l'ébauche d'un anticrochet que l'on ne trouve cependant jamais caractérisé comme chez le genre *Anchilophus*.

L'hypocône est un peu moins volumineux que le protocône ; il se trouve parfois en retrait, rompant l'alignement des cuspidés internes. Le cingulum interne ne déborde que rarement l'ouverture du medivallum ; le cingulum postérieur est très développé sur M3/ (il forme presque une troisième crête transverse sur le lectotype du Mormont).

Le secteur prémolaire est modérément développé comparativement aux molaires ; le PMI varie de 82 à 84 au maxillaire (contre 89-92 chez *Met. radegondensis*) (Tableau 17). En surface (S_p/S_M), les prémolaires P2/-P4/ représentent environ 66 % des molaires chez *Met. gaudini* de Robiac, contre 82-84 à La Détruge (Remy, 2012, tabl. 33, 34).

P4/ est molariforme, un peu moins allongée transversalement que les molaires : on y observe généralement un retrait de l'hypocône. P3/, en place sur le maxillaire RbN-5674 (Figure 22A), est un peu plus petite que la précédente, également molariforme mais avec bord interne légèrement rétréci et peu de retrait de l'hypocône. La P2/ RbN-5674, présente des cuspidés externes bien séparées, un protolophe oblique, des conules très faibles et deux cuspidés internes réunies à la base ; mais sur d'autres spécimens comme RbN-5836 (Figure 22B), paracône et métacône sont nettement plus resserrés. Une P1/ est présente sur un petit fragment de maxillaire (RbN-5451) ; c'est une petite dent triangulaire assez élargie à l'arrière et pourvue d'une seule cuspidé externe. Les cinq prémolaires supérieures isolées connues au Mormont correspondent tout à fait à ces descriptions, au rang que Stehlin leur avait assigné.

DP3/ et DP4/ sont en place avec les prémolaires sur le maxillaire RbN-5674 ; ce sont des dents molariformes, plus petites que les molaires, leur contour interne est peu rétréci, leur couronne est basse ; elles sont trop usées pour permettre de distinguer le métaconule, mais sur la DP4/ Rb-5485 (Figure 22G), celui-ci est très distinct de l'hypocône.

Les dents jugales inférieures sont plutôt larges ; l'indice I_H de hauteur des couronnes varie entre 0,94 et 1,14 (Remy, 2012 : 50) ; elles présentent des croissants assez anguleux, aux crêtes presque rectilignes, le paralophide se recourbant toutefois à l'avant pour se fondre dans le cingulum ; protolophide et hypolophide sont légèrement obliques. On observe aussi que les cuspidés internes surplombent habituellement protoconide et hypoconide, que le métaconide est souvent dédoublé par un métastylide bien individualisé et dont l'obliquité basale tend à rétrécir la vallée interne postérieure ; par ailleurs, l'hypoconulide de M/1 et M/2 est à peine développé, mais le troisième lobe de M/3 est plutôt volumineux et large. Le cingulum labial est remplacé sur les cuspidés des dents jugales par un simple bourrelet débordant éventuellement du medivallum comme un liseré très fin surtout sur les dernières molaires.

Le secteur prémolaire est bien développé ; le PMI oscille entre 73 et 76, des valeurs cependant inférieures à celles de radegondensis (85) et même légèrement inférieures à celles de *Met. dumasi* (Remy, 2012 : tabl. 28). P/4 et P/3 sont parfaitement molariformes, quoique le trigonide de cette dernière soit un peu rétréci à l'avant. P/2 est connue par une dizaine de spécimens en place sur leur arcade. C'est une dent beaucoup plus petite et étroite que P/3, habituellement rétrécie à l'avant, mais morphologiquement assez molariforme. Elle est surplombée par un protolophide qui est court et échancré

avec un métaconide dédoublé ; le trigonide est en croissant aplati avec un paralophide rectiligne dirigé antérieurement ; le talonide est bas. L'hypoconide est en position très distale, le métalophide rectiligne et l'hypolophide parfois court, mais le plus souvent terminé par un entoconide bien développé. P/1 (RbN-5502, Figure 22I) est une très petite dent biradiculée ; elle comporte une seule cuspidé antérieure, pourvue d'une carène longitudinale et un talonide très court et bas.

Les molaires de lait DP/2 à DP/4 (RbN-5480 et -371Co, Figures 22L et 22M) présentent la même structure que les prémolaires homologues, mais elles sont plus étroites et allongées, avec métaconide plus nettement dédoublé, et DP/2 possède un paraconide en retrait du paralophide.

La partie antérieure de la denture, canines et incisives, est inconnue.

Données ostéologiques

Quelques observations sont possibles sur les maxillaires et mandibules de Robiac (alors que le matériel du Mormont n'a livré aucune donnée ostéologique). La longueur du DPC maxillaire est inconnue (on sait par ailleurs qu'il était très long chez *Met. gaudini fontensis* : jusqu'à 50% de LRDJ). Le FIO débouche au-dessus de P3/ (RbN-5499, Figure 22C) et le bord antérieur de l'orbite devait être aligné sur la M1/ (RbN-5505). Le plancher orbitaire est très large, l'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire s'ouvrant à 12 mm au moins du rebord externe le l'orbite ; l'arcade zygomatique est très écartée de la rangée dentaire ; elle ne cache pas les dents en vue latérale ; elle est très mince (6,5 mm) et la hauteur de la tubérosité maxillaire HTMX très faible (à peine 6 mm) sur RbN-5505, -5675.

Une dizaine de spécimens permettent de se faire une idée de la morphologie mandibulaire. Les mandibules de Robiac sont nettement plus petites et moins robustes que celles de Fons ; la hauteur de la branche horizontale, très croissante vers l'arrière, est, à Robiac de 9 à 11,5 sous le DPC, de 16,5 à 17,5 à l'aplomb de P/2 et de 21,5 à 24 en arrière de M/3 (contre respectivement 13,5, 20-21 et 32,5-35,5 pour les spécimens de Fons [Remy, 2012 : tabl. 37]). Le DPC est long, quoiqu'un peu plus court que chez *Met. dumasi* (38 à 48% de LRDJ), et comme chez cette espèce le bord postérieur de la symphyse n'atteint pas la P/1, il s'en faut même de 13 mm sur Rb-5502. Au niveau du rétrécissement post-canine, la mandibule semble avoir été très étroite et fine (sans doute moins de 11 mm de largeur). Les foramens mentonniers sont très variables, ils semblent être généralement triples ou même quadruples (RbN-5649, Figure 22J) et peuvent se répartir depuis le tiers antérieur du DPC jusqu'à l'aplomb de la limite P/3-P/4. L'arrière de la mandibule n'est pas connu à Robiac.

Commentaires

Cette description de la forme de Robiac correspond bien à l'hypodigme de *Metanchilophus gaudini* du Mormont et à la population apparentée de Fons, tout en fournissant un complément important de documentation pour l'espèce. Les variations morphologiques sont apparemment les mêmes dans les trois populations, les taux d'hypsodontie identiques de même que l'étroitesse des faces occlusales. La largeur relative des dents jugales inférieures semble équivalente. Tout au plus notera-t-on que le relief du métacône des supérieures est peut-être un peu plus accentué à Robiac (comme à Fons) qu'au Mormont et le cingulum antérieur un peu moins épais en général. En outre, les trois DP3/ et les trois DP4/ du Mormont signalées par Stehlin se distingueraient des pièces de Robiac

par un contour interne un peu plus rétréci et par une individualisation particulièrement nette du métaconule.

Sur le plan quantitatif, des différences sont cependant à noter. La longueur LRDJ (45-49 mm au maxillaire) est un peu plus réduite qu'au Mormont où on peut l'estimer entre 48 et 54 mm. Les mesures individuelles des dents de Robiac sont également plus faibles avec un écart de l'ordre de 4 à 6% en moyenne (Figure 23) et ces différences sont significatives pour différents paramètres, notamment au maxillaire (Tableaux 17, 18). L'intégration d'une plus grande quantité de matériel de Robiac (mais essentiellement des dents isolées) a toutefois permis de constater que les écarts entre les deux populations étaient plutôt moindres que ce qui apparaissait dans mon précédent papier (Remy, 2012, tabl. 13, 14).

La répartition des surfaces de mastication semblerait d'autre part un peu différente : au maxillaire, le rapport prémolaires / molaires serait plus faible à Robiac (0,66 au lieu de 0,70 [Remy, 2012, tabl. 34], avec des PMI de 81 et 85 respectivement [Remy, 2012, tabl. 27]). Les P2/ seraient principalement en cause : le rapport de surface P2 / M3 vaut seulement 0,40 au lieu de 0,49 au Mormont.

Il serait cependant hasardeux de tirer des conclusions définitives des ces observations car en fait de prémolaires je n'ai eu en mains que de trop rares spécimens du Mormont (2 P2/, 2 P/2, 1 P/4). On ne peut pas écarter des artefacts d'échantillonnage avec en outre la possibilité de quelques erreurs d'attribution pour les dents isolées. Il semble donc justifié, eu égard à leur étroite ressemblance morphologique, d'assimiler complètement les deux ensembles Mormont et Robiac, et le matériel de Robiac a permis en outre de compléter la diagnose amendée de ce taxon.

Metanchilophus castrensis REMY, 2012

(repris de Remy, 2012, actualisé)

Synonymie.

Stehlin, 1905, p. 528 : *Anchilophus* cfr. *Depéreti* (sic).

Garimond *et al.*, 1975, p. 617 : *Anchilophus* cf. *dumasi*.

Holotype. UM MOI-02, maxillaire dext. avec P2/-M3/. A noter que ce maxillaire, appartenant à une faune bien documentée, a été préféré au crâne PAL-2010.0.6 signalé ci-dessous, en raison de l'incertitude concernant l'origine précise de ce dernier.

Figuration. Remy, 2012 : texte-fig. 16, pl. 17 fig. 1.

Gisement-type. Molinier (environs de Castres, département du Tarn, France) (formation du Castrais).

Autres gisements. diverses localités du Castrais, Robiac, Le Bretou, Le Mormont.

Répartition biochronologique. Connu seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose. Dents jugales supérieures présentant un ectolophe relativement aplati, un paraconule globuleux mais séparé du protocône par un sillon moins profond que chez *Met. dumasi* ou *Met. gaudini*. Surface relative des prémolaires plus grande que chez *Met. depereti*, plus faible que chez ces deux autres espèces. Hypocône de P4/ assez en retrait. Hypocône de P3/ relié généralement au protocône. P2/ pourvues de deux cuspidés labiales resserrées, d'un hypocône peu distinct et d'un petit métaconule. Entoconide de P3/ plus ou moins développé. P/2 allongée et étroite, talonide bas légèrement en croissant. Longueur basi-crânienne (LBCT) estimée à 165 mm ; museau un peu moins étroit que chez *Met. dumasi*. Diastème post-canins un peu moins long que chez *Met. dumasi* (37% de L_{P2-M3} au maxillaire ; 54-58% à la mandibule). Échancrure nasale n'atteignant probablement pas le niveau des prémolaires. Foramen infra-orbitaire à l'aplomb du paraconule de P4/. Bord antérieur de l'orbite aligné sur le paraconule de M2/ (ou sur la limite M1/-M2/). Contact probable naso-lacrymal en avant de l'orbite. Arcade zygomatique plus grêle que chez *Met. dumasi*. Crêtes frontales faibles et dédoublées ; convergence très postérieure, au niveau du rétrécissement post-cérébral. Encéphalisation assez avancée avec lobe frontal bien développé et gyrencéphalie relativement complexe. Apophyse paroccipitale longue et dirigée vers l'arrière. Hauteur de la mandibule très croissante vers l'arrière.

Metanchilophus castrensis de Robiac

Matériel. UM RbN-5452, fragment de maxillaire dext. avec P2/- P3/ (Remy, 2012, pl. 18, fig. 5) ; RbN-5838, M2/-M3/ dext. ; RbN-5840, maxillaire sin. avec P4/-M3/ (Remy, 2012, pl. 18, fig. 9) ; RbN-5842, maxillaire sin. avec M1/-M3/ (Remy, 2012, pl. 18, fig. 8) ; RbN-5898, fragment de maxillaire sin. avec P1/-P2/ (Remy, 2012, pl. 18, fig. 7) ; RbN-5462, -5848, -5887, M1/ ; RbN-5460, -5885, M2/ ; RbN-5463, -5844 (Remy, 2012, pl. 18, fig. 4), -5882, RbS-502, M3/ ; RbN-5920, -5985, P2/ ; RbN-5847, P3/ ; RbN-5929, P4/ ;

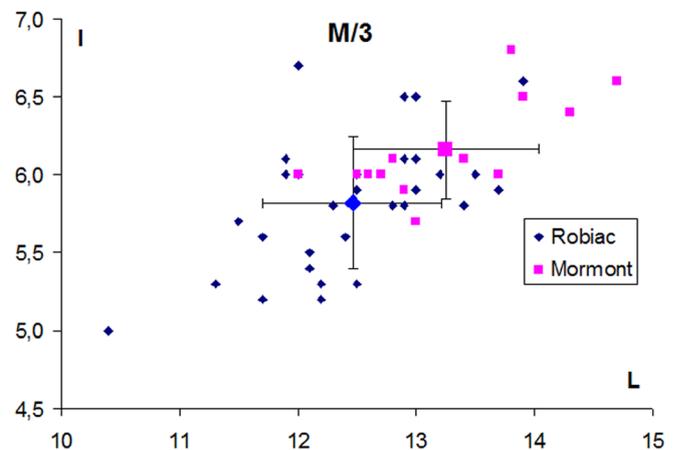
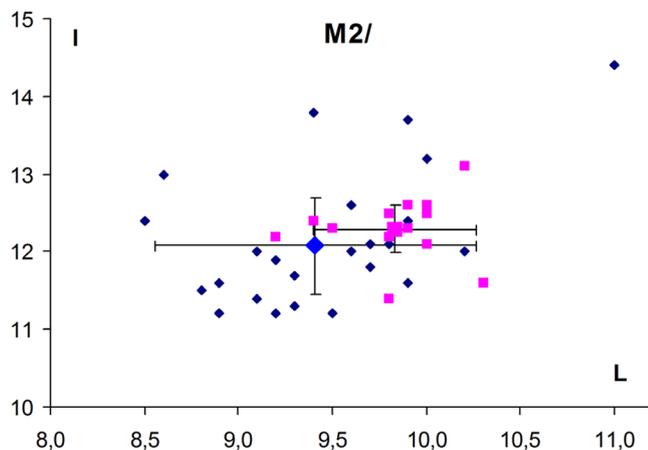


Figure 23. *Metanchilophus gaudini gaudini*. Comparaison des M2/ et M3/ de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et du Mormont (tous loci confondus). Les données avec marges d'erreur sont les moyennes \pm s des deux populations.

FSL 5234, maxillaire sin. avec M1/-M3/ (Remy, 2012, pl. 18, fig. 6) ; 5236, P3/-(P4/) sin. ; 5246, maxillaire dext. avec M1/-M3/ (Remy, 2012, pl. 18, fig. 3).

UM Rb-5476, mandibule dext. avec P/4-M/2 : RbN-5478, mandibule dext. avec P/2-M/3 : RbS-517, mandibule dext. avec la symphyse et P/1-(P/2)-(P/3), M/1-M/2 ; fragments de mandibule : RbN-5471 avec M/2-M/3 sin ; -5473 avec P/4-M/2 dext. ; -5568, RbS-524, avec M/1-M/2 dext. : RbN-5587, P/3-P/4 inf. sin. ; RbN-54W (coll. Wouters), mandibule dext. avec P/3-P/4-M/1-M/2 ; RbS-527, M/3 ; RbN-5567, -5624, M/2 ; RbN-5609, M/1 ; RbN-5617, RbS-528, -627, P/3 ; **FSL** 5244, mandibule dext. avec (P/3)-P/4-M/3 ; 5245, mandibule dext. avec P/4-M/3 (Remy, 2012, pl. 18, fig. 10).

Description comparative (Figure 24)

Les spécimens de Robiac, attribués à cette espèce de taille intermédiaire entre *Met. depereti* d'Egerkingen et *Met. dumasi* de Fons ou d'Euzet, se distinguent de la population-type du Castrais par diverses caractéristiques.

D'après les mesures individuelles des dents, il semble d'abord que la forme de Robiac soit légèrement plus grande (en moyenne +3% au maxillaire, +5 à la mandibule), mais ces différences ne sont globalement pas significatives (Tableau 19).

Pour une surface totale identique des dents jugales supérieures, le PMI semble par ailleurs un peu plus élevé : 79,7 au lieu de 78,2 ; ce sont d'ailleurs des valeurs relativement faibles pour un *Metanchilophus*, chez *Met. dumasi* par

exemple il dépasse 85. En surface le rapport S_p/S_M s'établit à 0,64 à Robiac contre 0,57-0,59 au Castrais, valeur qui reste toutefois éloignée aussi bien de l'espèce d'Egerkingen (0,50) que de *Met. dumasi* de Fons et d'Euzet (0,71 à 0,80). Comme au Castrais, ces différences concernent surtout les prémolaires antérieures : les surfaces de P2/+P3/ représentent en moyenne 105% de celle M3/ (100% au Castrais) contre 134 chez *Met. dumasi* et 81 chez *Met. depereti* (Remy, 2012 : tabl. 27, 28, 33, 34).

Morphologiquement les dents de Robiac présentent également quelques différences par rapport à la population-type du Castrais. Les couronnes des molaires semblent un peu plus hautes, et un peu plus allongées transversalement ; le paraconule apparaît plus profondément séparé du protocône ; les cuspidés internes sont plus inclinées en direction de l'ectolophe, ce qui réduit la distance Pa-Pr sur les dents intactes (RbN-5840, Figure 24A) ; le retrait de l'hypocône semblerait plus marqué sur P3/ et la molarisation de P2/ un peu plus avancée : cuspidés labiales un peu plus séparées, hypocône mieux développé (RbN-5898, Figure 24G). On note enfin le développement particulièrement fort du cingulum postérieur sur la M3/ (FSL 5234), pouvant aboutir avec les progrès de l'abrasion à la formation d'une sorte de troisième crête (FSL 5246, Figure 24B).

Les dents jugales inférieures de Robiac offrent aussi quelques particularités notables. Les molaires, de même taille qu'au

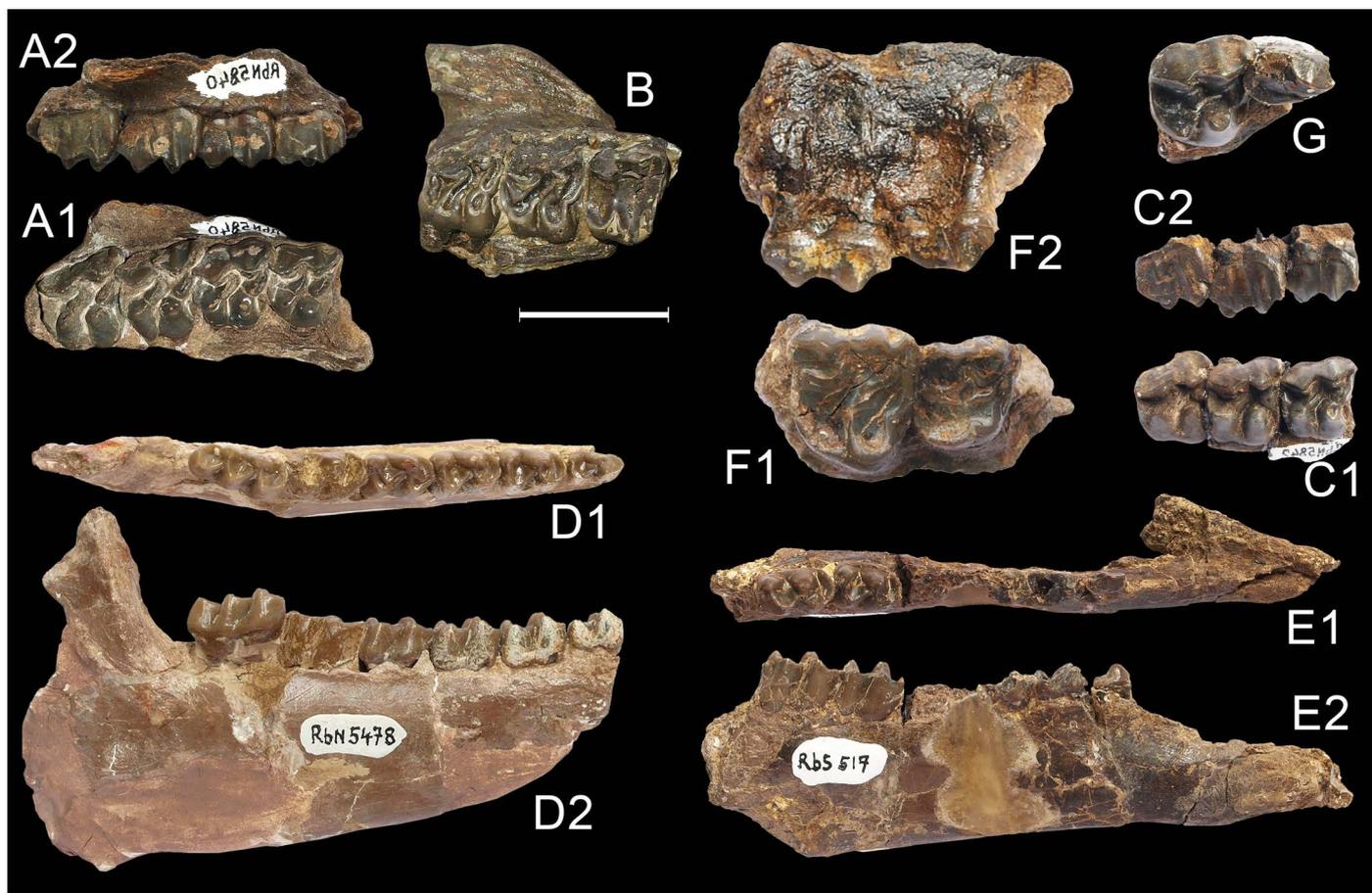


Figure 24. *Metanchilophus castrensis* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbN-5840, maxillaire gauche avec P4/-M3/ (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : FSL 5246, maxillaire droit avec M1/-M3/, vue occlusale. **C** : RbN-5842, maxillaire gauche avec M1/-M3/ (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : RbN-5478, mandibule droite avec P/2-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E** : RbS-517, mandibule droite avec la symphyse et P/1-(P/2)-(P/3), M/1-M/2 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **F** : RbN-5452, fragment de maxillaire droit avec P2/- P3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G** : RbN-5898, fragment de maxillaire gauche avec P1/-P2/ (inversé), vue occlusale. Échelle 2 cm (Fig. A à E) ou 1 cm (Fig. F, G).

Castrais, ont dans l'ensemble un métastylide mieux développé, les croissants des lobes semblent moins dissymétriques mais le plus souvent assez anguleux. Les prémolaires sont plus grosses et un peu plus molarisées. Sur RbN-5478 (Figure 24D) P/3 est entièrement molariforme et P/2 a atteint le degré de molarisation des P/3 de Molinier.

aucune donnée concernant le crâne. Quant aux fragments mandibulaires, ils permettent quelques observations concordantes avec le matériel du Castrais. D'après RbS-517 (Figure 24E), le DPC semble avoir été très long, la symphyse extrêmement effilée, étroite et basse, déportée très en avant de P/1.

Sur le plan ostéologique, le matériel de Robiac ne fournit

Metanchilophus castrensis de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	5	5	5	5	2	2	2	2	2	1	2	1
moyenne	7,1	7,8	8,4	8,2	8,7	10,7	10,9	11,3	10,0	12,4	12,7	12,6
limites de variation	6,3-8,0	7,4-8,4	8,1-8,9	7,6-9,4	8,4-9,0	9,9-11,4	9,9-11,8	10,9-11,7	9,8-10,2		12,5-12,8	
écart-type	0,6205	0,3782	0,3130	0,6950								
coeff. de variation	8,7	4,8	3,7	8,4								

Comparaison entre Robiac et le Castrais

degrés de liberté	9	9	9	9	13	14	13	13	15	12	13	12
t (Robiac / Castrais)	-1,883	0,761	-0,387	1,396	0,363	1,930	-0,049	3,253	1,683	1,918	1,854	1,526
signification	-90	NS	NS	NS	NS	90	NS	99	NS	90	90	NS
rappports Robiac/Castrais	92,8	103,6	98,7	107,7	101,4	108,6	99,7	111,9	107,3	110,1	107,1	111,2

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	7	7	7	7	6	6	6	7	9	9	9	9
moyenne	10,3	12,3	13,6	11,9	11,1	14,0	15,0	13,2	11,4	13,2	14,5	12,5
limites de variation	9,6-10,9	11,5-13,4	12,6-14,8	10,9-13,2	10,5-12,0	13,2-15,5	14,6-15,4	11,8-14,4	10,8-12,5	12,2-14,5	13,4-15,9	11,5-13,7
écart-type	0,5336	0,8133	0,7777	0,7394	0,5947	0,8612	0,3545	0,8688	0,5315	0,6685	0,9221	0,6964
coeff. de variation	5,2	6,6	5,7	6,2	5,4	6,1	2,4	6,6	4,6	5,1	6,3	5,6

Comparaison entre Robiac et le Castrais

degrés de liberté	14	14	15	15	17	17	17	18	18	19	19	18
t (Robiac / Castrais)	-0,311	0,037	-0,262	-1,175	-0,375	1,802	0,954	0,700	1,301	1,112	1,550	-0,193
signification	NS	NS	NS	NS	NS	90	NS	NS	NS	NS	NS	NS
rappports Robiac/Castrais	98,7	100,1	99,3	96,3	98,9	105,0	101,8	102,4	103,7	102,9	104,7	99,4

Metanchilophus castrensis de Robiac

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
N	2	2	2	6	5	6	6	6	6
moyenne	7,7	4,3	5,0	9,5	5,5	6,2	8,9	6,5	6,8
limites de variation	7,6-7,7	4,0-4,5	4,7-5,2	8,8-9,9	4,5-6,2	5,4-7,2	8,4-9,4	6,1-7,6	6,3-7,9
écart-type	0,071	0,354	0,354	0,476	0,647	0,603	0,392	0,556	0,572
coeff. de variation	0,9	8,3	7,1	5,0	11,7	9,7	4,4	8,6	8,4

Comparaison entre Robiac et le Castrais

degrés de liberté	3	3	3	11	10	10	11	11	12
t (Robiac / Castrais)	1,729	1,684	3,103	4,044	1,993	2,445	-0,410	1,531	0,612
signification	NS	NS	90	99	90	95	NS	NS	NS
rappports Robiac/Castrais	113,6	120,3	121,7	115,2	112,4	111,4	98,9	106,3	102,0

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2	l3
N	10	10	10	12	12	12	5	5	5	5
moyenne	9,1	6,9	6,8	10,2	7,1	7,0	13,9	6,6	5,8	4,6
limites de variation	8,2-10,0	6,4-7,9	6,3-8,0	9,2-11,2	6,3-8,5	6,2-8,9	13,3-14,9	6,1-7,2	5,7-6,3	4,2-5,2
écart-type	0,461	0,472	0,449	0,658	0,597	0,699	0,632	0,391	0,261	0,378
coeff. de variation	5,1	6,8	6,6	6,4	8,4	10,0	4,6	5,9	4,5	8,1

Comparaison entre Robiac et le Castrais

degrés de liberté	20	20	20	21	22	20	13	13	13	12
t (Robiac / Castrais)	-1,609	1,588	1,374	0,252	0,413	0,215	-1,439	-0,120	-1,077	-0,934
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
rappports Robiac/Castrais	96,2	104,6	103,3	100,7	101,3	100,8	96,0	99,7	97,5	95,3

Tableau 19. Mesures des dents jugales de *Metanchilophus castrensis* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec le matériel du Castrais. Données de Robiac actualisées ; données du Castrais reprises de Remy, 2012 (tabl. 21, 23).

Commentaires

Le matériel insuffisant de Robiac (on ne dispose que d'un petit nombre de spécimens et pas de séries dentaires complètes) ne permet ni d'estimer à leur juste valeur les différences quantitatives observées ni de comparer la variabilité morphologique des formes de Robiac et du Castrais. Mais cependant, le regroupement de tous les spécimens de ces gisements dans un même ensemble, à titre de test, aboutit sur le plan quantitatif à des coefficients de variabilité nettement inférieurs à 10 (hormis pour P/2 et P/3), compatibles avec l'appartenance à une seule espèce. Par suite, les différences relevées ne paraissent pas justifier une séparation systématique entre les deux populations. Il faut probablement voir dans les particularités de celle de Robiac l'indice d'un stade de développement légèrement plus modernisé.

Metanchilophus chaubeti REMY, 2012

(repris de Remy, 2012, actualisé)

Étymologie. En hommage à un jeune paléontologue amateur, Jean Chaubet, tragiquement disparu, dont la collection a été léguée par sa famille à l'ISE-M.

Holotype. UM RbS-507, un maxillaire sin. avec P1-/M3/.

Figuration. Remy, 2012 : texte-fig. 20, pl. 13 fig. 1 ; ici : Figures 25, 26A.

Gisement-type. Robiac-Sud.

Autre gisement. Robiac-Nord.

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Matériel de la série-type. UM RbS-513, P4/ sup. sin. (Remy, 2012, pl. 13, fig. 4) ; RbS-526, fragment de mandibule dext. avec M/3 ; RbS-626, P/4 inf. sin.

Matériel rapporté. UM RbN-5859, M1/ dext. (Remy, 2012, pl. 13, fig. 6) ; RbN-5871, -5877, M1/ sin. ; RbN-5456 (Remy, 2012, pl. 13, fig. 7), -5925, M2/ dext. ; RbN-5858, -5867, M3/ dext. ; RbN-5625 (Remy, 2012, pl. 13, fig. 9), -5878 (Remy, 2012, pl. 13, fig. 8), M3/ sin. ; RbN-5854, P4/ sin. (Remy, 2012, pl. 13, fig. 5) ; RbN-5565 (Remy, 2012, pl. 13, fig. 3), -5897 (Remy, 2012, pl. 13, fig. 2), P2/ dext. et sin. ; RbN-5512, DP3/ dext (Remy, 2012, pl. 13, fig. 10). RbN-5517, -5767, fragments de mandibule avec M/3 (respect. sin. et dext.) ; RbN-5787, -5788 M/3 sin. ; RbN-5566, -5601, -5772, M/3 dext. ; RbN-5784, RBN-420Co, P/3 sin. ; RbN-5774, -5777, P/4 dext.

Diagnose. La plus petite espèce d'Anchilophini : $L_{P2-/M3/} = 44,6$. Espèce relativement brachyodonte, avec des dents jugales relativement peu transverses. Ectolophe des supérieures très onduleux fortement indenté entre paracône et métacône ; parastyle débordant peu le paracône. Face occlusale des dents jugales supérieures très ouverte avec des cuspides peu globuleuses et des vallées intercuspidiennes larges et évasées en U. Lophes internes orientés presque perpendiculairement à l'ectolophe. Paraconule globuleux mais sillon de séparation avec le protocône moins profond que chez *Mzt. gaudini*. Présence d'un entocingulum faiblement marqué sur les dents jugales supérieures. Index prémolaires/molaires supérieur et surface relative des prémolaires dans la moyenne des *Metanchilophus*. Faible retrait de l'hypocône de P4/. Trigonide de P/3 rétréci avec une préprotocristide parasagittale. Hypoconulide de M/3 étroit. Morphologie crânienne probablement très gracile. Tubérosité maxillaire très basse : $HTMX = 4$. Bord antérieur de l'orbite à l'aplomb du métacône de M1/. Foramen infra-orbitaire au-dessus du paracône de P3/. Arcade zygomatique grêle (5 mm sous l'orbite).

Description (Figures 25 et 26)

Denture supérieure. Le maxillaire RbS-507 (Figures 25 et 26A) se caractérise par des dimensions significativement plus faibles que celles de *Met. gaudini*, espèce avec laquelle il présente le maximum d'affinités, avec des différences de -10 à -25% selon les paramètres (Tableau 20) ; par rapport au matériel du Mormont les différences sont encore évidemment plus marquées. La longueur P2-/M3/ n'est que de 44,6 mm (contre une estimation de 49-50 mm chez *Met. gaudini*) (Remy, 2012, tabl. 37). Ces dimensions indiquent un crâne d'une longueur LBCT probablement voisine de 130 mm de long si on admet des proportions identiques à celles de *Met. castrensis*. Les spécimens de Robiac-Nord qu'on rapporte au même taxon présentent, tant pour les dents supérieures que pour les inférieures des dimensions très voisines.

Sur le plan fonctionnel, le PMI est de 82,3 sur l'holotype (Remy, 2012, tabl. 27) et en surface le rapport entre les secteurs prémolaire et molaire (S_p/S_m) de 64% (Remy, 2012, tabl. 34) ; ce sont des valeurs moyennes pour un anchilophe, voisines de *Met. gaudini* de Robiac, plus fortes que chez *Met. depereti* ou *An. jeanteti*, mais plus faibles que chez *Met. dumasi* et surtout *Met. radebondensis*.

Les molaires de l'holotype sont quadrangulaires, moins allongées transversalement que chez les autres *Metanchilophus*. Le schéma d'ensemble est relativement bunodonte, mais avec des cuspides peu globuleuses et une face occlusale très ouverte (indice Pa-Pr élevé : 49-59 au lieu de 33-45 chez *Met. gaudini*) (Remy, 2012, tabl. 36) ; les vallées intercuspidiennes sont larges et évasées, en forme de U.

L'ectolophe est peu oblique, les côtes sur le paracône et le métacône ne sont pas très marquées et il y a une légère ondulation mésostyloire. Les cônes internes et les conules des molaires sont moins hauts que l'ectolophe, et les lophes sont orientés presque perpendiculairement à celui-ci. Le paraconule ne débord pas distalement l'alignement du protocône ; il est séparé du protocône par une dépression qui n'est pas très profonde. L'hypocône, un peu moins gros que le protocône, constitue avec le métaconule allongé un métalophe appliqué

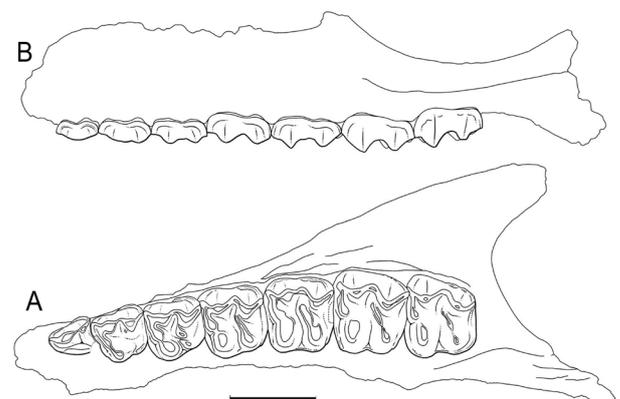


Figure 25. *Metanchilophus chaubeti*. RbS-507 (holotype), maxillaire gauche avec P1-/M3/ (Robiac-Sud MP 16, Eocène moyen terminal, France). A, vue occlusale ; B, vue labiale. Échelle 1 cm.

contre la paroi antéro-interne du métacône auquel il s'unit à son extrémité (par l'intermédiaire d'une perle d'émail sur la M1/).

Les dents de RbS-507 sont très abrasées ; on ne peut donc pas évaluer leur degré d'hypsodontie, mais cinq autres molaires de Robiac-Nord, peu ou non usées, comblent cette lacune (Figures 26E à 26H). Leur indice I_H varie entre 0,45 et 0,52 (Remy, 2012, tabl. 31) ; ce seraient donc des dents a priori plutôt plus hautes

que les molaires de *Met. gaudini* (mais nettement plus basses que celles de *An. jeanteti*). Cette particularité est liée au fait que l'ectolophe est très redressé au niveau du paracône, tandis que le métacône est un peu plus incliné et décalé lingualement. Mais comme par ailleurs, l'ectolophe est fortement indenté entre paracône et métacône, les styles (parastyle et métastyle) relativement bas et en retrait par rapport au relief du paracône,

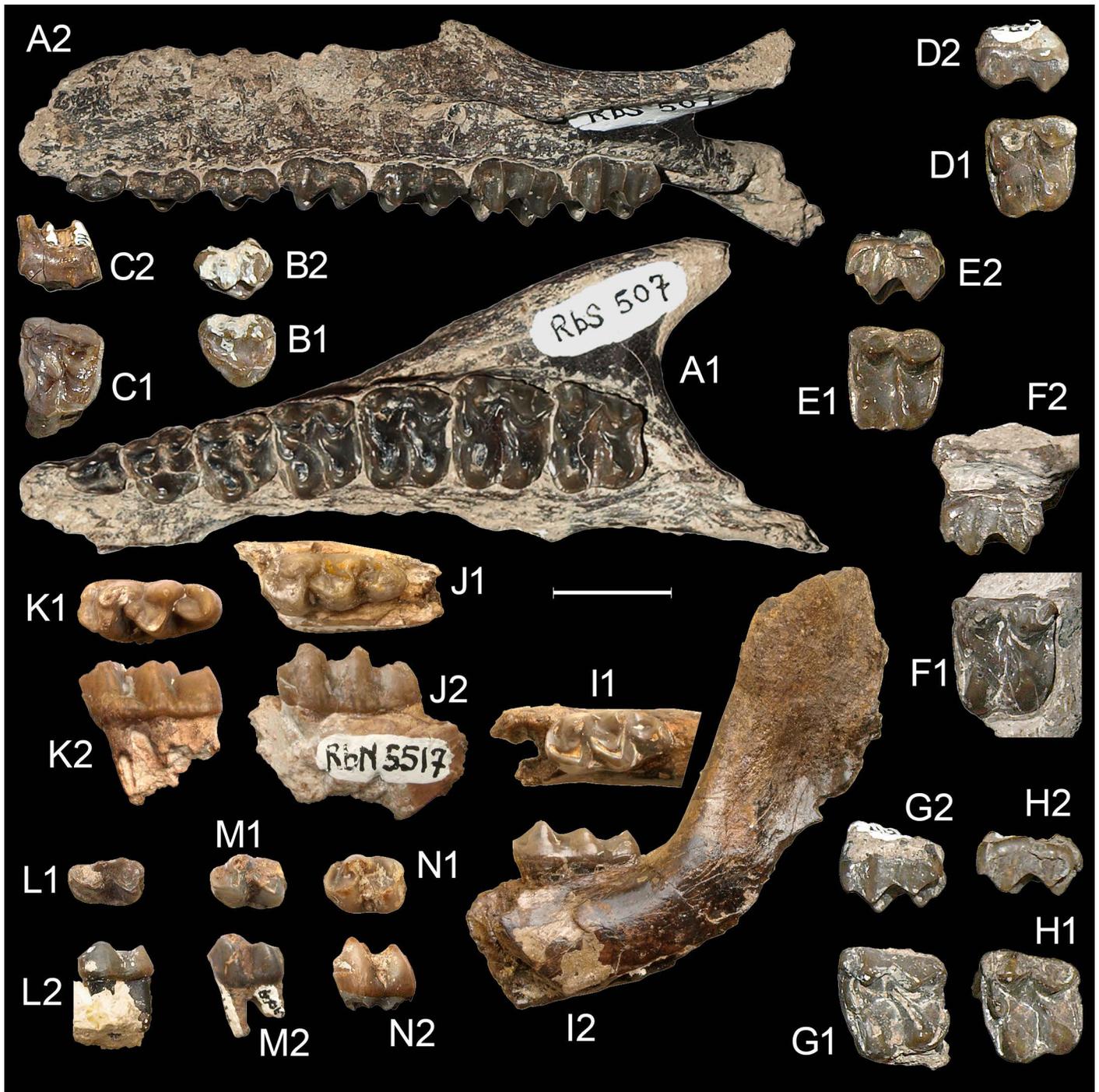


Figure 26. *Metanchilophus chaubeti* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbS-507 (holotype), maxillaire gauche avec P1-/M3/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : RbN-5897, P2/ gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : RbN-5512, DP3/ droite (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : RbN-5854, P4/ gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **E** : RbN-5859, M1/ droite (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **F** : RbN-5456, M2/ droite (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G** : RbN-5625, M3/ gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **H** : RbN-5878, M3/ gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **I** : RbN-5767, fragment de mandibule droite avec M/3 (inversé) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **J** : RbN-5517, fragment de mandibule gauche avec M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **K** : RbN-5601, M/3 droite (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **L** : RbN-420Co, P/3 gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **M** : RbN-5774, P/4 droite (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **N** : RbS-626, P/4 gauche ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 1 cm.

ces dents devaient être rapidement abrasées, et ramenées fonctionnellement à une grande brachyodontie.

Le cingulum labial n'est que faiblement marqué sur les molaires de l'holotype, sauf sur la M1/. Les trois dents possèdent un cingulum interne, réduit en face des cuspidés à un pointillé de perles d'émail ; sur M3/ il se prolonge par un cingulum distal particulièrement large. Cette dernière dent est un peu plus étroite à l'arrière que la M2/, à cause du retrait du métacône et de l'hypocône, et son bord distal fortement concave, si bien que sa surface est plus faible que cette dent, et plus réduite que chez *Met. gaudini*.

Les autres molaires (de Robiac-Nord), sont conformes à ce schéma structural ; le cingulum labial est parfois plus épais mais généralement plus ou moins irrégulier et interrompu, et le cingulum interne parfois limité au medivallum.

Les prémolaires, toutes conservées sur le spécimen-type, offrent une gradation régulière de taille et de structure ; La P4/ est parfaitement molariforme, avec cependant un léger retrait de l'hypocône (moins marqué sur la P4/ RbN-5854 [Figure 26D]). P3/ présente un schéma original ; elle est peu allongée transversalement ; ectolophe et protolophe sont molariformes,

mais le protocône, dépourvu de cingulum interne, est déporté vers l'avant ; le contour interne de la dent est ample mais arrondi avec un angle postéro-interne en retrait, ce qui délimite une cuvette concave d'où n'émerge qu'un petit hypocône isolé ; le métaconule reste accolé contre la paroi interne du métacône. P2/ est un peu plus petite quoique rectangulaire, avec seulement trois cuspidés principales ; le paraconule et le métaconule sont à peine développés et l'hypocône très petit (la P2/ RbN-5897 [Figure 26B] est toutefois assez différente, triangulaire et plus lophodonte, avec le protocône centré et un protolophe complet). Quant à la P1/, triangulaire, longue et étroite, elle comporte une cuspidé labiale principale et une crête cingulaire antéro-interne d'où émerge un denticule allongé. Le cingulum labial des prémolaires et ses prolongements stylaires antérieur et postérieur sont mieux marqués que sur les molaires ; le cingulum interne reste au contraire plus faible et largement interrompu en regard des cuspidés.

Denture inférieure (Figures 26I à 26N). Quelques dents jugales inférieures ont été identifiées sur la base de leurs très petites dimensions et de leur morphologie d'Anchilophini. Elles possèdent un métaconide allongé ; le

Metanchilophus chaubeti

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	3	3	3	3	1	1	1	1	3	3	3	3
moyennes	6,6	6,5	7,5	6,6	6,9	7,4	7,6	8,4	7,3	8,6	9,3	9,5
limites de variation	6,6-6,7	6,3-6,7	6,7-8,3	6,2-7,2					7,0-7,5	8,5-8,6	9,2-9,4	9,4-9,5
écarts-type	0,058	0,200	0,802	0,529					0,289	0,058	0,115	0,058
coeff. de variation	0,9	3,1	10,7	8,0					3,9	0,7	1,2	0,6

comparaison avec *M. gaudini* de Robiac

degrés de liberté	14	15	15	13	13	13	13	12	25	24	24	24
t (<i>chaubeti/гаudini</i>)	0,953	-2,657	-0,467	-1,828	-1,298	-3,031	-3,039	-1,187	-4,176	-6,571	-4,843	-3,101
signification	NS	-95	NS	-90	NS	-99	-99	NS	-99,9	-99,9	-99,9	-99
rappports <i>chaubeti/гаudini</i>	103,9	92,3	97,8	90,5	89,9	81,6	77,6	89,7	87,2	83,8	85,9	91,1

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	4	4	4	4	4	6	4	4	5	5	5	5
moyennes	8,0	9,5	10,3	10,2	8,9	10,1	11,2	10,6	8,5	10,0	11,1	9,7
limites de variation	7,3-8,6	8,9-10,2	10,0-10,7	9,8-10,4	8,8-9,0	10,0-10,2	11,0-11,5	10,1-11,2	7,9-9,1	9,8-10,2	10,9-11,3	8,8-10,4
écarts-type	0,665	0,562	0,299	0,265	0,100	0,115	0,265	0,569	0,464	0,179	0,164	0,581
coeff. de variation	8,3	5,9	2,9	2,6	1,1	1,1	2,4	5,4	5,5	1,8	1,5	6,0

comparaison avec *M. gaudini* de Robiac

degrés de liberté	30	30	29	30	31	32	30	30	35	36	36	36
t (<i>chaubeti/гаudini</i>)	-3,641	-4,465	-4,208	-1,713	-1,467	-6,482	-4,496	-2,452	-4,316	-5,780	-4,357	-5,769
signification	-99	-99,9	-99,9	-90	NS	-99,9	-99,9	-95	-99,9	-99,9	-99,9	-99,9
rappports <i>chaubeti/гаudini</i>	90,6	87,5	87,8	95,6	95,6	83,9	88,2	94,2	88,6	86,1	88,6	85,3

Metanchilophus chaubeti

INF	P/3			P/4			M/3			
	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	L	I ₁	I ₂	I ₃
N	2	2	2	3	3	3	8	8	8	8
moyennes	6,7	3,6	4,3	6,6	4,7	4,8	11,4	5,3	5,0	3,8
limites de variation	6,4-6,9	3,5-3,6	4,1-4,4	6,3-6,8	4,4-4,8	4,5-5,0	10,2-12,1	4,9-5,6	4,5-5,4	3,4-4,1
écarts-type				0,2887	0,2309	0,2887	0,6567	0,2504	0,2828	0,2726
coeff. de variation				4,4	4,9	6,0	5,7	4,8	5,7	7,2

Comparaison avec *Metanchilophus gaudini* de Robiac

degrés de liberté	26	27	26	42	42	42	40	39	42	40
t (<i>chaubeti/гаudini</i>)	-3,369	-5,373	-5,816	-4,799	-4,942	-4,665	-3,282	-3,671	-3,581	-3,493
signification	-99	-99,9	-99,9	-99,9	-99,9	-99,9	-99	-99,9	-99,9	-99
rappports <i>chaubeti/гаudini</i>	87,1	72,7	77,1	81,8	82,8	79,5	92,2	90,2	90,9	88,0

Tableau 20. Mesures des dents jugales de *Metanchilophus chaubeti* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaison avec *Met. gaudini*. Une comparaison avec la population-type de *Met. gaudini* du Mormont n'est pas nécessaire car ses dimensions surpassent légèrement celles de Robiac.

plus souvent un bourrelet cervical remplace le cingulum labial sauf à l'entrée de la vallée médiane ; l'indice de hauteur I'_H varie entre 0,98 et 1,04 sur les M/3 vierges ou à peine usées. Aucune M/1 ou M/2 n'a été repérée, mais sur les prémolaires l'hypoconulide est à peine marqué. P/4 n'est pas rétrécie à l'avant, mais le talonide est un peu plus bas que le trigonide et l'entoconide abaissé par rapport au métaconide (RbN-5774 [Figure 26M], RbS-626 [Figure 26N]). Un petit entoconide est également présent sur P/3 mais le trigonide de cette dent est étroit et ouvert antéro-lingualement (RBN-420Co [Figure 26L], RbN-5784).

Anatomie crânienne

Le maxillaire RbS-507, apparemment peu déformé, conserve quelques données ostéologiques qui révèlent une morphologie très gracile. La tubérosité maxillaire est très basse et ne mesure pas plus de 4 mm d'épaisseur (Remy, 2012 : tabl. 37). L'arcade zygomatique est grêle et s'écarte rapidement du massif alvéolo-dentaire ; son bord inférieur souligné par des rugosités d'insertion musculaire, s'incurve ventralement sous l'orbite sans masquer les dents en vue latérale ; il se prolonge par une courte crête faciale jusqu'au niveau de la limite P4/-M1/ ; sous l'orbite, l'arcade mesure à peine 5 mm de hauteur ; à l'arrière elle commence à remonter en direction dorsale. Le bord antérieur de la cavité orbitaire semble avoir été situé à l'aplomb du métacône de M1/. Le foramen infra-orbitaire apparaît à 7 mm au-dessus du rebord alvéolaire, au-dessus du paracône de P3/. On ne voit pas à l'avant de l'orbite d'indice d'une éventuelle fosse malaire.

Commentaires

Les dimensions linéaires des dents et leurs surfaces montrent qu'il s'agit du plus petit des anchilophes (les quelques mesures disponibles confèreraient à cette espèce une masse corporelle moyenne de 13 kg [Tableau 1]), qui au surplus se distingue bien des autres taxons par sa morphologie.

L'ectolophe onduleux, typique de *Metanchilophus*, ne se rencontre avec autant de relief que chez *Met. gaudini* et *Met. radegondensis* ; la surface relative de M3/ est presque aussi faible que chez ce dernier taxon, mais la molarisation du secteur prémolaire y est beaucoup moins avancée.

Par rapport à *Met. gaudini* on note que les molaires supérieures ont un paracône plus redressé, tandis que le métacône est au contraire plus en retrait, toutes les cuspides sont moins globuleuses, les vallées internes remarquablement plus larges et plus évasées, les faces occlusales sont plus ouvertes avec un écart entre paracône et protocône plus grand, les lophes internes sont plus transverses, la séparation entre paraconule et protocône est moins profonde, la M3/ est plus réduite. Quant aux prémolaires, P3/ et P2/ présentent une structure tout à fait particulière. On voit qu'il s'agit donc d'une espèce nouvelle bien caractérisée.

genre *Lophiotherium* GERVAIS, 1852

Publication originale. Depéret (1901) indique comme publication originale «Gervais : Zoologie et Paléontologie Françaises, 1859, p. 114, pl. 11, fig. 10-12» et cette date est reprise par Savage *et al.* (1965), par Hooker (1986) et par Hooker & Weidmann (2000). Cependant la définition du genre a déjà été donnée dans la 1ère édition de l'ouvrage de Gervais

(1848-1852), p. 56 avec le même n° de planche (pl. 11, fig. 10-12). La date à retenir doit donc être 1852 et non pas 1859, conformément à l'article 21.6 du CINZ.

Espèce type. *Lophiotherium cervulum* GERVAIS, 1852.

Espèces incluses. *Lot. siderolithicum* (PICTET, 1857) DEPÉRET, 1901, *Lot. pygmaeum* (DEPÉRET, 1901) STEHLIN, 1905, *Lot. robiacense* DEPÉRET, 1917, *Lot. sondaari* FRANZEN, 1999.

Lophiotherium robiacense DEPÉRET, 1917

Synonymie.

Savage *et al.*, 1965, p. 79 : *Lophiotherium robiacense*,

Hooker, 1986, p. 347 : *Lophiotherium siderolithicum*,

Hooker & Weidmann, 2000, p. 107 : *Lophiotherium siderolithicum*.

Lectotype (in Savage *et al.*, 1965). FSL 5182, un crâne avec P1/-M3/ dext. et P3/-M3/ sin.

Depéret n'a pas choisi entre les deux crânes qu'il décrit pour en faire le type de la nouvelle espèce (Depéret, 1917 : 89 sv.), mais Savage *et al.* (1965) disent que 5182 est mentionné comme tel dans les collections de Lyon ; ils retiennent donc, pour définir l'espèce, ce spécimen qui doit ainsi être considéré comme un lectotype.

Figuration. Savage *et al.*, 1965, fig. 39 (*pro parte*) ; ici, figure 27A.

Gisement-type. Robiac, locus indet. (anciennes collections).

Autres gisements. Creechbarrow ?

Répartition biochronologique. Connu seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommets de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée. Espèce de *Lophiotherium* de taille voisine de *Lot. cervulum* (L_{P2-M3} : 42 mm ; longueur basi-crânienne estimée : 170), plus grande que *Lot. pygmaeum* ou *Lot. siderolithicum*. Denture un peu moins bunodonte que chez *Lot. cervulum*, avec des dents jugales supérieures aux cuspides plutôt moins globuleuses ; paraconules cependant gros et bien individualisés, métaconules moins gros et plus ou moins connectés à l'hypocône ; mésostyles puissants et non déportés distalement, comme c'est souvent le cas chez *Lot. siderolithicum*. Molarisation des prémolaires intermédiaire entre *Lot. pygmaeum* et *Lot. cervulum*, globalement identique à *Lot. siderolithicum* ; mais index prémolaires/molaires plus faibles que chez les autres espèces, et surface relative des prémolaires supérieures plus faible que chez *Lot. siderolithicum* ou *Lot. cervulum*, quoique plus importante que chez *Lot. pygmaeum*.

Matériel rapporté. UM RbN-369Co, deux fragments de maxillaires désagrégés appartenant à un même individu avec (M1/)-(M2/)-M3/ sin. et (M1/)-M2/-M3/ dext. ; RbN-5948, petit fragment de maxillaire dext. avec P3/-P4/ ; RbN-5953, deux fragments de maxillaire d'un même individu avec DP1/-DP2/ sin. et dext. ; RbN-5937, -408Co, M2/ dext. ; RbN-5904, P2/ sin. ; RbN-5954, P3/ sin. ; RbN-5955, P4/ dext. ; RbN-5936, (P4/) sin. ; RbN-5939, DP2/ dext. FSL 4904, mandibule avec M2-M3/ ; 4905, symphyse mandibulaire avec alv. des /C et des /I des deux côtés ; 5185, fragment de mandibule dext. avec (alv. P1-P2)-P3-P4/ ; UM RbN-5764, symphyse mandibulaire avec (/C) sin. et dext. et les alvéoles des /I ; RbN-5798, mandibule dext. avec (alv. P3)-P4-M3/ ; RbS-621, mandibule dext. avec (alv. P1 à P3)-(P4)-M1-M3/, la symphyse et le DPC ; RbS-1691, fragment de mandibule sin. avec P4-M2/ (alv. M3) ; RbN-5479, fragment de mandibule dext. avec (DP3)-DP4-M1/ ; RbN-5596, P2/ ; RbN-5776, -5792, -5794, P3/ ; RbN-5771, -5779, -5782, P4/ ; RbN-5785, -5795, RbS-618, M1/ ; RbS-523, -619, M2/ ; RbN-5961, -5962, -5963, -5964, M3/.

NON FSL 5183 (voir *Eurohippus parvulus*).

Description

Denture supérieure. Il s'agit d'une forme de grande taille, significativement plus grande dans l'ensemble que *Lot. pygmaeum* d'Egerkingen et *Lot. siderolithicum* du Mormont (Figures 27 et 28, Tableaux 21 à 26). Comme pour les autres espèces de *Lophiotherium*, la denture de *Lot. robiacense* se caractérise par sa bunodontie, sa brachyodontie et une relative homéodontie. On reprend ici en la complétant la description du lectotype donnée par Savage *et al.* (1965), avec l'appoint des divers spécimens de Robiac à disposition. Les caractères relevés par ces auteurs seront mentionnés avec le symbole (SRL).

Les molaires supérieures sont relativement peu allongées transversalement avec un ectolophe de plus en plus oblique de M1/ à M3/, mais sans retrait du métacône ; les deux cuspides labiales sont hautes et coniques (SRL) et soulignées à l'extérieur par une forte côte ; l'ectocrista qui affecte la forme d'un W aplati, est profondément échancrée entre paracône et métacône ; le mésostyle, généralement bien centré sur la face labiale, est de ce fait court, il est globuleux et large au niveau du collet et s'amincit en atteignant l'ectolophe au sommet de l'échancrure ; le parastyle est relativement fort mais peu saillant (SRL) et bas ; le métastyle n'est vraiment développé que sur la M3/ ; le contour labial est souvent creusé à la base de la dent derrière le paracône et le cingulum labial réduit à un simple bourrelet entre les styles et sur le relief des cuspides.

Du côté interne, l'hypocône est presque aussi gros que le protocône, légèrement plus haut (SRL) et peu en retrait ; le paraconule, de section triangulaire, gros et globuleux, est séparé du protocône par un sillon très profond (SRL) ; il forme un protolophe dirigé vers le parastyle, mais sa facette d'usure de plus en plus oblique incurve cette crête au fur et à mesure du progrès de l'abrasion (SRL) ; le métaconule, plus petit et plus bas que le paraconule, généralement individualisé comme un simple renflement du métalophe, reste fortement connecté à l'hypocône (SRL) et le métalophe est dirigé vers la base distale du paracône ; sur les M2/ RbN-5937 et -369Co (Figure 27C), il se recourbe à l'avant vers la face interne du mésostyle.

Le cingulum mésial est le plus souvent limité à l'avant du protolophe, en face du sillon séparant protocône et paraconule, un peu plus complet sur RbN-5937 ; le cingulum lingual parfois observé sur le protocône (RbN-369Co) est fréquemment

limité à l'entrée du medivallum ; le cingulum distal est bien développé, délimitant un bassin post-métalophe (SRL).

M3/ se distingue par un rétrécissement distal plus marqué que sur M1/-M2/, dû à l'obliquité de l'ectolophe et à un retrait un peu plus net de l'hypocône (RbN-369Co), qui est en outre légèrement plus bas que le protocône (SRL) ; et surtout par le cingulum distal haut, large, convexe vers l'arrière, qui forme notamment chez 5182 une haute crête hypostyulaire multicuspidée du métastyle à l'hypocône.

Les prémolaires supérieures présentent une morphologie assez variable, comme c'est le cas chez les diverses espèces du genre, avec un stade de molarisation intermédiaire entre *Lot. pygmaeum* et *Lot. cervulum*. Quantitativement, le rapport de longueur entre les secteurs prémolaire et molaire (PMI) est de 71,4 sur 5182 ; et le rapport de surface S_p/S_M de 0,49, résultats conformes à cette position intermédiaire (Tableau 26).

Sur ce crâne 5182, la P4/ est molariforme avec six cuspides particulièrement bunodontes ; l'ectolophe est un peu moins allongé que sur les molaires ; le mésostyle est fort, le parastyle présent mais bas et peu apparent (SRL) ; paraconule et métaconule de taille égale (SRL) sont parfaitement individualisés, mais moins hauts que les cônes principaux ; l'hypocône de même hauteur que le protocône, mais moins gros (SRL) est un peu en retrait et accolé à celui-ci, si bien que la dent offre un aspect légèrement plus trapézoïdal que les molaires.

P3/ est plus petite et moins allongée transversalement ; les cuspides de l'ectolophe sont plus resserrées et l'ectocrista est par voie de conséquence moins échancrée entre eux ; le mésostyle est un peu discontinu, saillant à la base de la couronne et au niveau occlusal (SRL) ; le parastyle est moins saillant que sur P4/ ; il n'y a qu'une seule cuspide linguale centrée, prolongé en avant par un protolophe relativement lophodonte, dans lequel le paraconule, bien connecté à ce protocône (SRL), ne se révèle que par une facette d'usure allongée ; distalement le protocône est prolongé par une crête abaissée rejoignant le cingulum distal dont la facette d'usure allongée pourrait être interprétée comme une ébauche d'hypocône ; le métaconule est isolé dans le bassin postérieur de la dent, entre métacône et protocône (SRL), un peu allongé en direction de la face disto-linguale du paracône ; il y a un très vague bourrelet cingulaire à la base du protocône.

La P2/ est très petite, relativement quadrangulaire, son bord

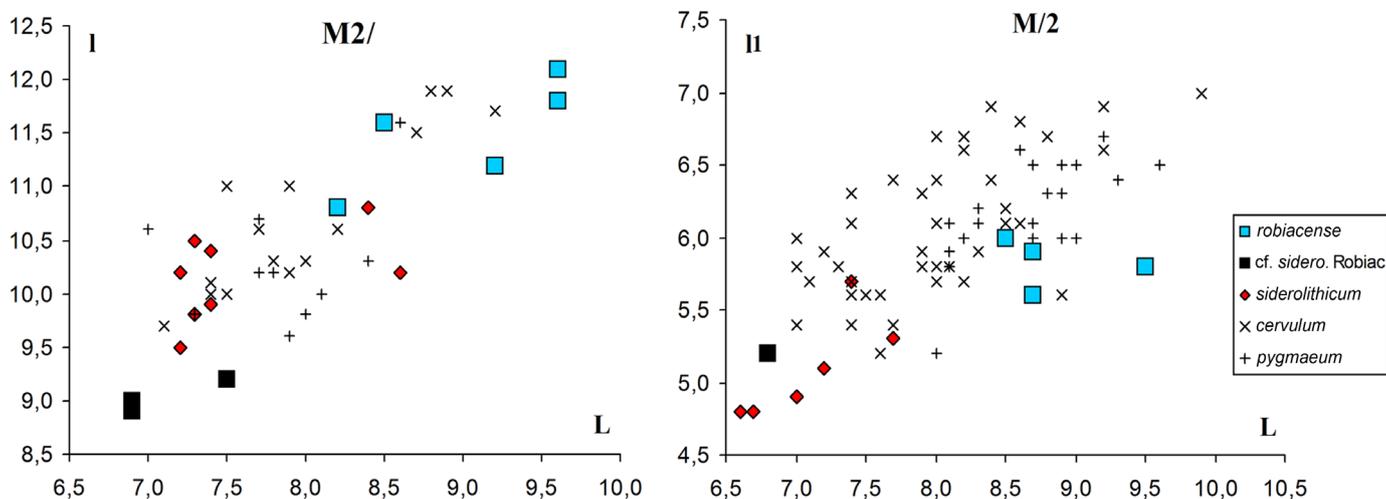


Figure 28. Diagramme longueur / largeur des M2/ et M/2 chez diverses espèces de *Lophiotherium*.

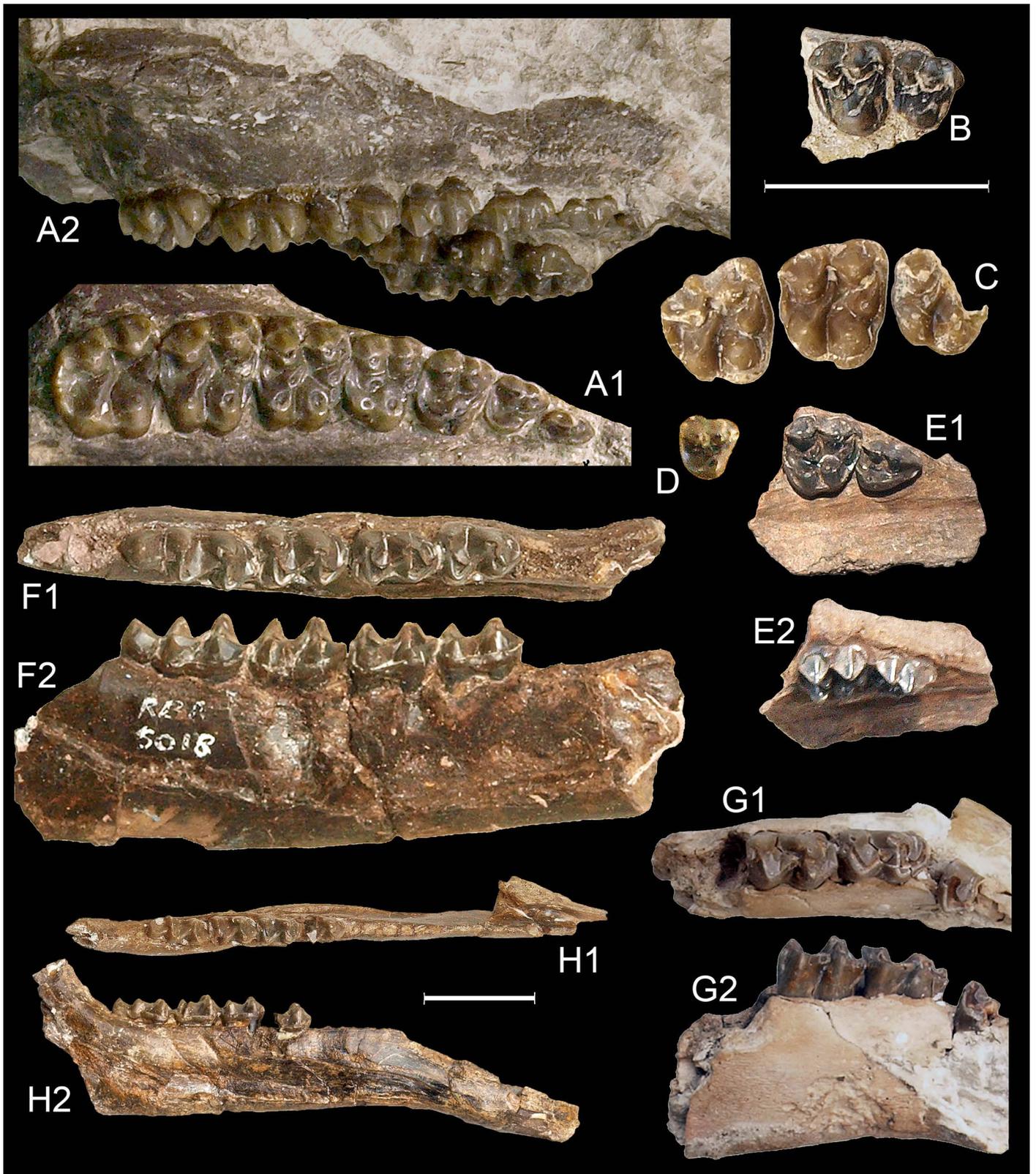


Figure 27. *Lophiotherium robiacense* (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : FSL 5182, crâne (pars) ; 1, série dentaire droite en vue occlusale ; 2, vue latérale droite. **B** : RbN-5948, P3/-P4/ droites en vue occlusale. **C** : RbN-369Co (pars), (M1/-)M2/-M3/ droites en vue occlusale. **D** : RbN-5904, P2/ gauche (inversée), vue occlusale. **E** : RbN-5953, fragment de maxillaire (pars), DP1/-DP2/ droites ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **F** : RbN-5798, mandibule droite avec P/4-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **G** : RbN-5479, mandibule droite avec (DP/3)-DP/4-M/1 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **H** : RbS-621, mandibule droite avec la symphyse et P/4-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelles 2 cm.

antérieur est un peu oblique à cause d'un allongement antérieur de l'ectolophe qui est pourvu de deux cuspidés labiales, un gros paracône conique et un métacône plus petit et plus bas, étroitement accolés, mais sans parastyle bien défini (SRL) ; il n'y a pas de mésostyle ; le protocône, aligné avec le paracône, est bas mais gros et allongé (SRL) ; il se poursuit distalement dans le cingulum ; il n'y a pas de conules (SRL).

La P1/ est brisée, mais en rapprochant virtuellement les deux parties on constate que la dent était étroite et allongée (6,2 x 4,0 mm), la plus grande largeur étant déportée plus en arrière que sur MGL LM-88, la P1/ du Mormont figurée par Stehlin (1905, fig. 33) ; sur 5182, la cuspidé labiale est par ailleurs centrée et soulignée par une légère côte externe, mais comme une partie antérieure manque il est impossible de voir si elle était dédoublée, comme sur LM-88 (contrairement à l'affirmation de Savage *et al.*, 1965 : 80) ; le cingulum labial est faible et sans doute interrompu au milieu ; la partie interne de la dent est entourée par une forte côte antéro-interne basse, soulevée par trois petits tubercules globuleux mais allongés, et qui ne ménage qu'un étroit bassin contre l'ectolophe.

Quelques autres spécimens permettent de tester la variabilité

morphologique des prémolaires supérieures.

RbN-5948 (Figure 27B) présente deux prémolaires relativement archaïques. La P4/ est dépourvu de mésostyle, le contour interne de la dent est arrondi et moins large que sur 5182 ; le protolophe est plus lophodonte avec une séparation moins nette entre protocône et paraconule ; il n'y a pas de hypocône et le métaconule allongé en direction du mésostyle, est totalement séparé du protocône. La P3/ est dépourvue de mésostyle, mais le parastyle est au contraire plus fort que sur P4/ ; le protocône proéminent est quelque peu déporté antérieurement, si bien que le contour interne de la dent apparaît moins étroit que sur P4/ ; le paraconule est peu en relief et mal séparé du protocône ; le métaconule est insignifiant.

La P2/ RbN-5904 (Figure 27D) est assez semblable à 5182, mais les cuspidés labiales sont mieux séparées ; le bord disto-lingual de la dent est plus arrondi et en retrait, le protocône plus déporté mésialement.

Denture lactéale. RbN-5953 (Figure 27E) comprend DP1/-DP2/ de chaque côté, le rang de ces dents étant attesté par leur position sur le maxillaire. DP2/ possède également six cuspidés bien développées ; à la différence des

Lophiotherium robiacense

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3
moyennes	5,3	5,8	6,0	5,5	6,3	7,4	7,7	7,3	7,0	8,8	9,1	8,8
limites de variation	5,1-5,4	5,8-5,8	5,9-6,1	5,1-5,9	5,8-6,9	6,9-8,1	7,1-8,1	6,7-7,8	6,8-7,4	8,4-9,2	8,8-9,3	8,4-9,4
écart-type					0,551	0,643	0,551	0,569	0,346	0,404	0,265	0,551
coeff. de variation					8,7	8,7	7,1	7,8	4,9	4,6	2,9	6,3

Lophiotherium cf. siderolithicum

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	1	1	1	2	2	2	2				
moyennes	4,4	5,0	5,1	5,0	5,9	6,4	6,9	6,7				
limites de variation					5,6-6,1	6,2-6,5	6,7-7,0	6,4-6,9				
comparaison cf. <i>siderolithicum</i> / <i>robiacense</i>												
degrés de liberté	1	1	1	1	3	3	3	3				
t (<i>sidero/robiacense</i>)	-3,272	-6,532	-5,196	-0,722	-1,072	-2,066	-2,076	-1,476				
degré de signification	NS	-90	NS	NS	NS	NS	NS	NS				
rappports <i>sidero/robiacense</i>	83,8	86,2	85,0	90,9	92,4	86,2	88,6	90,7				

Lophiotherium robiacense

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	1	1	1	4	4	4	4	3	3	3	3
moyennes	7,6	10,6	10,7	9,1	8,9	11,4	11,6	10,6	9,7	11,3	11,9	10,7
limites de variation					8,2-9,6	10,8-11,8	10,8-12,0	10,0-11,5	9,6-9,8	11,0-11,4	11,7-12,1	10,1-11,0
écart-type					0,640	0,443	0,548	0,629	0,100	0,231	0,200	0,493
coeff. de variation					7,2	3,9	4,7	5,9	1,0	2,0	1,7	4,6

Lophiotherium cf. siderolithicum

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	2	2	2	1	3	4	3	4	2	2	2	2
moyennes	6,6	8,3	8,4	7,9	7,1	9,3	9,6	8,8	8,0	10,0	10,4	9,7
limites de variation	6,5-6,6	8,2-8,4	8,2-8,5		6,9-7,5	8,9-10,1	9,1-10,0	8,3-8,9	7,8-8,2	10,0-10,0	10,2-10,6	9,4-9,9
écart-type					0,346	0,548	0,451	0,465				
coeff. de variation					4,9	5,9	4,7	5,3				
comparaison cf. <i>siderolithicum</i> / <i>robiacense</i>												
degrés de liberté	1	1	1		5	6	5	6	3	3	3	3
t (<i>sidero/robiacense</i>)	-12,124	-13,279	-9,045		-4,290	-5,818	-5,208	-4,792	-10,200	-7,359	-7,115	-2,466
degré de signification	-90	-95	-90		-99	-99	-99	-99	-99	-99	-99	-90
rappports <i>sidero/robiacense</i>	86,2	78,3	78,0	86,8	80,0	81,9	82,5	82,4	82,5	88,8	87,4	90,5

Tableau 21. Mesures et comparaisons des dents jugales supérieures de *Lophiotherium robiacense* et *Lot. cf. siderolithicum* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

molaires les cingulums sont mieux marqués : le labial est fin mais seulement interrompu au niveau du versant distal du paracône, l'antérieur est continu et épais, le lingual présent quoique interrompu sur cuspidés ; le bord antérieur de la dent est oblique avec des cuspidés internes plus resserrées que sur les molaires ; le métaconule est relativement court, séparé du protocône par un profond sillon, sans créer de métalophe. Au titre des variations, on note que sur la DP2/ RbN-5939, le protocône est plus petit que l'hypocône et en retrait ; et qu'en

outre, une crête basse unit le métaconule au protocône.

La DP1/ est triangulaire sur RbN-5953, étroite à l'avant mais large à l'arrière ; l'ectolophe relativement plat est pourvu de deux cuspidés rapprochées mais distinctes, le métacon plus bas que le paracône ; les côtes des cuspidés ne sont pas très fortes ; il n'y a pas de mésostyle et le parastyle est très bas et peu marqué ; le fin cingulum labial est interrompu entre paracône et métacon ; la partie interne de la dent comporte trois tubercules bas, réunis en crête et mal individualisés par des

Lophiotherium robiacense

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3
moyennes	5,3	5,8	6,0	5,5	6,3	7,4	7,7	7,3	7,0	8,8	9,1	8,8
limites de variation	5,1-5,4	5,8-5,8	5,9-6,1	5,1-5,9	5,8-6,9	6,9-8,1	7,1-8,1	6,7-7,8	6,8-7,4	8,4-9,2	8,8-9,3	8,4-9,4
écart-type					0,551	0,643	0,551	0,569	0,346	0,404	0,265	0,551
coeff. de variation					8,7	8,7	7,1	7,8	4,9	4,6	2,9	6,3

Comparaison avec *Lophiotherium pygmaeum* d'Egerkingen

degrés de liberté	1	1	1	1	6	6	5	5	17	17	17	17
t (<i>robiacense/pygmaeum</i>)	0,021	0,000	0,048	0,094	2,364	1,863	3,758	1,910	2,465	2,307	2,982	3,028
degré de signification	NS	NS	NS	NS	90	NS	98	NS	95	95	99	99
rappports <i>robiacense/pygmaeum</i>	105,0	116,0	115,4	117,0	112,1	110,0	117,6	110,3	108,1	109,0	110,9	112,8

Comparaison avec *Lophiotherium siderolithicum* du Mormont (tous locus confondus)

degrés de liberté	12	12	12	12	24	24	24	24	16	16	16	16
t (<i>robiacense/siderolithicum</i>)	0,272	0,403	0,219	-0,328	2,233	1,041	1,661	1,528	4,874	2,251	2,980	3,156
degré de signification	NS	NS	NS	NS	95	NS	NS	NS	99,9	95	99	99
rappports <i>robiacense/siderolithicum</i>	101,8	103,6	101,7	97,3	108,9	104,8	106,3	106,5	112,8	109,8	110,5	112,8

Comparaison avec *Lophiotherium cervulum* d'Euzet

degrés de liberté	5	5	5	5	7	7	7	7	12	12	12	12
t (<i>robiacense/cervulum</i>)	-1,265	-1,192	-2,240	-2,004	-1,270	-1,471	-1,687	-2,016	-0,667	-0,179	-1,519	-0,483
degré de signification	NS	NS	90	NS	NS	NS	NS	90	NS	NS	NS	NS
rappports <i>robiacense/cervulum</i>	96,2	94,2	92,6	90,2	94,3	92,7	93,5	91,9	97,6	99,2	95,8	98,0

Comparaison avec *Lophiotherium cf. robiacense* de Creechbarrow

degrés de liberté	1				2	2	2	2	5	5	5	5
t (<i>Robiac/Creechbarrow</i>)	-0,086				-0,055	0,039	0,006	0,033	-0,928	-1,085	-1,464	-1,557
degré de signification	NS				NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
rappports <i>Robiac/Creechbarrow</i>	125,0				109,2	94,4	99,1	95,2	95,8	93,0	94,4	92,3

Lophiotherium robiacense

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
N	1	1	1	1	4	4	4	4	3	3	3	3
moyennes	7,6	10,6	10,7	9,1	8,9	11,4	11,6	10,6	9,7	11,3	11,9	10,7
limites de variation					8,2-9,6	10,8-11,8	10,8-12,0	10,0-11,5	9,6-9,8	11,0-11,4	11,7-12,1	10,1-11,0
écart-type					0,640	0,443	0,548	0,629	0,100	0,231	0,200	0,493
coeff. de variation					7,2	3,9	4,7	5,9	1,0	2,0	1,7	4,6

Comparaison avec *Lophiotherium pygmaeum* d'Egerkingen

degrés de liberté	13	13	13	13	13	13	13	12	21	21	21	21
t (<i>robiacense/pygmaeum</i>)	2,321	1,924	2,280	0,423	4,019	3,978	3,004	2,205	6,817	2,740	3,013	3,666
degré de signification	95	90	95	NS	99	99	98	95	99,9	98	99	99
rappports <i>robiacense/pygmaeum</i>	108,5	109,1	110,5	101,9	114,9	111,9	109,6	107,1	122,8	110,9	110,7	111,2

Comparaison avec *Lophiotherium siderolithicum* du Mormont (tous locus confondus)

degrés de liberté	7	7	7	7	9	9	9	8	14	14	14	14
t (<i>robiacense/siderolithicum</i>)	4,091	2,251	3,824	2,408	4,573	4,633	4,235	3,446	8,214	4,455	5,700	4,773
degré de signification	99	90	99	90	99	99	99	99	99,9	99,9	99,9	99,9
rappports <i>robiacense/siderolithicum</i>	116,0	112,5	115,8	106,8	124,1	113,7	112,9	113,4	131,6	117,7	117,5	116,9

Comparaison avec *Lophiotherium cervulum* d'Euzet

degrés de liberté	12	12	12	12	14	13	14	13	11	11	11	11
t (<i>robiacense/cervulum</i>)	1,190	1,059	1,266	0,238	2,715	2,005	1,609	1,746	3,966	1,515	1,564	1,723
degré de signification	NS	NS	NS	NS	98	90	NS	NS	99	NS	NS	NS
rappports <i>robiacense/cervulum</i>	105,6	106,1	105,6	101,1	112,0	107,1	104,8	109,1	117,3	106,1	105,8	110,0

Comparaison avec *Lophiotherium cf. robiacense* de Creechbarrow

degrés de liberté	5	5	5	5	8	8	8	7	2	2	2	2
t (<i>Robiac/Creechbarrow</i>)	1,171	0,760	1,463	-0,581	2,335	1,423	1,917	1,618	-0,075	-0,034	-0,056	-0,072
degré de signification	NS	NS	NS	NS	98	NS	90	NS	NS	NS	NS	NS
rappports <i>Robiac/Creechbarrow</i>	104,1	104,6	106,3	97,9	111,9	104,0	106,5	105,0	132,9	108,3	115,5	113,5

Tableau 22. Comparaison des mesures des dents jugales supérieures de *Lophiotherium robiacense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) avec *Lot. pygmaeum* d'Egerkingen (coll. NMB), *Lot. siderolithicum* du Mormont (coll. MGL, NMB), *Lot. cervulum* d'Euzet (coll. FSL et UM) et *Lot. cf. robiacense* de Creechbarrow (coll. NHML).

sillons peu profonds : au milieu un protocône allongé, raccordé à un paraconule n'atteignant pas l'ectolophe ; à l'arrière du protocône, se trouve un hypocône un peu plus globuleux, mais plus bas que lui et prolongé par crête distale jusqu'au cingulum distal ; un minuscule métaconule se distingue entre métacône et hypocône et il n'y a qu'un léger bourrelet cingulaire lingual.

Les autres dents de la mâchoire supérieure, et notamment les incisives et la canine, ne sont pas représentées à Robiac.

Denture inférieure. Il faut d'abord noter que la mandibule FSL 5184 que Savage *et al.* (1965) avaient pris en considération pour décrire la denture jugale inférieure de *Lot. robiacense* doit en réalité être rapportée à *Metanchilophus gaudini gaudini*, au surplus abondant à Robiac ; en l'absence de critères morphologiques diagnostiques au niveau des prémolaires (P/3-P/4), et les limites de variation des deux taxons se recouvrant largement, la distinction se fonde notamment sur l'émail épais et sur la présence d'un bourrelet cingulaire remplaçant le cingulum labial chez ce dernier genre,

caractéristiques observables sur 5184.

On rappelle à ce sujet que la détermination des restes mandibulaires chez les petits Pachynolophinae est ardue même au niveau générique (Stehlin, 1905 : 540 sv.) et celle des dents isolées très incertaine, une confusion étant toujours possible avec un *Pachynolophus*, un *Propalaeotherium* (Savage *et al.*, 1965 : 78), ou encore avec un Anchilophini.

Molaires. D'après les spécimens dont on dispose, leur bunodontie apparaît de prime abord moins caractérisée que sur les molaires supérieures, et soulignée seulement sur les dents non usées par une inflexion des crêtes transversales (protolophide, métalophide, hypolophide). Les croissants sont assez anguleux ; les cuspidés internes plus hautes que les externes avec des lophides rectilignes et fins (RbN-5798 [Figure 27F], RbS-621 [Figure 27H]) ; avec l'usure, la position dominante des cuspidés internes s'atténue ; le trigonide est parfois plus étroit que le talonide, mais il semble approximativement de même longueur, et non pas nettement raccourci ; la preprotocristide

Lophiotherium robiacense

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	li	lz	L	li	lz	L	li	lz
N	1	1	1	4	4	4	6	7	6
moyenne	7,4	4,2	4,6	7,9	4,8	5,5	8,0	5,0	5,6
limites de variation				7,6-8,3	4,4-5,0	5,1-5,8	7,4-8,6	4,5-5,9	5,2-6,2
écart-type				0,299	0,263	0,330	0,492	0,441	0,356
coeff. de variation				3,8	5,5	6,0	6,2	8,8	6,4

Lophiotherium cf. siderolithicum

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	li	lz	L	li	lz	L	li	lz
N				1	1	1	2	2	2
moyennes				5,6	4,0	4,2	6,2	4,6	5,1
limites de variation							5,9-6,5	4,5-4,6	4,9-5,3
comparaison cf. <i>siderolithicum</i> / <i>robiacense</i>									
degrés de liberté				3	3	3	6	7	6
t (<i>sidero/robiacense</i>)				-6,814	-2,636	-3,452	-3,294	-0,941	-0,989
degrés de signification				-99	-90	-95	-98	NS	NS
rappports <i>sidero/robiacense</i>				71,1	83,8	76,7	77,7	90,7	91,9

Lophiotherium robiacense

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	li	lz	L	li	lz	L	li	lz	l3
N	7	7	7	6	6	6	7	7	7	7
moyenne	8,1	5,4	5,5	8,8	5,8	6,1	11,9	5,5	5,2	4,0
limites de variation	7,9-8,3	5,2-5,7	5,3-5,8	8,5-9,5	5,6-6,0	5,6-6,4	11,2-12,5	5,1-6,0	4,8-5,6	3,5-4,4
écart-type	0,150	0,173	0,183	0,349	0,147	0,266	0,492	0,309	0,298	0,269
coeff. de variation	1,8	3,2	3,3	4,0	2,5	4,4	4,1	5,6	5,8	6,8

Lophiotherium cf. siderolithicum

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	li	lz	L	li	lz	L	li	lz	l3
N	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1
moyennes	6,3	4,7	4,7	6,8	5,2	4,8	10,4	4,8	4,7	3,7
limites de variation	6,3-6,3	4,6-4,8	4,6-4,7							
comparaison cf. <i>siderolithicum</i> / <i>robiacense</i>										
degrés de liberté	7	7	7	5	5	5	6	6	6	6
t (<i>sidero/robiacense</i>)	-6,369	-2,244	-2,674	-5,353	-3,879	-4,343	-2,904	-2,203	-1,478	-0,944
degrés de signification	-99,9	-90	-95	-99	-98	-99	-95	-90	NS	NS
rappports <i>sidero/robiacense</i>	77,5	87,0	84,5	77,1	89,4	79,3	87,2	86,8	90,9	93,2

Tableau 23. Mesures et comparaisons des dents jugales inférieures de *Lophiotherium robiacense* et *Lot. cf. siderolithicum* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). 1 : estimations d'après RbN-5765 et -507Co.

Lophiotherium robiacense

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	li	l2	L	li	l2	L	li	l2
N	1	1	1	4	4	4	6	7	6
moyenne	7,4	4,2	4,6	7,9	4,8	5,5	8,0	5,0	5,6
limites de variation				7,6-8,3	4,4-5,0	5,1-5,8	7,4-8,6	4,5-5,9	5,2-6,2
écart-type				0,299	0,263	0,330	0,492	0,441	0,356
coeff. de variation				3,8	5,5	6,0	6,2	8,8	6,4

Comparaison avec *Lophiotherium pygmaeum* d'Egerkingen

degrés de liberté	8	8	7	16	16	16	24	24	24
t (robiacense/pygmaeum)	6,386	4,370	2,811	7,230	5,003	8,748	7,545	1,852	5,100
degré de signification	99,9	99	95	99,9	99,9	99,9	99,9	90	99,9
rappports robiacense/pygmaeum	135,4	143,7	132,9	124,1	126,7	128,4	121,7	107,7	114,2

Comparaison avec *Lophiotherium siderolithicum* du Mormont (tous locus confondus)

degrés de liberté				3	3	3	6	8	6
t (robiacense/siderolithicum)				3,819	3,656	3,452	3,810	0,257	0,828
degré de signification				95	90	95	99	NS	NS
rappports robiacense/siderolithicum				119,3	129,1	130,4	121,2	101,4	104,2

Comparaison avec *Lophiotherium cervulum* d'Euzet

degrés de liberté	9	9	9	20	21	21	25	26	25
t (robiacense/cervulum)	4,678	2,520	2,447	5,884	1,571	3,249	3,590	-2,966	-0,701
degré de signification	99	95	95	99,9	NS	99	99	-99	NS
rappports robiacense/cervulum	137,8	122,1	122,0	120,6	104,9	108,6	113,1	93,9	96,8

Comparaison avec *Lophiotherium cf. robiacense* de Creechbarrow

degrés de liberté							6	7	6
t (Robiac/Creechbarrow)							-0,050	0,044	0,000
degré de signification							NS	NS	NS
rappports Robiac/Creechbarrow							109,7	94,6	99,6

Lophiotherium robiacense

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	li	l2	L	li	l2	L	li	l2	l3
N	7	7	7	6	6	6	7	7	7	7
moyenne	8,1	5,4	5,5	8,8	5,8	6,1	11,9	5,5	5,2	4,0
limites de variation	7,9-8,3	5,2-5,7	5,3-5,8	8,5-9,5	5,6-6,0	5,6-6,4	11,2-12,5	5,1-6,0	4,8-5,6	3,5-4,4
écart-type	0,150	0,173	0,183	0,349	0,147	0,266	0,492	0,309	0,298	0,269
coeff. de variation	1,8	3,2	3,3	4,0	2,5	4,4	4,1	5,6	5,8	6,8

Comparaison avec *Lophiotherium pygmaeum* d'Egerkingen

degrés de liberté	23	21	21	26	24	24	24	23	23	23
t (robiacense/pygmaeum)	0,871	-0,692	-0,900	0,669	-2,241	-1,031	-1,103	-3,498	-2,806	-0,486
degré de signification	NS	NS	NS	NS	-95	NS	NS	-99	-99	NS
rappports robiacense/pygmaeum	104,2	99,6	97,7	101,6	94,0	96,4	96,3	90,2	90,6	94,2

Comparaison avec *Lophiotherium siderolithicum* du Mormont (tous locus confondus)

degrés de liberté	8	8	8	10	10	10	10	10	10	10
t (robiacense/siderolithicum)	10,51	3,21	3,31	7,71	4,60	3,85	3,90	2,42	2,57	1,05
degré de signification	99,9	90	98	99,9	99,9	99	99	95	95	NS
rappports robiacense/siderolithicum	121,4	107,8	107,2	124,2	114,1	111,0	114,0	108,4	108,6	104,0

Comparaison avec *Lophiotherium cervulum* d'Euzet

degrés de liberté	38	37	36	46	46	48	73	72	71	72
t (robiacense/cervulum)	2,021	-1,141	-0,866	2,864	-0,994	0,808	2,617	-1,844	-1,185	-0,672
degré de signification	90	NS	NS	99	NS	NS	98	-90	NS	NS
rappports robiacense/cervulum	110,2	96,1	96,9	110,6	96,1	101,1	112,3	94,3	93,6	92,9

Comparaison avec *Lophiotherium cf. robiacense* de Creechbarrow

degrés de liberté	6	7	5	6	6	6	4	6	8	7
t (Robiac/Creechbarrow)	1,519	0,000	0,789	-0,064	0,015	-0,009	3,476	-1,714	-0,205	-0,921
degré de signification	90	NS	NS	NS	NS	NS	95	NS	NS	NS
rappports Robiac/Creechbarrow	107,0	101,3	102,8	113,0	95,9	100,8	112,9	96,7	98,6	93,8

Tableau 24. Comparaison des mesures des dents jugales inférieures de *Lophiotherium robiacense* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) avec *Lot. pygmaeum* d'Egerkingen (coll. NMB), *Lot. siderolithicum* du Mormont (coll. MGL, NMB), *Lot. cervulum* d'Euzet (coll. FSL et UM) et *Lot. cf. robiacense* de Creechbarrow (coll. NHML).

(paralophide) s'abaisse, sans indication d'un paraconide, vers le cingulum antérieur qui rejoint lingualement le métaconide. Celui-ci est nettement dédoublé (5798, RbS-621) ; le protolophide atteint la paroi du métaconide (RbS-621) ou l'intervalle métaconide-métastylide (RbN-5798) ; le métalophide s'insère assez bas aux 2/3 internes du protolophide chez RbS-621, plus haut et plus nettement sur le métastylide chez RbN-5798. De même l'hypolophide s'insère plus (RbS-621) ou moins (5798) haut sur l'entoconide. Le cingulum labial est très net, large au niveau de l'ouverture des vallées et pratiquement continu sur les cuspidés sauf sur le talonide de M/3 (absent sur l'hypoconulide et interrompu sur l'hypoconide). L'hypoconulide de M/1 et M/2 est bas et peu dégagé, simple prolongement et relèvement du cingulum distal aux 2/3 internes de la dent ; celui de M/3 est un tubercule allongé situé généralement dans l'axe de la dent et prolongé par une crête labiale peu recourbée qui se dirige vers le milieu de hypolophide ; la crête linguale est peu marquée ; les molaires sont dépourvues de cingulum lingual sauf un petit méplat à l'ouverture de la vallée interne.

Prémolaires. Le rapport de longueur du secteur prémolaire par rapport au secteur molaire (PMI) a pu être estimé sur RbS-621, il est de 72,5. P/4 et P/3 sont molariformes mais rétrécies à l'avant, et possèdent un entoconide bien développé, un cingulum labial continu, mais pas de cingulum lingual.

En ce qui concerne la P/4, le trigonide de RbS-1691 est très court (surtout la préparacristide) ; le dédoublement du métaconide est habituel (RbN-5798) ; sur RbN-5771 l'hypoconide n'est pas beaucoup moins haut que le protoconide ; quant à la P/3, RbN-5776 est particulièrement étroite à l'avant, et RbN-5185 possède un entoconide nettement plus bas que le métaconide et même que l'hypoconide.

DP/4 conservée sur la mandibule RbN-5479 (Figure 27G) est parfaitement molariforme, quoique basse (L 8,3 ; I₁ 5,1 ; I₂ 4,9) ; le talonide de la DP/3 est également en place, on constate qu'elle possédait un entoconide.

P/2, P/1, DP/2 et DP/1 sont inconnues à Robiac de même que les dents antérieures.

D o n n é e s a n a t o m i q u e s

Le crâne FSL 5182 n'ayant pas été dégagé, on ne peut observer que très peu de structures osseuses ; cependant, même si on ne peut pas s'assurer de l'absence de discontinuités, les condyles occipitaux, apparemment en bonne position, laissent supposer que les relations osseuses pourraient avoir été conservées et la largeur du crâne ne semble pas affectée.

On observe que l'arcade zygomatique assez épaisse (7 mm), ne cache pas les dents de profil et s'écarte rapidement de la rangée dentaire, l'apophyse maxillaire étant large. Le bord antérieur de l'orbite se situait probablement au-dessus de M2/ ; la paroi latérale du maxillaire est assez déprimée mais on ne voit pas le FIO. Rien d'autre n'est actuellement visible. Sur les fragments crâniens d'Euzet figurés par Depéret (1917, pl.14), on retrouve ce même écartement du zygoma, mais il est un peu plus haut et l'orbite est plus antérieure (au-dessus de M1/).

Le crâne 5182 est complété par des restes mandibulaires montrant notamment la symphyse et la région incisivo-canine. La branche horizontale de la mandibule est relativement basse, avec un gradient de hauteur de P/2 à M/3 faible (respectivement 15 et 18 mm sur RbS-621) ; elle s'abaisse considérablement vers l'avant jusqu'à mesurer env. 9 mm de hauteur au niveau de la symphyse mandibulaire (à peine 8 mm sur 4905). La région antérieure est très étroite à cet endroit, 10 mm (RbN-5764), et ne s'élargit que légèrement à l'aplomb des canines (11 mm).

Le DPC est extrêmement long, 29 mm sur 4905 (et peut-être jusqu'à 34 mm sur RbS-621) pour une longueur de rangée dentaire L_{P/2-M/3} d'env. 54 mm (RbS-621) ce qui correspond à un pourcentage de 63,6% de LRDJ. Les régions angulaire et articulaire de la mandibule sont inconnues à Robiac.

On peut tenter d'évaluer la longueur de la tête. De l'arrière des condyles à l'arrière de M3/, le crâne mesure env. 68 mm ; la longueur de la mandibule RbS-621, de l'arrière de M/3 au bord postérieur de la symphyse est de 65,3 mm ; enfin d'après FSL 4905, on compte 36,5 mm depuis l'arrière de la symphyse jusqu'au bord incisif. Ainsi on peut estimer indirectement la longueur basicrânienne LBCT à environ 170 mm. Par ailleurs, d'après les mesures des dents, on peut estimer la masse corporelle moyenne chez cette espèce à 17 kg (Tableau 1).

Discussion

Le lieu d'origine de l'holotype de cette espèce pose un problème. Sudre (1971 : 103, 105) souligne en effet que le crâne 5182 ainsi que le 2ème signalé par Depéret pourraient provenir d'un niveau de calcaire à limnées stratigraphiquement plus élevé dans la formation que les horizons qui ont livré la faune de Robiac ; il s'agirait d'un banc repéré par Roman (1903) où Depéret faisait débiter le «Ludien», et cela conduirait évidemment à dissocier ces crânes de la faune en question. Mais Sudre reconnaît en même temps que la coupe de Roman n'a qu'une valeur synthétique et Depéret ne fournit pas, en fait, de données aussi précises sur l'origine des deux crânes, il affirme simplement (1917 : 89) qu'ils ont été «recueillis dans le calcaire de Robiac». Or, on a noté plus haut (Figure 1) le caractère irrégulier, souvent lenticulaire, des niveaux fossilifères perturbés en outre par des passages latéraux, ainsi que l'hétérochronie de la base de la formation ; il faut monter beaucoup haut dans la colline pour trouver des horizons correspondants aux faunes plus récentes de Fons, localisées, rappelons-le, à 4 km environ plus au nord. Il en résulte qu'il semble légitime de se fier à l'opinion de Depéret qui associait les pièces en question aux gisements de Robiac, d'autant plus qu'il précisait qu'ils avaient été trouvés associés à des restes de *Lophiodon*, absents dans les horizons plus récents.

Depéret définit *Lot. robiacense* comme représentant un stade intermédiaire entre *Lot. pygmaeus* et *Lot. cervulum* et ce point de vue est repris par Savage *et al.* (1965), mais remis en cause plus récemment par Hooker (1986) puis par Hooker & Weidmann (2000). D'après ces auteurs, les variations observées chez *Lophiotherium cervulum* d'Euzet et *Lot. siderolithicum* (Pictet, 1857) Depéret, 1901 du Mormont empêchent de distinguer la forme de Robiac de cette dernière espèce, qui aurait donc priorité.

Hooker (1986) valide en effet la notion d'une espèce particulière définie au Mormont par Pictet sous le nom d'*Hyracotherium siderolithicum*, mais Hooker & Weidmann (2000) tempèrent ce point de vue en notant que les différences de taille entre les matériels rapportés à ce taxon dans différents gisements (Mormont, Creechbarrow, et pour eux Robiac) sont plus importantes que par rapport à *Lot. cervulum*, ce qui revient implicitement à reconnaître que l'attribution de ces *Lophiotherium* à une seule et même espèce n'est peut-être pas si judicieux qu'il ne semble!

Pour établir une diagnose différentielle sur le plan morphologique entre *Lot. siderolithicum* et *Lot. robiacense*, on se heurte effectivement à l'insuffisance de la documentation. Il semblerait, il est vrai, que l'ectolophe des molaires supérieures de *Lot. siderolithicum* soit plus souvent creusé derrière la partie

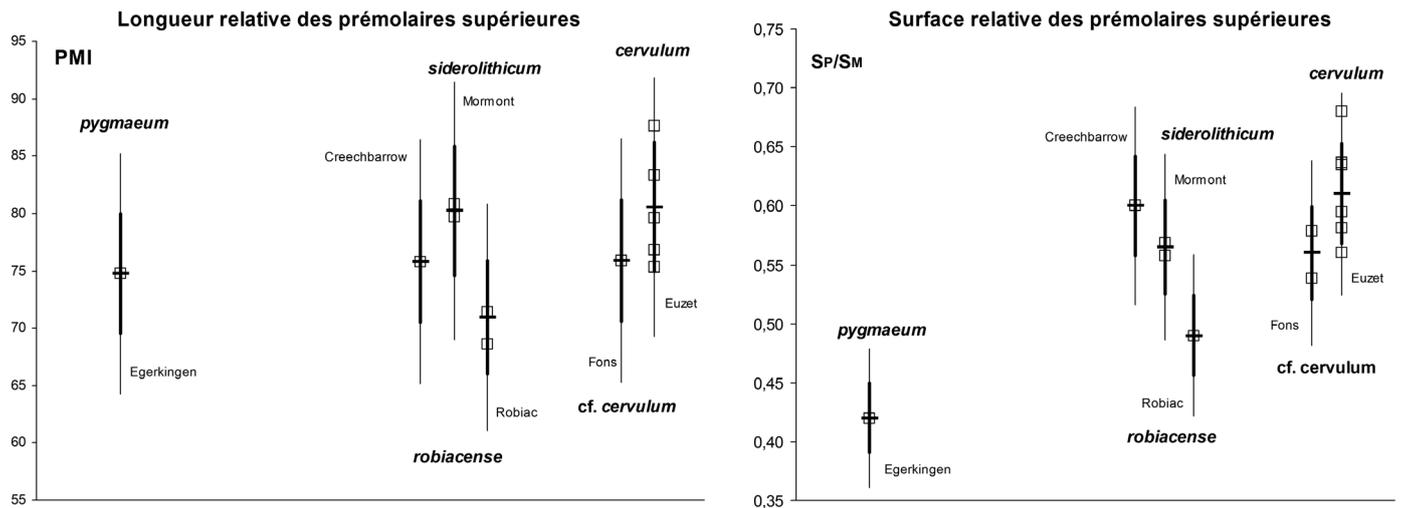


Figure 29. Longueur relative des secteurs prémoilaire et moilaire (PMI) et rapports de surface (S_{P2-P4}/S_{M1-M3}) des rangées dentaires supérieures chez divers *Lophiotherium*. Les carrés représentent les observations (voir Tableau 26), les traits horizontaux les moyennes spécifiques. Les traits verticaux sont des limites de variation conjecturales, destinées à mettre en évidence quels seraient les recouvrements entre les taxons, dans les limites de $\pm s$ (trait épais) et de $\pm 2s$ (traits fins) autour des valeurs observées, en partant de l’hypothèse d’un coefficient de variation de 7, censé correspondre à une norme moyenne de variabilité spécifique (voir *Lot. cervulum* d’Euzet). Échelle des abscisses arbitraire.

distale du paracône (NMB Mt-1144), le mésostyle souvent déjeté très distalement (MGL LM-97, -98), le métaconule généralement mieux individualisé et le cingulum labial des molaires inférieures généralement plus faible. Mais ces différences ne seraient pas suffisamment nettes pour justifier la définition d’une espèce particulière pour la forme de Robiac, d’autant plus qu’il n’est pas possible faute de matériel de détecter d’éventuelles différences au niveau des prémolaires, à cause de la forte variabilité morphologique de ces dents.

Cependant j’avais proposé jadis (Remy, 1967) un critère quantitatif de différenciation entre les *Lophiotherium* d’Euzet, de Fons et de Robiac, fondé sur les rapports de longueur entre les secteurs prémoilaire et moilaire qui peuvent avoir, au même titre que la morphologie des prémolaires, une signification fonctionnelle dans la mastication. Hooker & Weidmann (2000) ont objecté que je n’avais pas fourni de données précises pour valider cette assertion et qu’au surplus, on ne disposait pas de séries dentaires complètes de *Lot. siderolithicum* pour impliquer ce dernier dans ce type d’évaluation comparative.

Je considère pourtant que cette différenciation reste valable et à l’appui de cette thèse, je fournis ici des données complémentaires (Tableau 26), maxillaires et mandibulaires, basées sur des rangées dentaires ou quand cela n’est pas possible sur des moyennes de mesures des dents isolées. Il en ressort que, en plus de la notable différence de taille notée précédemment (Tableaux 22, 24), la forme de Robiac présente des PMI nettement inférieurs en moyenne à ceux du Mormont (70 à 71 contre 80-81 au maxillaire, 70 en moyenne contre 79 à la mandibule). De plus, si l’on considère, non plus la longueur de la série prémoilaire, mais sa surface relative, on obtient des résultats similaires : le rapport prémoilaires/molaires se révèle dans tous les cas notablement plus faible à Robiac qu’au Mormont (0,49 contre 0,56-0,57).

Il est vrai que ces résultats sont obtenus sur de trop petits échantillons, et qu’ils peuvent cacher d’importantes variations ; la prise en considération d’une population mieux documentée comme celle d’Euzet le met effectivement en évidence (Tableau 26). Néanmoins, dans l’état actuel de la documentation, il me semble normal de tenir compte de ces arguments de différen-

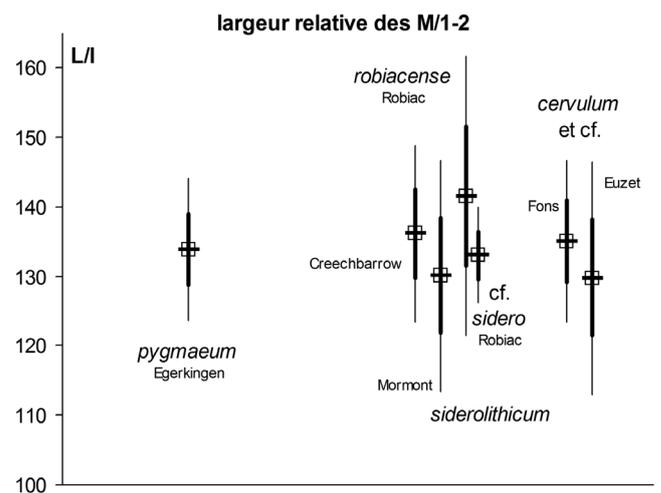


Figure 30. Représentation graphique de la largeur relative des molaires inférieures chez différents *Lophiotherium*. Moyennes $\pm s$ (traits verticaux épais) et $\pm 2s$ (traits fins) des spécimens mesurés. On a associé sur ce schéma les données relatives aux molaires M/1 et M/2 du Tableau 25. Échelle des abscisses arbitraire.

ciation. En effet, une simulation à partir de ces données, en supposant des coefficients de variation de 7 correspondant à la variabilité spécifique de ces paramètres chez *Lot. cervulum* (Tableau 26), montre le caractère relativement significatif de ces différences, au moins dans les limites $\pm s$, en ce qui concerne en particulier les surfaces comparées (Figure 29). Dans un contexte de variabilité de ces taxons quelque peu polymorphes, ces résultats semblent donc témoigner de différences non négligeables dans l’activité fonctionnelle du secteur prémoilaire.

Hooker & Weidmann proposent par ailleurs un nouveau critère pour distinguer *Lot. siderolithicum* de *Lot. cervulum*. Les molaires inférieures, M/1-M/2 seraient plus étroites au Mormont et à Creechbarrow qu’à Euzet (Hooker & Weidmann, 2000, fig 67) et ce serait un argument supplémentaire pour rapporter la forme de Robiac à la même espèce. Les mesures que

j'ai effectuées ne conduisent pas aux mêmes résultats (Tableau 25). Si l'on prend en compte tout le matériel disponible, les valeurs observées se chevauchent très largement et on ne voit guère de tendance se dessiner (Figure 30) ; le Mormont s'insère dans les limites de variation d'Euzet et on peut seulement dire que d'après leur indice, les molaires de Robiac (142) et de Creechbarrow (138) sont en moyenne un peu plus étroites que celles du Mormont ou d'Euzet (130), mais ces différences ne sont nullement significatives.

Les proportions entre les secteurs prémolaire et molaire de la denture se reflètent sur le plan des dimensions générales des dents (Tableaux 22 et 24). Dans un contexte de faibles différences de taille entre les diverses espèces considérées, les molaires supérieures et les P4/ de Robiac sont significativement plus grandes qu'au Mormont (en moyenne +17%), tandis que P2/ et P3/ sont de taille voisine. Au contraire, les prémolaires sont plus petites qu'à Euzet (-5% en moyenne), tandis que les dernières molaires sont plus grandes (+8%). À la mandibule, les molaires de Robiac sont plus longues qu'au Mormont (env. +19%) et même qu'à Euzet (+10 %).

Il apparaît donc en conclusion que la forme de Robiac se différencie parfaitement du *Lot. siderolithicum* du Mormont, ce qui assure incontestablement la validité de l'espèce *Lot. robiacense*.

La question qui reste posée est le statut de la forme de Creechbarrow qui présente des caractères intermédiaires au niveau de la largeur des molaires inférieures et du PMI maxillaire. La surface relative du secteur prémolaire serait en faveur du rapprochement avec *Lot. siderolithicum* dans la mesure où l'indice S_p/S_M y atteint 0,60 (au lieu de 0,49 à Robiac), mais je rapproche néanmoins, quoiqu'avec doute, la

forme anglaise de *Lot. robiacense* car les dimensions des dents sont voisines, elles sont plus grandes que chez *Lot. siderolithicum*.

Lophiotherium siderolithicum (Pictet, 1857) Depéret, 1901

Synonymie.

Pictet, 1857, p. 53 : *Hyracotherium siderolithicum*,
Depéret, 1901, p. 217 : *Lophiotherium siderolithicum*,
Stehlin, 1905, p. 447 sv : *Lophiotherium cervulum*.

Lectotype (in Stehlin, 1905). maxillaire dext. avec P3-/M3/ (perdu).

Figuration. Pictet, 1857, pl. 4 fig. 1-3.

Gisement-type. Eclépens-gare (Mormont, Suisse).

Répartition biochronologique. Connue seulement au niveau MP 16, Bartonien supérieur (sommet de l'Éocène moyen).

Diagnose amendée. Espèce plus petite que *Lot. robiacense* (L_{P2-M3} estimée : 37,5), avec une morphologie des dents similaire, mais mésostyles des molaires souvent déportés distalement ; molarisation des prémolaires intermédiaire entre *Lot. pygmaeum* et *Lot. cervulum*, comme chez *Lot. robiacense*, mais index prémolaires/molaires plus fort et surface relative des prémolaires supérieures plus grande que chez celui-ci.

Lophiotherium cf. siderolithicum de Robiac

Matériel. UM RbN-5905, fragment de maxillaire dext. désagrégé avec P2-/P3/, (M1/)-M2/ ; RbN-5965, -5966, M3/ ; RbN-5933, -5938, -5967, M2/ ;

Localités	Taxons	INF	P/2	P/3	P/4	M/1	M/2	M/3
			L/1	L/1	L/1	L/1	L/1	L/1
Robiac	<i>L. robiacense</i>	N		2	5	3	4	3
		moyenne		140,05	137,57	140,19	142,58	213,73
		limites de variation		134,5-145,6	112,9-158,5	132,8-148,2	132,8-153,2	200,0-223,6
		écart-type		7,871	18,079	7,709	8,368	12,272
		coeff. de variation		5,6	13,1	5,5	5,9	5,7
Robiac	<i>L. cf. siderolithicum</i>	N		1	1	2	1	1
		mesures		133,33	120,41	131,3-137,0	130,77	216,67
Egerkingen	<i>L. pygmaeum</i>	N	1	4	15	7	10	16
		moyenne	168,97	150,19	135,25	132,88	134,59	199,50
		limites de variation		146,3-155,6	117,0-152,3	122,6-140,4	125,9-144,0	182,5-213,7
		écart-type		4,171	10,709	6,656	6,099	4,493
		coeff. de variation		2,8	7,9	5,0	4,5	4,5
Mormont	<i>L. siderolithicum</i>	N		1	1	4	6	5
		moyenne		157,14	120,64	129,41	130,50	204,98
		limites de variation				125,5-133,9	115,8-142,6	194,2-214,6
		écart-type				3,883	9,161	7,236
		coeff. de variation				3,0	7,0	3,5
Fons 1, 4	<i>L. cf. cervulum</i>	N	3	2	6	5	6	7
		moyenne	152,28	135,65	127,13	135,56	134,64	201,64
		limites de variation	148,7-155,6	132,1-139,2	117,2-139,7	133,9-140,0	130,7-138,1	193,1-216,1
		écart-type	3,467	5,049	7,614	2,516	2,950	8,287
		coeff. de variation	2,3	3,7	6,0	1,9	2,2	4,1
Euzet	<i>L. cervulum</i>	N	10	20	23	35	43	70
		moyenne	142,72	130,09	123,42	128,90	130,48	180,58
		limites de variation	133,3-153,9	114,0-143,5	113,1-141,2	111,9-147,2	116,7-148,3	158,3-205,4
		écart-type	8,118	7,742	8,237	8,608	7,826	8,757
		coeff. de variation	5,7	6,0	6,7	6,7	6,0	4,8
Creechbarrow	<i>L. cf. robiacense</i>	N	1		4	5	3	3
		moyenne	185,19		130,66	141,45	127,41	184,46
		limites de variation			123,7-136,5	129,1-150,0	120,0-133,9	180,0-190,9
		écart-type			5,418	9,756	6,995	5,723
		coeff. de variation			4,1	6,9	5,5	3,1

Tableau 25. Largeur relative des dents jugales inférieures chez divers *Lophiotherium*.

SUP			S P2/	S P3/	S P4/	S M1/	S M2/	S M3/	SP2-4/SM1-3
Robiac	<i>L. robiacense</i>	FSL 5182	20,89	39,00	48,06	67,05	74,42	79,26	0,49
Egerkingen	<i>L. pygmaeum</i>	NMB composite (1)	15,70	30,37	36,74	61,31	72,36	64,40	0,42
Mormont	<i>L. siderolithicum</i>	MGL 97 (2)	18,33	31,77	41,79	49,76	56,99	57,98	0,56
Fons 1	<i>L. cf. cervulum</i>	FMO F1-292 (3)	26,95	46,04	63,48	70,36	80,63	84,99	0,58
Fons 6		FMO F6-333 (4)	21,76	36,41	47,13	58,59	71,18	65,63	0,54
Euzet	<i>L. cervulum</i>	FSL 5909 fig. 8 (5)	23,62	38,06	44,36	51,34	58,41	57,22	0,64
		FSL 5910 fig. 1	29,36	45,43	57,98	59,18	67,58	68,37	0,68
		FSL 5912	26,38	43,50	55,74	63,93	80,28	79,97	0,56
		FSL 5928	28,58	46,73	59,71	60,49	75,00	76,69	0,64
		FSL 5970	26,58	41,21	50,32	59,85	69,62	73,80	0,58
		FSL 6524	23,17	49,03	58,42	67,30	79,11	73,27	0,59
		moyennes Euzet	26,28	43,99	54,42	60,35	71,67	71,55	0,61
		écart-type	2,514	3,953	5,941	5,364	8,215	8,010	0,044
	coeff. variation	9,6	9,0	10,9	8,9	11,5	11,2	7,2	
Creechbarrow	<i>L. cf. robiacense</i>	NHM composite (6)	14,66	38,02	59,36	58,37	68,33	60,32	0,60

SUP		spécimens	LP2-M3	L3P	L3M	PMI
Robiac	<i>L. robiacense</i>	FSL 5182	42,0	17,5	24,5	71,4
		moyennes (7)	45,2	18,6	26,6	70,1
Egerkingen	<i>L. pygmaeum</i>	moyennes	40,1	17,2	23,0	74,7
Mormont	<i>L. siderolithicum</i>	LM-97 (8)	37,6	16,7	20,9	79,7
		moyennes	39,2	17,5	21,7	80,8
Fons	<i>L. cf. cervulum</i>	F1-292	45,2	19,5	25,7	75,9
Euzet	<i>L. cervulum</i>	FSL 5928	42,5	18,6	24,2	76,9
		FSL 5909	38,8	17,6	22,1	79,6
		FSL 5910	41,6	19,9	22,7	87,7
		FSL 5912	43,8	19,2	25,5	75,3
		UM-2752	40,4	18,5	22,2	83,3
		moyennes Euzet	41,4	18,8	23,3	80,6
		écart-type	1,921	0,856	1,471	5,011
	coeff. de variation	4,6	4,6	6,3	6,2	
Creechbarrow	<i>L. cf. robiacense</i>	moyennes	40,2	17,4	22,9	75,8

INF		spécimens	LP2-M3	L3P	L3M	PMI
Robiac	<i>L. robiacense</i>	RbS-621 (9)	53,5	20,0	27,6	72,5
Robiac	<i>L. cf. siderolithicum</i>	moyennes	40,0	16,5	23,5	70,2
Egerkingen	<i>L. pygmaeum</i>	moyennes	41,9	17,1	24,8	69,0
Mormont	<i>L. siderolithicum</i>	moyennes	43,46	19,20	24,26	79,15
Fons 4	<i>L. cf. cervulum</i>	F4-3084	48,3	20,1	28,1	71,5
Euzet	<i>L. cervulum</i>	FSL 5916 fig. 5 (5)	45,2	20,2	24,7	81,8
		FSL 5917 fig. 7	48,5	20,5	28,4	72,2
		FSL 5918 fig. 6	42,5	17,7	24,5	72,2
		FSL 5919 fig. 3	40,1	17,7	23,0	77,0
		FSL 5920 fig. 4	41,6	17,9	23,6	75,8
		FSL 5921	42,7	18,3	25,2	72,6
		FSL 5939	46,4	19,8	26,7	74,2
		FSL 5960	41,1	17,6	24,2	72,7
		UM 2754	41,4	17,2	23,9	72,0
		UM 2756	44,2	19,1	25,0	76,4
		UM 2763	47,2	19,2	27,9	68,8
		UM 2764	45,2	17,3	27,6	62,7
		UM 2766	47,0	18,7	27,9	67,0
		UM 5474	46,9	19,5	27,9	69,9
		moyennes Euzet	44,3	18,6	25,8	72,5
	écart-type	2,711	1,105	1,896	4,661	
	coeff. de variation	6,1	5,9	7,4	6,4	
Creechbarrow	<i>L. cf. robiacense</i>	moyennes	44,4	18,4	26,0	70,9

Tableau 26. Surface et longueur relatives du secteur prémolaire de la denture jugale chez divers *Lophiotherium*. 1, Stehlin 1905, fig. 31 ; 2, surface de P2/ estimée ; 3, surface de M1/ estimée ; 4, surface de P2/ restituée en supposant la même surface relative que sur F1-292 ; 5, les figures indiquées font référence à Depéret, 1917 (dents sup., pl. 14 ; dents inf., pl. 15 [mesures prises sur les originaux]) ; 6, Spécimens mesurés : NHML M36177 P4/-M2/ ; P2/ : M36497 ; P3/ : M37703 ; P4/ : M37413 ; M1/ : M37415, M37418 ; M2/ : M37416, M37417, M37419, M37421 ; M3/ : M36178 ; 7, sommes des longueurs moyennes des dents ; 8, L_{p2} estimée d'après la longueur moyenne des autres spécimens ; 9, L3P estimée.

RbN-5935, P3/; RbN-5958, -5959, -5960, trois dents jugales dext. trouvées côte à côte et appartenant probablement au même individu (respect. M1/, DP4/, DP2/); UM RbN-5765, mandibule avec la symphyse, (/C) sin. et dext. et (alv. P/1-P/2)-P/3-M/1 sin. ; RbN-507Co, M/1, M/2, M/3 dext. probablement d'un même individu ; RbN-509Co, P/4 ; NMB Rb-65, germe de DP/3 sin.

Description (Figure 31, Tableaux 21, 23)

La présence d'une deuxième espèce de *Lophiotherium* à Robiac est attestée en premier lieu par une très petite mandibule (RbN-5765, Figure 31I), sur laquelle sont conservées trois dents jugales. L'observation des alvéoles de deux dents en avant de celles-ci démontre que l'on est en présence des troisième, quatrième et cinquième dents de la rangée jugale ; elles sont toutes approximativement de même hauteur, mais la dernière est légèrement plus usée que la précédente ; il semble donc bien qu'il s'agisse d'une série P/3-P/4-M/1.

Ces trois dents sont très petites, leur longueur totale n'est que de 17,8 mm au lieu de 24,0 mm en moyenne chez *robiacense*.

M/1 présente dans l'ensemble l'aspect habituel des molaires de *Lophiotherium* ; elle se distingue cependant par son trigonide relativement court, le dédoublement peu marqué du métaconide et son hypoconulide saillant. P/4 est remarquablement bunodonte ; elle est molariforme avec un entoconide complètement développé, moins haut toutefois que le métaconide ; la préprotocristide (paralophide) est presque inexistante, et les crêtes transverses, protolophide et hypolophide, très concaves. P/3 est rétrécie à l'avant, son trigonide est très court, mais elle possède également un entoconide. Les trois dents sont pourvues d'un cingulum labial continu.

La branche horizontale de la mandibule est fine et basse, avec une hauteur croissante vers l'arrière, passant de 13 mm au niveau de P/2 à 18 au moins à l'aplomb de M/2. Le DPC paraît très allongé (± 25) quoiqu'on ne puisse pas estimer sa proportion relativement à la rangée dentaire, trop incomplète. La symphyse est extrêmement fine et étroite ; elle ne mesure que 6 mm de hauteur au niveau du DPC pour une largeur qui ne devait pas beaucoup dépasser 8 à 9 mm. Les canines sont très

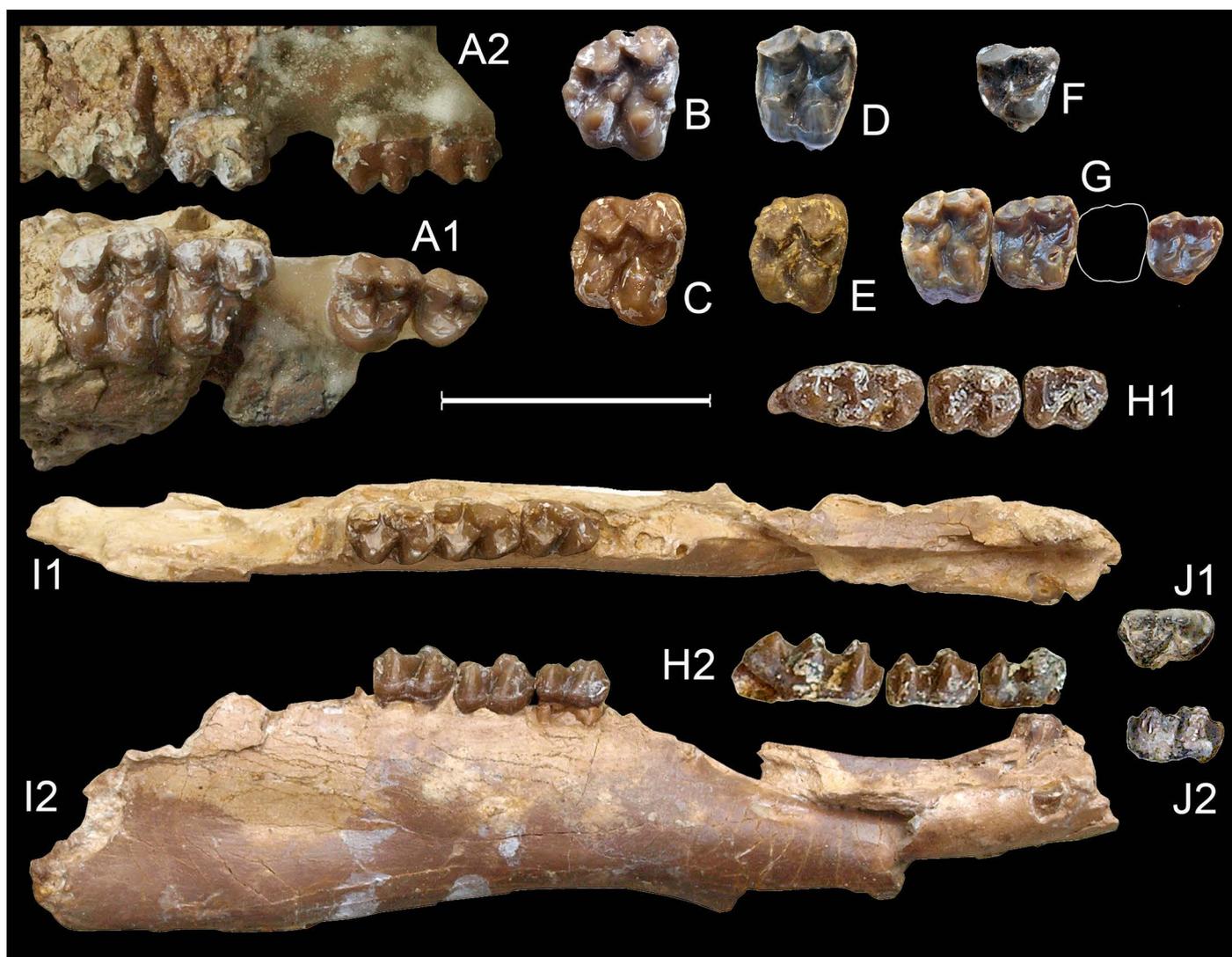


Figure 31. *Lophiotherium* cf. *siderolithicum* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : RbN-5905, fragment de maxillaire droit avec P2-/P3/ (M1/)-M2/ ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : RbN-5966, M3/ gauche (inversée) en vue occlusale. **C** : RbN-5965, M3/ gauche (inversée) en vue occlusale. **D** : RbN-5933, M2/ droite en vue occlusale. **E** : RbN-5967, M2/ gauche (inversée) en vue occlusale. **F** : RbN-5935, P3/ gauche (inversée) en vue occlusale. **G** : RbN-5958, -5959, -5960, M1/, DP4/, DP2/ droites en vue occlusale. **H** : RbN-507Co, M/1-M/2-M/3 droites ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **I** : RbN-5765, mandibule (inversée) avec la symphyse, les canines et P/3-M/1 gauches ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **J** : NMB Rb-65, DP/3 gauche (inversée) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 2 cm.

petites et brisées ; la gauche qui n'est pas écrasée, mesure 3,0 × 2,6 au collet ; plus antérieurement on n'observe que l'alvéole de I/3 séparée de la canine par un diastème de 2 mm. La limite arrière de la symphyse n'est pas observable.

Une série de trois molaires inférieures trouvées côte à côte (RbN-507Co, Figure 31H) et qu'on peut supposer avoir appartenu à un seul individu complète les observations précédentes ; le métaconide de ces dents semble plutôt mieux dédoublé, le cingulum labial est plus faible et pratiquement effacé sur le bombement des cuspidés, par contre, on y retrouve l'hypoconulide relativement saillant sur M/1-M/2 ; sur M/3 la crête labiale de cette cuspidé se dirige vers le milieu de l'hypophide et sa crête linguale arrondie est échancrée par un sillon.

Rb-65 (Figure 31J), un germe pourvu d'une grande chambre pulpaire, est interprété comme une DP/3 ; c'est une dent relativement petite ; non abrasée, à l'émail apparemment fin ; elle est molariforme avec des croissants assez aigus ; on reconnaît la présence d'un paraconide bas et d'un tubercule lingual accessoire sur le paralophide qui atteste qu'il s'agit d'une dent de lait ; le métaconide est nettement dédoublé ; le métalophide renflé atteint la base de la jonction métaconide-métastyliide ; le cingulum labial est interrompu sur les cuspidés, il n'y a pas de cingulum lingual ; l'hypoconulide est bien développé.

Quelques dents jugales supérieures confirment la présence de cette espèce. Les molaires ont un mésostyle généralement pas très puissant, un peu déporté distalement comme chez *Lot. siderolithicum* sur la M2/ de 5905 (Figure 31A) et sur la M3/RbN-5965 (Figure 31C) ; le paraconule est très bunodonte et le métaconule bien individualisé ; le cingulum lingual est souvent limité à l'ouverture du médiallimum, un peu plus étendu sur RbN-5933 (Figure 31D) et 5938. Sur les M3/, le cingulum distal est peu élevé mais étendu vers l'arrière ; RbN-5966 (Figure 31B) se singularise par son extrême bunodontie, la puissance du mésostyle et la présence d'un conule proéminent soulevant le très fort cingulum distal.

Deux prémolaires, P2/ et P3/, accompagnent les molaires 5905 ; elles ont été trouvées sans continuité osseuse avec celles-ci, mais leur position permet de penser qu'elles ont appartenu au même spécimen et leur morphologie atteste de leur rang.

P2/ possède deux cuspidés labiales, le métacône un peu plus haut que le paracône ; la partie interne de la dent ne comporte qu'un seul cône déporté mésialement et prolongé antérieurement par une crête qui atteint le très faible parastyle ; un petit métaconule finit de délimiter un large bassin postérieur. La P3/, dont la forme isométrique est caractéristique, n'a pas de mésostyle, contrairement à celle d'Eclépens figurée par Hooker & Weidmann (2000 : fig. 66a), mais elle est relativement dérivée : les deux cuspidés de l'ectolophe sont bien séparées, il y a deux cônes internes rapprochés, l'hypocône et plus haut que le protocône et plus lingual ; les conules sont bien indépendants mais bas. Une autre P3/, RbN-5935 (Figure 31F) est plus simple : elle n'a qu'une cuspidé interne en position mésiale et un très petit métaconule.

Un aperçu de la denture lactéale supérieure est fourni par deux dents accompagnant la M1/ 5958 (Figure 31G). RbN-5960 semble être une DP2/, de mêmes dimensions que la DP2/ d'Eclépens NMB Mt-1434 ; c'est une petite dent trapézoïdale très brachyodonte, au contour antéro-interne oblique, mais relativement molariforme ; l'ectolophe est pourvu d'un mésostyle déporté distalement, avec paracône et métacône bien individualisés ; les conules sont présents mais très bas, les cuspidés internes bien séparées avec le protocône en retrait par

rapport à l'hypocône ; le cingulum interne n'est que faiblement marqué.

RbN-5959 est considérée comme une DP4/ à cause de sa brachyodontie ; elle est plus grande que la précédente, un peu plus petite que la DP4/ de Creechbarrow M37427 (Hooker, 1986, fig. 66-6), mais plus carrée avec un contour interne moins resserré ; elle est en effet parfaitement molariforme ; un cingulum pratiquement continu entoure la dent, seulement affaibli sur les cônes internes et large distalement.

Commentaires

Les dimensions de ces dents sont nettement plus faibles que celles de *Lot. robiacense*, de -15 à -17% en moyenne et les différences sont significatives au niveau des M2/-M3/ et de la longueur des dents jugales inférieures de P/3 à M/3, malgré le petit nombre de spécimens (Tableaux 21 et 23). Ces faibles mesures indiqueraient une masse corporelle de l'ordre de 11 kg (Tableau 1).

L'association de ce matériel dans un même taxon avec *Lot. robiacense* conduirait par suite à des coefficients de variation dépassant nettement 10 et jusqu'à plus de 15 sur les mesures des molaires supérieures et sur la longueur des prémolaires inférieures, arguments nettement en défaveur de leur assimilation à cette espèce ; de tels coefficients de variation seraient inhabituellement élevés pour une même et unique espèce de Palaeotheriidae.

On ne peut pas envisager non plus l'éventualité d'un dimorphisme sexuel à l'origine de ces différences ; lorsque les spécimens d'une population peuvent être sexués, il apparaît en effet qu'il n'y a que de faibles variations imputables au sexe au niveau des dents jugales chez les Palaeotheriidae (Remy, 1985, 2004 ; Danilo *et al.*, 2012) de même sans doute que chez la plupart des Equoidea (Gingerich, 1981 ; Danilo, 2012 : 366).

Au contraire, le matériel en question se montre proche par ses dimensions de *Lot. siderolithicum*, tout en étant également un peu plus petit ; mais les différences sont faibles et peu significatives, de l'ordre de -5% tant au maxillaire qu'à la mandibule. Sur un diagramme bivarié, les dimensions des M2/ et M/2 s'intègrent parfaitement à cette espèce, en se dissociant complètement de *Lot. robiacense* (Figure 28).

Sur le plan morphologique, on n'observe pas de différences marquées avec *Lot. siderolithicum* compte-tenu de la variabilité intraspécifique déjà soulignée. D'autre part, on n'est évidemment pas en mesure de calculer les PMI ou la surface relative des prémolaires chez cette petite forme de Robiac, caractères qui auraient été nécessaires pour assurer sa pleine assimilation à l'espèce du Mormont. Il semble donc judicieux de s'en tenir à la détermination prudente de *Lophiotherium* cf. *siderolithicum*.

La présence de cette espèce à Robiac offre l'intérêt de donner un aperçu des caractéristiques morphologiques de la mandibule qui n'était pas documentée jusqu'à maintenant à ma connaissance. Le museau devait être très effilé et allongé comme chez les autres espèces du genre. La branche horizontale et surtout la région symphysaire se révèlent plus grêles que chez *Lot. robiacense* et a fortiori que chez *Lot. cervulum*.

genre *Pachynolophus* POMEL, 1847

Espèce-type. *Pachynolophus duvali* POMEL, 1847.

Espèces incluses. *Pac. cesserasicus* GERVAIS, 1849, *Pac.*

cayluxi (FILHOL, 1888), *Pac. livinierensis* SAVAGE *et al.*, 1965, *Pac. garimondi* REMY, 1967, *Pac. boixedatensis* CRUSAFONT & REMY, 1970, *Pac. lavocati* REMY, 1972, *Pac. bretovensis* REMY, 1988, *Pac. molipontiensis* CHECA, 1994, *Pac. zambranensis* BADIOLA *et al.*, 2005, *Pac. eulaliensis* DANILO *et al.*, 2013.

Diagnose amendée. Petits Equoidea à denture brachyodonte et hétérodonte ; prémolaires non molariformes dépourvues d'hypocône ou d'entoconide ; molaires supérieures sans mésostyle mais présentant parfois un pseudomésostyle près de la face occlusale ; dents jugales inférieures lophodontes avec métastylides faibles ou absents ; cingulums des molaires généralement faibles et plus ou moins interrompus lingualement ; ceux des prémolaires variables, le postéro-lingual de la P4/ parfois très élargi ; diastèmes post-canins très longs.

Répartition biochronologique. Niveaux MP 8-9 à MP 17a; Yprésien supérieur à Priabonien inférieur (sommet de l'Éocène inférieur à Éocène supérieur)

Pachynolophus gaytei n. sp.

Étymologie. Espèce dédiée à M. Olivier Gayte, paléontologue amateur qui a donné sa collection de mammifères fossiles de Robiac au Laboratoire de Paléontologie de l'ISE-M.

Syntypes. UM RbN-5677, maxillaire sin. avec (alv. P1/)-P2/-P4/-(M1/), RbN-5506, mandibule sin. avec (alv. /C)-P1-P/3.

Figuration. Figures 32, 33A-B.

Spécimen rapporté. NMB Rb-256, mandibule dext. avec (alv. P/4-M/1)-(rac. M/2)-M/3 (détermination Stehlin [sur étiquette] «*Pachynolophus spec.*»).

Diagnose. Petite espèce de *Pachynolophus* caractérisée par des prémolaires supérieures allongées transversalement, non molariformes, P3/ et P4/ présentant des cuspidés labiales relativement resserrées, un métalophe mal défini, raccordé sur P3/ à la jonction entre protocône et paraconule ; P2/ probablement dépourvue de métacône ; les cingulums sont relativement épais, continus sur les faces labiales et sur la paroi interne de P4/. La mandibule est très étroite et effilée en avant de la série dentaire, le diastème post-canin très long et surplombant un unique foramen mentonnier, la symphyse se termine à 10 mm en avant de P1 ; les prémolaires inférieures sont allongées et étroites, peu molarisées, pourvues d'un protoconide proéminent.

Description (Figures 32, 33A à 33C ; Tableau 27)

Denture

Le maxillaire RbN-5677 appartient à un individu âgé ; la denture qui semble néanmoins avoir été très brachyodonte, est bunodonte et hétérodonte.

La M1/ est brisée au niveau de la paroi labiale du métacône si bien qu'il est impossible de déterminer si elle possédait un mésostyle ; le cingulum labial est épais et large, un peu interrompu sur le relief du paraconule ; le parastyle est beaucoup plus bas que le paraconule, simple relèvement du cingulum labial, et la préparacrista déportée labialement par rapport à l'alignement des cuspidés. La dentine est largement exposée au niveau du paraconule et du protocône et un petit isthme de dentine réunit ces facettes d'usure, mais à cause de cette abrasion on apprécie mal la profondeur du sillon qui séparait les deux cuspidés. Le métaconule est indistinct dans le métalophe qui se recourbe un peu vers le bord antérieur du métacône. Le cingulum lingual déborde nettement le medivallum, mais il est largement interrompu sur les cuspidés.

Les prémolaires P3/-P4/ sont étroites et très allongées transversalement. P4/ possède deux cuspidés labiales bien distinctes mais assez resserrées, si bien qu'il n'y a pas d'échancrure profonde entre elles. La dent est entourée par un cingulum continu, très épais du côté labial ; le parastyle est très bas comme sur M1/ de même que le métastyle. Il y a un seul cône interne proéminent et bien centré ; le paraconule est très abaissé par rapport au protocône, séparé de celui-ci par un étranglement, qui n'atteint cependant pas le fond de la vallée ; le protolophe se recourbe vers le bord antéro-interne du paraconule plutôt que vers le parastyle. Le métaconule très bas, à peine en relief, est un peu allongé en direction de la partie distale du métacône, et séparé du protocône par un sillon relativement profond compte tenu de l'usure. Le bassin postérieur de la dent est creusé par une large facette d'usure dans l'émail sans exposition de la dentine. Le cingulum lingual est épais et continu.

P3/ est extrêmement usée dans toute sa partie distale ; le paraconule est presque axé sur le milieu de la face labiale mais un métacône signalé par un relief de l'ectolophe était cependant présent quoique certainement moins gros que le paraconule et étroitement accolé à lui ; il n'y avait donc pas d'échancrure intercuspidienne ; le cingulum labial est très épais, parastyle et métastyle conformes à leurs homologues sur P4/. Le protocône est très proéminent ; le paraconule creusé par une large surface d'usure ne permet pas de distinguer si le protolophe était orienté vers le parastyle ou le bord antérieur du paraconule. Le très petit métaconule se raccorde antérieurement par une crête courbe au protolophe au niveau de la jonction protocône-paraconule et distalement à une expansion mésio-linguale du métacône. Le bassin postérieur de la dent, du métacône au protocône, est profondément creusé avec une large surface de dentine exposée révélant encore plus que sur P4/ la proéminence du protoconide de la P/4 antagoniste. Le cingulum interne moins épais que sur P4/ est complètement interrompu sur le relief du protocône.

P2/ est très petite, isométrique avec un angle antéro-interne en retrait ; la structure de sa moitié distale est complètement occultée par l'usure avec une large surface de dentine dénudée, même la paroi distale du paraconule est affectée et le protocône qui devait être assez distal est complètement arasé. Le paraconule est centré sur la face labiale, soulignée par un cingulum continu moins épais que sur les dents précédentes ; on n'observe pas de sillon ou de convexité labiale suggérant la présence d'un métacône. Le contour antérieur de la dent est dominé par un cingulum interrompu en face du paraconule

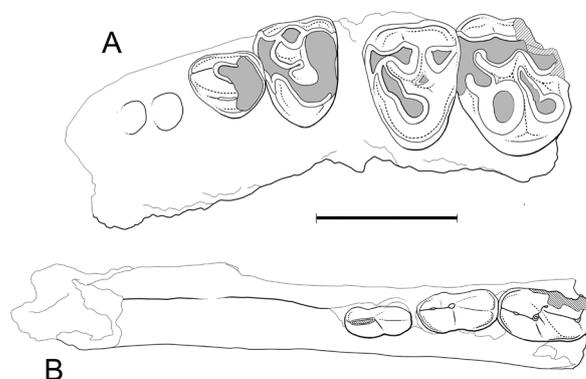


Figure 32. *Pachynolophus gaytei* n. sp. (Robiac-Nord, MP 16, Eocène moyen terminal, France) **A** : RbN-5677 maxillaire gauche avec P2/-P4/-(M1/) et **B** : RbN-5506, mandibule gauche avec P1-P/3 (syntypes) en vue occlusale. Échelle 1 cm.

et élargi en direction du protocône ; du protolophe on ne voit que ce paraconule qui s'interrompt avant d'atteindre l'angle antérieur de la dent et dont on ne peut pas juger du degré d'individualisation par rapport au protocône. Il est impossible de détecter la présence éventuelle d'un métaconule.

La présence de P1/ est signalée par les traces de deux alvéoles alignées ; elle devait être assez grande, étroite et allongée ; s'il y avait un diastème P1-/P2/, il devait être court, sans doute pas plus de 1 mm.

Trois prémolaires, P/1 à P/3, sont en place sur la mandibule RbN-5506 ; leur émail est un peu corrodé ce qui nuit à la lisibilité des structures, on peut néanmoins constater qu'elles sont peu molarisées.

Le protoconide de P/3 est très proéminent ; la préprotocristide un peu orientée lingualemment s'abaisse vers un petit paraconide ; le protolophide est court et le métaconide nettement abaissé par rapport au protoconide. Le talonide est bien développé, sans doute pas beaucoup plus large que le trigonide, mais nettement plus bas ; le métalophide est inséré

à la base du métaconide et rejoint un petit hypoconide ; l'hypolophide s'abaisse en direction linguale, mais l'angle distolingual de la dent est brisé et on ne peut pas savoir s'il y avait un entoconide. Il semble y avoir eu un faible cingulum labial limité au medivallum et un cingulum lingual peut-être continu.

P/2 est une dent plus simple dominée par le protoconide déporté au-dessus de la racine mésiale, de section triangulaire, assez bombé labialement, presque aplati lingualemment ; la préprotocristide s'abaisse vers le renflement du petit paraconide ; le versant distal du protoconide est abrupt et le talonide allongé mais très bas ; il est parcouru par une crête partant du protoconide vers le bord distal de la dent sur lequel on distingue un petit tubercule, ébauche d'un hypoconide. Les cingulums semblent avoir été peu en relief.

P/1 est une dent très étroite, biradiculée ; le protoconide aplati (et un peu ébréché) est centré sur la racine antérieure ; le talonide bas et relativement allongé est parcouru par crête antéropostérieure rectiligne qui atteint le bord distal.

La M/3 de la mandibule NMB Rb-256 (Figure 33C) signalée



Figure 33. Les *Pachynolophus* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A à C** ; *Pachynolophus gaytei* n. sp. **A** : RbN-5677, maxillaire gauche avec (alv. P1/-)P2-/P4/-/M1/) (syntype) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **B** : RbN-5506, mandibule gauche avec (alv. /C)-P/1-P/3 (syntype) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **C** : NMB Rb-256, mandibule droite avec (alv. P/4-M/1)-(rac. M/2)-M/3 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. **D** : ?*Pachynolophus* sp. RbN-5952, DP3/, DP4/, M1/ gauches et droites ; 1, vues occlusales ; 2, vues labiales. Échelle 2 cm.

jadis par Stehlin (1905 : 537) et rapportée ici à la nouvelle espèce, présente des dimensions compatibles avec cette détermination si l'on se réfère aux proportions existantes chez *Pachynolophus livinierensis* ; c'est une dent seulement un peu usée au sommet des cuspidés, très brachyodonte et lophodonte. Les crêtes transverses sont quasiment perpendiculaires à la ligne de l'arcade ; le paralophide très abaissé vers l'avant sans trace de paraconide rejoint le large cingulum antérieur ; le métaconide n'est pas dédoublé ; le métalophide est inséré très bas ; l'hypoconulide axé sur la mi-largeur de la dent possède une crête externe qui s'insère au milieu de l'hypolophide ; sa partie interne est un peu abîmée mais il ne semble pas qu'il y ait eu une crête interne bien développée. On ne voit pas de cingulum lingual ; le cingulum labial est surmonté de denticulations mais très largement interrompu au niveau du protoconide et de l'hypoconide.

Données anatomiques

RbN-5506 comporte une partie de la mandibule depuis P/3 jusqu'à l'alvéole de la canine avec le bord distal de la symphyse ; la branche horizontale est étroite et grêle, fortement abaissée au niveau du DPC, sa hauteur passe de 18 sous P/3 à 10 mm au niveau du DPC ; le bord postérieur de la symphyse se profile 10 mm en avant de P/1 et la largeur de la mâchoire ne devait pas dépasser 17 mm à ce niveau. Le foramen mentonnier, apparemment unique, s'ouvre au niveau du DPC à 4,5 mm en avant de P/1. Le DPC ($L_{/C-P/2}$) apparaît remarquablement allongé, il mesure actuellement 25 mm, mais à l'avant la cassure est proche de l'extrémité apicale de la racine de la canine et l'émergence de cette dent devait être nettement plus antérieure ; c'est donc une valeur minorée du DPC que l'on mesure. Le museau devait donc être fin, allongé et étroit.

Le corps mandibulaire de Rb-256 est relativement épais et assez bas ($H = 16$ sous M/3) mais il est visiblement un peu écrasé verticalement ; il montre en tout cas qu'il ne devait pas y avoir un important gradient de hauteur de la branche horizontale de la mandibule.

Ce spécimen permet aussi de préciser l'importance de l'allongement relatif du DPC.

La longueur M/1-M/3 peut être estimée à 27 mm, en prenant comme limite antérieure de M/1 le milieu de l'intervalle entre

les alvéoles de P4 et de M1. Par ailleurs sur 5506 la longueur P/2-P/3 est de 12,4 ; si l'on donne à P4 une longueur intermédiaire entre P3 et M1 (7,5), on obtient une longueur de la rangée jugale LP/2-M/3 de 46,9 (12,4 + 7,5 + 27,0). Avec un DPC >25 on obtient un pourcentage supérieur à 53% de LRDJ. Si l'on admet que la longueur du DPC avoisinait, comme c'est probable, 30 mm (Figure 33B), on obtient même une valeur relative pouvant atteindre 64% ; c'est donc en toute hypothèse un très long DPC.

Avec réserves, car seulement cinq paramètres sont disponibles (Tableau 1), la masse corporelle moyenne chez cette espèce peut être estimée à 9 kg.

Commentaires

L'appartenance des deux premiers de ces trois spécimens à un même taxon paraît indéniable. Le degré de molarisation des prémolaires est similaire ; on a noté la profonde abrasion de la partie postérieure des prémolaires du maxillaire 5677, indice de l'existence chez cet individu de prémolaires inférieures à protoconide proéminent et talonide bas. Les dimensions des dents concordent ; et bien qu'il ne puisse s'agir d'un seul et même individu (degrés d'abrasion différents), les dents des deux spécimens s'engrènent assez bien. Les dimensions de la mandibule 256 sont tout à fait compatibles avec ce nouveau taxon.

La détermination générique de ce petit équidé se fonde sur la faible molarisation des prémolaires et l'allongement du DPC mandibulaire ; la denture est trop peu molarisée pour être rapportée à un *Lophiotherium* ou a fortiori à un Anchilophini. Dans le groupe des propalaeothères (*Propalaeotherium* - *Eurohippus*) la longueur du DPC mandibulaire est très variable, mais dans l'ensemble plus faible qu'ici. Bien qu'on ignore si les molaires supérieures possédaient un mésostyle, il semble donc que cet animal soit un petit *Pachynolophus* du groupe à prémolaires étroites (voir Remy, 1972), ce qui écarte a priori les espèces un peu plus grandes, *Pac. boixedatensis* CRUSAFONT & REMY, 1970, *Pac. bretovens* REMY, 1988 et *garimondi* REMY, 1967. *Pac. lavocati* REMY, 1972 et *Pac. zambranensis* BADIOLA *et al.*, 2005 ont également des prémolaires moins triangulaires et sont en outre nettement plus lophodontes. *Pac.*

Pachynolophus gaytei n. sp.

SUP	P1/		P2/				P3/				P4/				M1/				
	L	l	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d	
RbN-5677	6,0		5,3	5,1	5,6	4,9	6,2	7,9	7,8	7,0	6,9	9,2	9,2	7,4	7,4	10,2	10,8		

Pachynolophus gaytei n. sp.

INF	P/1		P/2			P/3			M/3			
	L	l	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	L	l ₁	l ₂	l ₃
RbN-5506	4,8	2,2	5,7	2,8	2,8	6,7	3,6	3,4				
NMB Rb-256									11,6	5,4	5,5	4,4

? *Pachynolophus* sp.

SUP	DP3/				DP4/				M1/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
RbN-5952 g	6,6	5,7	6,4	5,8	7,4	7,6	8,6	7,1	8,2	8,3	9,6	8,6
RbN-5952 d	6,5	5,6	6,4	5,6	7,4	7,5	8,6	7,4	8,1	8,2	9,3	9,1

Tableau 27. Mesures dentaires de *Pachynolophus gaytei* n. sp. et de ?*Pachynolophus* sp. (Robiac, MP 16, Eocène moyen terminal, France) La longueur $L_{M1/}$ de *Pac. gaytei* est une estimation.

cesserasicus GERVAIS, 1849 présente une certaine ressemblance morphologique avec *Pac. gaytei* n. sp., mais c'est une espèce plus grande, les cingulum y sont plus faibles, notamment du côté labial et interrompus sur les protocônes ; P2/ et P3/ sont nettement moins allongées transversalement et il y a un assez long diastème P1-/P2/ (3,5 mm). Trois espèces restent à considérer plus particulièrement à cause de leurs dimensions très proches de *Pac. gaytei* n. sp. : *Pac. duvali* POMEL, 1847, *Pac. livinierensis* SAVAGE *et al.*, 1965, *Pac. eulaliensis* DANILO *et al.*, 2013.

Comparativement à *Pac. eulaliensis*, la P4/ de RbN-5677 présente un protocône non déporté mésialement, un métalophe moins bien développé et un cingulum lingual plus épais et continu, ce qui différencie bien cette dent même si l'on ne peut pas voir à cause de l'usure la cuspide accessoire à l'arrière du métaconule présente chez *Pac. eulaliensis*. Par ailleurs, les cuspides labiales de P3/ sont plus resserrées à Robiac et le bord interne de cette dent plus étroit. Au niveau de la mandibule, les prémolaires de RbN-5506 possèdent des talonides plus longs et P/3 un hypolophide plus transverse. Enfin la symphyse mandibulaire est moins allongée et se termine en avant de P/1, alors que sur SEL-43 elle se prolonge jusqu'à P/2. Rappelons au surplus que l'espèce *Pac. eulaliensis* a été définie dans un gisement beaucoup plus ancien que Robiac (MP 8-9).

La denture de *Pac. duvali* se caractérise d'après MCZH 5464 par des cuspides labiales et linguales plus inclinées vers l'intérieur que sur RbN-5677, ce qui indique une plus forte brachyodontie, un cingulum labial plus effacé sur les trois P/ ; P4/ présente par ailleurs un cingulum lingual moins épais qu'à Robiac, interrompu sur le protocône, le métaconule est plus allongé et orienté entre paracône et métacône plutôt que vers le métacône ; P3/ est nettement moins large, presque isométrique et présente une meilleure séparation entre paracône et métacône ; son métalophe est orienté du protocône vers métacône et non pas raccordé au milieu du protolophe et son bassin postérieur est plus large ; P2/ présente un paracône plus déporté mésialement suggérant une ébauche de métacône et son bassin distal est plus étendu. D'après la mandibule MNHN CGR-82 les prémolaires inférieures sont un peu plus larges et un peu plus molarisées qu'à Robiac, P/2 et P/3 possèdent un trigonide plus crescentiforme avec un métaconide bien séparé du protoconide.

Par rapport à *Pac. livinierensis*, les prémolaires supérieures de *Pac. gaytei* n. sp. sont moins étroites lingualement, et présentent des cingulum plus développés ; P3/ est plus allongée transversalement, P2/ moins triangulaire et plus développée lingualement. A la mandibule, P/3 possède un trigonide plus aplati et la symphyse est beaucoup plus courte, puisqu'elle se situe au niveau de P/1 chez *Pac. livinierensis*.

Ainsi, en dépit du médiocre registre fossile de *Pac. gaytei* (je n'ai trouvé à Robiac aucun autre spécimen à lui rapporter), cette forme présente une indéniable originalité, qui justifie la définition d'une nouvelle espèce.

?*Pachynolophus* sp.

Matériel. UM RbN-5952, DP3/, DP4/, M1/ sin. et dext. trouvées ensemble sans restes de support osseux.

Description (Figure 33D ; Tableau 27)

Il s'agit quasiment de germes avec les chambres pulpaires très ouvertes, seules les deux premières de chaque côté montrent de

minimes traces d'un début d'abrasion. La description qui suit associe les dents homologues.

La M1/ est presque carrée, peu allongée transversalement, modérément haute (I_H 0,52), mais avec des cuspides internes très inclinées en direction labiale. Sa morphologie est assez bunodonte avec notamment un ectolophe ondulé par le relief des cuspides externes, surtout au niveau du paracône ; entre ces cuspides, qui sont bien séparés, la crista de l'ectolophe est profondément indentée ; il n'y a pas de mésostyle, mais un léger soulèvement du milieu de l'ectolophe évoque un «pseudomésostyle» ou «épine mésostylique» ; le fort parastyle est légèrement déporté du côté labial, le métastyle faible. Le protolophe est dirigé vers la préparacrista, entre paracône et parastyle ; le paraconule est bien séparé du protocône, le métaconule moins individualisé dans le métalophe. Le cingulum labial est faible et interrompu au paracône, le cingulum lingual limité au medivallum.

DP4/ est presque complètement molariforme, un peu moins large et moins haute que la dent précédente, mais avec un bord antérieur oblique, un contour lingual rétréci et l'ectolophe allongé par un fort parastyle déporté vers l'avant. Les crêtes transverses sont complètes, avec des conules bien individualisés. Il y a un assez fort cingulum labial, antérieur et postérieur, totalement interrompu toutefois sur le paracône ; le cingulum lingual est nul.

DP3 / est une petite dent ovoïde et très basse, un peu plus longue que large, mais de structure relativement dérivée. L'ectolophe est pourvu de deux cuspides externes bien séparées, le parastyle est fort. Le protolophe bien formé est dirigé vers la préparacrista ; le paraconule individualisé mais moins séparé du protocône sur la DP3/ droite qu'à gauche ; un métalophe existe, sans indication nette d'un hypocône. La dent est entourée par un cingulum presque continu, interrompu néanmoins fortement au milieu de la face labiale et sur les cuspides internes.

Discussion

L'attribution de ces six dents à un même spécimen paraît hautement probable dans la mesure où elles ont été trouvées groupées et constituent un ensemble homogène, à la fois par leur morphologie, leurs dimensions et leur degré de fraîcheur. Cette interprétation de même que la détermination de leur rang respectif demeurent néanmoins quelque peu hypothétiques.

La dent postérieure est considérée comme une molaire car elle est moins brachyodonte que les dents antérieures et plus précisément comme une M1/ en raison de son aspect relativement carré sans grande obliquité de l'ectolophe. Les deux dents précédentes s'intègrent bien dans un même gradient morphologique ; leur brachyodontie conduit à les interpréter comme DP4/ et DP3/.

Même au niveau générique, la détermination de ce taxon est quelque peu problématique. Les genres *Lophiotherium*, *Propalaeotherium* et *Eurohippus* possèdent des mésostyles bien développés sur les dents jugales supérieures qu'on ne retrouve pas ici.

Les Anchilophini sont plus homéodontes si le rang supposé des dents en question est exact ; plus précisément, si la M1/ présente une certaine ressemblance morphologique avec une M1/ de *Metanchilophus gaudini*, elle est beaucoup plus petite (au moins 20% en surface) et sort des limites de variation de cette espèce, notamment en largeur (8,2 au lieu de 10,9 en moyenne) ; par ailleurs les molaires de lait sont proportion-

nellement plus allongées et plus étroites que chez *Met. gaudini* (RbN-5674, Figure 22A) ; elles sont aussi plus réduites en surface : la DP4/ représente 79% de M1/ au lieu de 90 chez *Met. gaudini* et DP3/ seulement 54% contre 84 ; même si l'on envisageait que les deux premières dents de RbN-5952 soient DP2-/DP3/ (et non de DP3-/DP4/), l'écart serait encore de plus de 20% pour la première dent (54 contre 70) (Tableau 28).

Il semble donc qu'on pourrait être en présence d'un *Pachynolophus*, ce qui cadrerait bien avec la morphologie de la molaire ; la difficulté est que la denture lactéale est pratiquement inconnue chez les *Pachynolophus* et que leurs prémolaires sont toujours dépourvues d'hypocône et absolument pas molariformes ; mais l'on sait que les dents de lait sont parfois plus molarisées que leurs remplaçantes (dentures «hyposphyriques» in Butler, 1952b : 819) ; c'est cette détermination générique qui est retenue finalement avec quelque réserve.

On voit mal néanmoins à quelle espèce rapporter ce taxon ; c'est une forme à dents peu allongées transversalement, ce qui élimine a priori *Pac. gaytei* n.sp., *Pac. duvali*, *Pac. livinierensis* et *Pac. cesserasicus* ; par ailleurs, les espèces *Pac. garimondi* et *Pac. bretovensis* sont plus grandes ; *Pac. lavocati* est beaucoup plus lophodonte. Il apparaît donc finalement qu'il s'agit vraisemblablement d'une espèce particulière, différente des autres taxons rencontrés jusqu'ici à Robiac.

Je n'ai pas eu en mains d'autres spécimens à rapporter au genre *Pachynolophus*, et en particulier je n'ai retrouvé ni le fragment de maxillaire ni les portions de mandibule que Depéret & Carrière (1901 : 617) signalent et que Stehlin dit avoir vus (1905 : 537 [«collection de M. Depéret»]).

genre *Eurohippus* FRANZEN, 2006

Eurohippus parvulus (LAURILLARD, 1849)

Synonymie.

Laurillard, 1849, p. 438 : *Lophiodon parvulum*,
Depéret, 1901, p. 212 : *Propalaeotherium parvulum*,
Savage et al., 1965, p. 66 : *Propalaeotherium parvulum* (LAURILLARD, 1849),
Hooker, 1986, p. 343 : *Propalaeotherium* aff. *parvulum* (LAURILLARD 1849) DEPÉRET 1901,
Hooker & Weidmann, 2000, p. 106 : *Propalaeotherium* sp. A et B aff. *parvulum* (LAURILLARD, 1849).

Gisement-type. Argenton sur Creuse (department de l'Indre,

France), MP 11?, Lutétien inférieur.

Holotype. Une M3/ figurée par de Blainville (1839-1864) (genre *Lophiodon*, pl.3, 5ème espèce d'Argenton) ; ce spécimen a disparu.

Autres gisements. Messel, Geiseltal (uUK à OHM), La Défense, Lissieu, Egerkingen, Mormont (EGLA), Robiac, Le Bretou...

Répartition biochronologique. Niveaux MP 11 à MP 16, Lutétien à Bartonien supérieur (Eocène moyen).

Diagnose (d'après Franzen, 2006). « *Pachynolophinae* » de taille moyenne, plus petits que *Propalaeotherium*, plus grands que *Lophiotherium*. Crâne (longueur maximale chez les individus adultes = 133,5-163,5 mm) en forme de coin, membres relativement longs et minces. Diastème court entre dP1/1 et P2/2, plus court que chez *Hyracotherium*. Denture bunolophodonte. Mésostyles des molaires supérieures faibles mais aigus chez *Eu. parvulus messelensis*, devenant plus forts chez *Eu. parvulus parvulus*. Prémolaires supérieures comme les inférieures non molariformes ; prémolaires supérieures sans mésostyle, sauf pour certaines P4/ chez *Eu. parvulus parvulus*, prémolaires inférieures sans entoconide, sauf quelques P/4.

Diagnose différentielle. Diffère de :

- *Hyracotherium* OWEN, 1839 par la denture plus lophodonte et la présence d'un mésostyle sur les molaires supérieures. Diastème entre dP1/1 et 2/2 plus court.

- *Propachynolophus* LEMOINE, 1891 par les molaires supérieures présentant des mésostyles bien développés.

- *Pachynolophus* POMEL, 1847 par une plus grande taille et des diastèmes postcanins plus courts ainsi que par la présence de mésostyles sur les molaires supérieures.

- *Propalaeotherium* GERVAIS, 1849 par une taille plus petite, un crâne en forme de coin, et un squelette post-crânien plus léger. Les mésostyles des molaires supérieures sont plus nets, pas aussi volumineux. M3/ aussi longue ou même plus courte que M2/.

- *Lophiotherium* GERVAIS, 1859 par une plus grande taille et des diastèmes postcanins plus courts. Denture plus lophodonte. Relief vestibulaire des molaires supérieures moins accentué. Prémolaires moins molarisées, et, sauf pour certaines P4 / chez *Eu. parvulus parvulus*, dépourvues de mésostyle.

? *Pachynolophus* sp.

	dent 1	dent 2	dent 3
RbN-5952 g	28,58	41,97	54,33
RbN-5952 d	29,22	43,55	53,60
moyenne	28,9	42,76	54,0

Comparaison entre ?*Pachynolophus* sp. et *Metanchilophus gaudini gaudini* de Robiac

	S DP2/	S DP3/	S DP4/	S M1/	SP2/SM1	SP3/SM1	SP4/SM1
<i>M. gaudini</i> RbN-5674 (1)	51,7	62,0	65,8	73,4	70,4	84,4	89,6
hypothèse 1							
? <i>Pachynolophus</i> sp. RbN-5952 moyenne		28,9	42,8	54,0		53,6	79,2
hypothèse 2							
? <i>Pachynolophus</i> sp. RbN-5952 moyenne	28,9	42,8		54,0	53,6	79,2	

Tableau 28. Tests comparatifs de surface entre les spécimens RbN-5952 (?*Pachynolophus* sp.) et RbN-5674 (*Metanchilophus gaudini gaudini*). 1, S_{DP2/} estimée d'après les proportions observées sur RbN-367Co.

***Eurohippus parvulus* de Robiac**

Matériel. UM RbN-5681, P3/, P4/, M1/, M2/, M3/ sin. trouvées associées dans leur position relative ; RbN-5969, onze dents id. : C/, P2/-M3/ dext. et P2/, M1/-M3/ sin ; RbN-5680, M2/, M3/ sin. trouvées côte à côte ; RbN-5949, M3/ ; RbN-5946, M2/ ; RbN-514Co, -5922, P4/ ; RbN-5944, -5928, P3/ ; RbN-5934, DP2/ ; RbN-5799, -502Co, DP3/ ; RbN-5570, fragment de mandibule dext. avec (C)-P1-(rac. P/2) ; RbN-5590, P4/ ; RbN-5915, P3/ ; FSL 5183, éléments d'un crâne non dégagé avec (P1/), P4/-M2/ dext., M2/ sin. et M3/ dext. (*Lophiotherium robiacense* in Depéret, 1917, Savage et al., 1965). NON NMB Rb-319 (voir *An. jeanteti*).

Description (Figure 34 ; Tableau 29)

On distingue deux morphotypes pour les dents jugales supérieures de cette petite collection de spécimens.

Morphotype A (P/ larges et peu transverses, mésostyle fort).

Maxillaire RbN-5681 (Figure 34A) : Bien que sans support osseux conservé, les cinq dents jugales supérieures, P3/-M3/, trouvées alignées et dans leur ordre normal appartenaient certainement à un seul et même individu. Cette série dentaire de petite taille (Tableau 29) est bunodonte, hétérodonte et relativement brachyodonte (I_H M3/ : 0,45).

Les molaires sont plutôt allongées transversalement, surtout M2/ ; la face externe des deux cuspides labiales est inclinée, celle du métacône un peu plus en retrait et moins bombée que le paracône, d'où une obliquité de l'ectolophe, croissante au surplus de M1/ à M3/ ; l'ectocrista est profondément échancrée ; le cingulum labial est fortement en relief, haut et épais, plus continu que chez *Lophiotherium robiacense* ; il se prolonge au milieu par un gros et large mésostyle, qui reste épais jusqu'au bord libre quoique limité en hauteur par l'échancrure intercuspidienne ; le parastyle est fort, en prolongement du cingulum labial, mais il reste plus bas que le paracône ; le métastyle à peine marqué sur M1/ et M2/, est aussi haut que le parastyle sur M3/. Les cuspides internes sont allongées transversalement avec un versant lingual très incliné vers le centre de la dent ; le contour interne des trois dents est en retrait au niveau de l'hypocône ; le protolophe où se distingue un paraconule plus bas que le protocône et individualisé par un sillon profond, se dirige vers la base de la préparacrista ; le métalophe, sans métaconule défini, s'abaisse labialement pour s'évanouir dans l'intervalle entre paracône et métacône. Un cingulum antérieur est présent sur les trois dents, le postérieur faible sur M1/, est épais et relevé par une cuspide accessoire sur M3/ ; le cingulum lingual est largement interrompu sur les cuspides, pratiquement limité au medivallum.

La M2/ RbN-5946 (Figure 34C) s'intègre assez bien à ce schéma ; elle se distingue cependant par une séparation très profonde entre protocône et paraconule ; mésostyle et parastyle sont particulièrement bulbeux et le collet de la dent est creusé en avant du mésostyle, à l'arrière du paracône, affaissant à ce niveau le cingulum labial.

Les prémolaires de RbN-5681 sont relativement peu allongées transversalement. Les cuspides labiales de P4/ sont bien séparées avec une ectocrista rectiligne profondément échancrée ; le cingulum labial est épais et continu, il n'y a pas de mésostyle ; le parastyle à peine décalé labialement par rapport au paracône reste plus bas que lui ; le métastyle est peu marqué ; le protocône centré sur la face interne de la dent est volumineux ; le protolophe présente une configuration similaire à celui des molaires, mais le sillon entre paraconule et protocône est plutôt moins profond ; le bourrelet entre

protocône et métacône, correspondant au métalophe, est scindé par des sillons peu profonds isolant le métaconule qui est obliquement allongé ; le cingulum interne bien marqué et épais du bord antérieur au bord postérieur, élargit le contour interne de la dent ; il est néanmoins interrompu sur le protocône. Sur FSL 5183 (Figure 34B), le protocône apparaît un peu dédoublé, ébauche de la présence d'un hypocône.

La P3/ est plus petite et un peu moins allongée transversalement que P4/ ; l'ectolophe présente des cuspides plus resserrées et le cingulum labial se relève en une ébauche de métastyle ; le protocône est un peu déplacé vers l'avant, mais forme un protolophe identique à celui de P4/ ; il n'y a ni métaconule ni métalophe ; le cingulum antérieur est moins large que sur P4/ ; le cingulum distal élargi et très épais se prolonge jusqu'au bord interne de la dent et délimite un petit bassin postérieur ; il est interrompu sur le relief du protocône.

La P3/ RbN-5944 (Figure 34D) de forme analogue possède par contre une postprotocrista oblique et courbe, orientée vers la liaison protocône - paraconule et son cingulum interne est continu sur le protocône ; la dent isolée accompagnant le crâne 5183, que j'interprète comme la P3/ droite du même individu, présente comme la P4/ un cône interne légèrement dédoublé.

On doit pouvoir rapporter au même morphotype deux molaires de lait. La DP2/ RbN-5934 (Figure 34E) est une petite dent très usée et basse, trapézoïdale allongée à bord antérieur oblique ; beaucoup moins large que les DP2/ de *Lophiotherium* RbN-5953 et -5939, elle présente néanmoins une morphologie relativement complexe et molariforme. Elle possède deux cônes externes bien séparés ; parastyle et métastyle sont nets mais pas très puissants, une crête irrégulière tient lieu de mésostyle ; le protolophe, sans paraconule individualisé, semble orienté vers la préparacrista ; l'hypocône, bien séparé du protocône et de même taille, est prolongé par courte crête en direction du métacône sans qu'on distingue de métaconule ; le cingulum interne est limité au medivallum.

La DP3/ RbN-5799 (Figure 34F), dotée de six cuspides bien développées, est trapézoïdale avec un bord antérieur oblique et un contour interne étroit. Le relief labial semble moins accentué que sur les dents de *Lophiotherium* ; le métacône est plus court que le paracône et légèrement en retrait et le mésostyle très globuleux ; les conules sont volumineux et bien séparés des cuspides internes ; le protolophe rejoint la préparacrista ; les cingulums antérieur et postérieur sont présents, le cingulum interne nul.

Morphotype B (P/ étroites et allongées transversalement, mésostyles relativement faibles)

Il est représenté en premier lieu par le maxillaire RbN-5969 (Figure 34G), qui se compose également de dents trouvées ensemble en bonne position relative mais sans support osseux conservé. Les molaires se distinguent par un cingulum labial plus étroit que sur RbN-5681, un mésostyle moins proéminent et aminci vers la centrocrista ; le paraconule est un peu mieux individualisé et moins abaissé, plutôt plus proéminent ; le bord lingual est plus oblique avec un hypocône plus petit et fortement en retrait surtout sur M3/ mais également sur M2/ et M1/ ; le cingulum postérieur de M3/ est peu développé.

Sur les M2/-M3/ RbN-5680 (Figure 34H), le mésostyle est puissant mais pincé ; le bord interne de M2/ est en retrait au niveau de l'hypocône, mais celui-ci est aussi gros que le protocône ; M3/ est allongée et rétrécie à l'arrière, elle possède un cingulum postérieur haut mais sans hypostyle.

Sur RbN-5969, P4/ est nettement plus étroite et allongée que

son homologue de RbN-5681 ; en outre le cingulum labial y est moins régulier et affaibli au milieu. Les cuspidés labiales de P3/ sont resserrées, le paracône plus bas que le métacône ; le collet est assez fortement creusé au milieu de la face labiale ; la partie centrale et interne de la dent est dominée par une crête antéro-interne correspondant au protolophe, mais la cuspidé interne est dédoublée, ébauche d'un hypocône un peu moins haut que

le protocône et en position disto-linguale ; le paraconule est mal séparé du protocône, moins abaissé que sur RbN-5681, et brusquement interrompu avant d'atteindre la préparacrista ; un métalophe se développe à partir de la crête unissant les cônes internes, sous forme d'un arête sinueuse et en relief.

P2/ est une petite dent triangulaire, au bord antéro-interne très

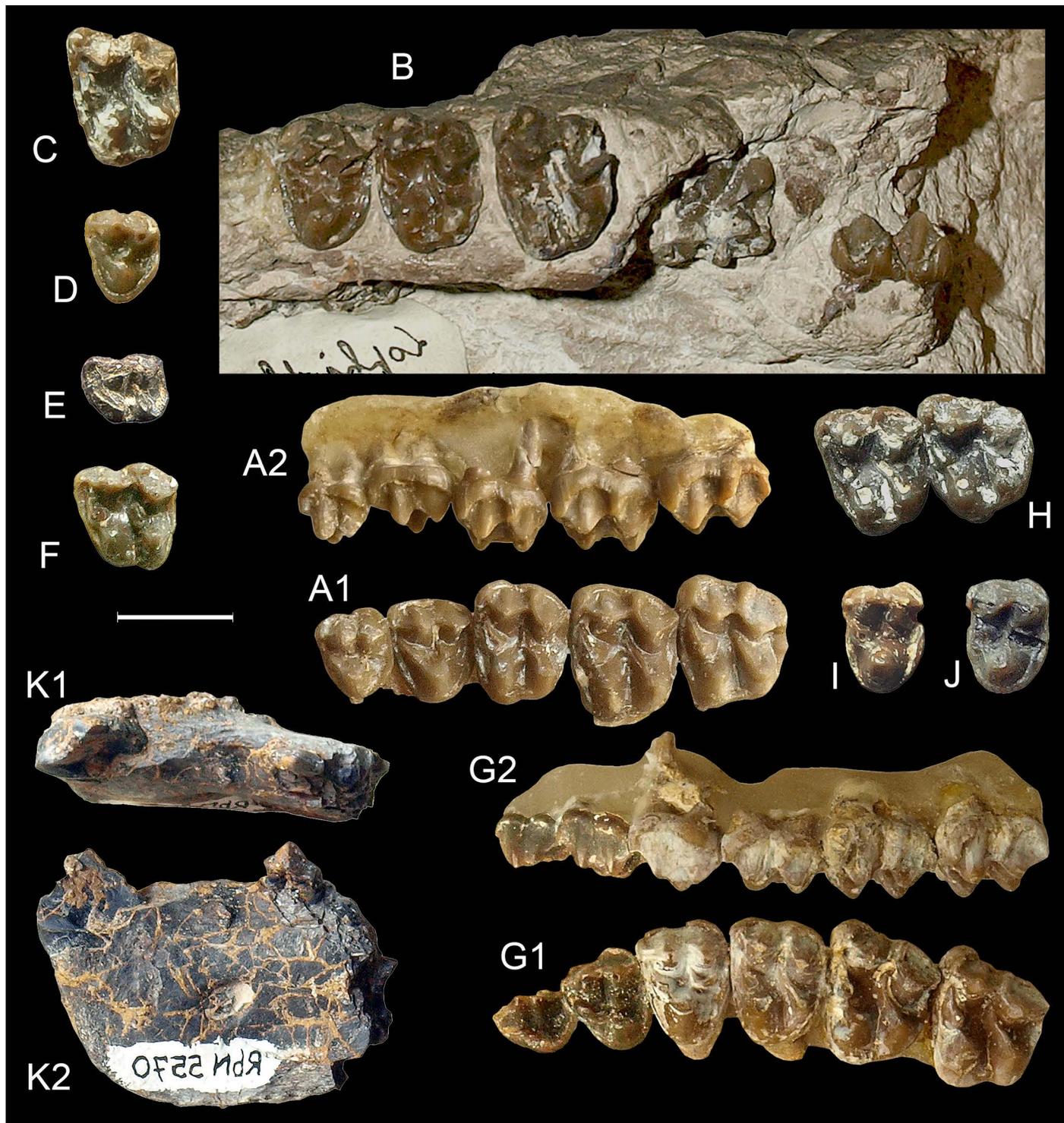


Figure 34. *Eurohippus parvulus* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). A : RbN-5681, P3/, P4/, M1/, M2/, M3/ gauches ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. B : FSL 5183 (pars, inversées), P4/-M2/ droites, M2/ gauche, M3/ droite, vue occlusale. C : RbN-5946, M2/ gauche, vue occlusale. D : RbN-5944, P3/ gauche, vue occlusale. E : RbN-5934, DP2/ droite (inversée), vue occlusale. F : RbN-5799, DP3/ droite (inversée), vue occlusale. G : RbN-5969 (pars), P2/-M3/ droites (inversées) ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. H : RbN-5680, M2/-M3/ gauches, vue occlusale. I : RbN-514Co, P4/ gauche, vue occlusale. J : RbN-5922, P4/ gauche, vue occlusale. K : RbN-5570, fragment de mandibule droite (inversée) avec (/C)-P/1 ; 1, vue occlusale ; 2, vue labiale. Échelle 1 cm.

oblique ; elle est dominée par le paracône centré sur le milieu de la face labiale ; on note la présence d'un petit métacône plus bas que le paracône, individualisé par un sillon sur la face linguale de l'ectolophe et par une légère côte labiale ; comme sur la P3/, le cingulum labial s'estompe au milieu de l'ectolophe déprimé à sa base ; le cingulum interne est continu, soulevé sur le bord antéro-interne de la dent par une crête équivalant au paraconule ; le bassin postérieur où s'aperçoit une facette d'usure, est sillonné par une crête aiguë d'émail oblique et

basse, parallèle au bord antéro-interne.

Deux P4/, RbN-514Co (Figure 34I) et RbN-5922 (Figure 34J) appartiennent au même morphotype ; elles sont très étroites et présentent un cingulum labial faible et creusé au collet ; sur RbN-514Co le relief externe du paracône est plus accentué que sur le métacône.

Un petit fragment de mandibule, RbN-5570 (Figure 34K) pourrait être pris en compte ici. Ce fragment comporte seulement deux dents, la canine, brisée et écrasée, qui semble

Eurohippus parvulus de Robiac

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	1	1	1	1	5	5	5	5	5	5	5	5
moyenne	6,4	5,7	6,6	5,8	6,8	8,3	8,5	7,7	7,5	10,0	9,8	9,0
limites de variation					6,2-7,4	7,9-8,9	8,1-8,8	7,1-8,4	7,0-8,2	9,4-10,6	9,3-10,7	8,3-10,4
écart-type					0,462	0,460	0,311	0,568	0,507	0,531	0,559	0,826
coeff. de variation					6,75	5,53	3,67	7,42	6,78	5,30	5,73	9,22

comparaison avec <i>E. parvulus messelensis</i>												
degrés de liberté	1	1		1	5	5	5	5	5	5	5	5
t (Robiac/messelensis)	0,651	0,553		8,904	0,731	0,175	0,150	0,948	1,499	2,391	2,537	1,878
signification	NS	NS		90	NS	NS	NS	NS	NS	90	90	NS
rappports Robiac/Messel	108,3	115,8	114,3	111,2	106,0	100,7	100,6	105,7	112,5	110,5	112,7	116,5

comparaison avec <i>E. parvulus parvulus</i>												
degrés de liberté					7	7	7	7	8	7	7	7
t (Robiac/messelensis)					-0,752	-0,935	-1,942	0,533	-2,256	0,945	-0,664	-0,114
signification					NS	NS	-90	NS	-90	NS	NS	NS
rappports Robiac/Egerkingen	90,7	79,6	87,2	80,9	97,0	96,6	95,2	102,3	92,5	104,4	97,3	99,4

Eurohippus parvulus de Robiac

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
N	3	3	3	3	5	5	5	5	4	4	4	4
moyenne	8,5	10,9	11,3	10,1	9,7	12,1	12,6	10,7	9,9	11,6	12,4	10,9
limites de variation	8,4-8,6	10,3-11,4	11,0-11,6	9,7-10,4	9,3-10,5	11,2-12,5	12,0-13,7	10,1-11,4	9,4-10,4	10,9-12,1	12,1-12,7	10,2-11,3
écart-type	0,100	0,513	0,300	0,351	0,476	0,518	0,737	0,606	0,480	0,585	0,346	0,465
coeff. de variation	1,2	4,7	2,7	3,5	4,9	4,3	5,9	5,7	4,9	5,0	2,8	4,3

comparaison avec <i>E. parvulus messelensis</i>												
degrés de liberté	5	5	4	4	7	7	7	7	6	6	6	6
t (Robiac/messelensis)	0,095	1,875	0,766	1,794	1,072	2,177	1,287	0,412	0,795	2,322	2,500	1,184
signification	NS	NS	NS	NS	NS	90	NS	NS	NS	90	95	NS
rappports Robiac/Messel	100,6	109,8	103,9	106,4	104,2	106,9	104,6	101,3	102,9	107,9	103,9	103,8

comparaison avec <i>E. parvulus parvulus</i>												
degrés de liberté	9	9	9	9	11	11	11	11	10	10	10	10
t (Robiac/messelensis)	-1,775	-0,956	-1,618	-1,578	0,077	0,211	-0,516	-1,627	-0,298	-0,022	-0,184	-0,838
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
rappports Robiac/Egerkingen	92,3	94,9	94,3	92,8	100,3	100,8	98,1	93,4	98,6	99,9	99,3	96,0

Eurohippus parvulus de Robiac

SUP	DP2/				DP3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d
RbN-5799					9,1	9,2	10,9	9,4
RbN-5934	7,1	5,9	7,9	6,8				
RbN-502Co					8	8,3	9,8	8,2

Eurohippus parvulus de Robiac

INF	P/1		P/2			P/3			P/4		
	L	l	L	l1	l2	L	l1	l2	L	l1	l2
RbN-5570	4,7	1,9									
RbN-5915						8,5	5,3	5,1			
RbN-5590									10,9	7,2	7,8

Tableau 29. Mesures dentaires de *Eurohippus parvulus* de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) et comparaisons avec *Eu. parvulus messelensis* de Messel et *Eu. parvulus parvulus* d'Egerkingen.

avoir été relativement grosse, et la P/1, très petite dent monocuspide biradiculée, pourvue d'un cingulum distal épaissi en fait de talonide ; le spécimen s'interrompt derrière la racine mésiale de P/2.

L'attribution de ce spécimen à un propalaeothère me semble reposer sur la faible longueur relative du DPC. La distance de la canine à la racine de P/2 mesure ici 17 mm ; si l'on se réfère à la longueur de la rangée dentaire de RbN-5969 (46 mm), cette mesure correspondrait à un indice %DPC de 37%, nettement trop faible pour un des autres «Pachynolophinae» de Robiac. Par ailleurs, la branche horizontale de la mandibule est haute (20 mm à l'aplomb du DPC) mais apparemment étroite ; la synostose antéro-interne montre que la symphyse devait s'étendre en arrière jusqu'à P/1 ; un gros foramen mentonnier s'ouvre à mi-hauteur et mi-longueur du DPC. On n'a trouvé aucun autre reste mandibulaire à rapporter éventuellement au même taxon.

Discussion

Ses molaires supérieures pourvues de mésostyles et ses prémolaires non ou à peine molarisées assignent ce petit équoïde au groupe des propalaeothères et plus précisément au genre *Eurohippus* FRANZEN, 2006, qui concerne les petites formes jadis intégrées dans le genre *Propalaeotherium*.

Mais il faut évoquer en premier lieu la détermination du crâne FSL 5183 qui avait d'abord été attribué (avec quelque hésitation si l'on en juge d'après l'étiquette qui accompagne la pièce) à *Lophiotherium robiacense*. Il semble préférable de l'intégrer ici pour diverses raisons. C'est d'abord un spécimen qui sort des limites de variation des mesures dentaires de *Lot. robiacense* (Tableau 21). Les molaires présentent un aspect général moins bunodonte que chez celui-ci, avec un ectolophe plus oblique, un cingulum labial plus épais, des conules moins gros et plus bas ; P4/ et P3/ sont moins molarisées malgré l'ébauche de dédoublement de la cuspidie interne (que l'on observe d'ailleurs parfois chez *Eurohippus*, voir par exemple les P4/ d'Egerkingen NMB Ed-65 et Eh-354), cuspidie interne qui reste pourtant plus étroite que chez *Lot. robiacense* malgré l'élargissement du contour interne de la dent ; cet élargissement est du en effet à un fort développement des cingulums antérieur et postérieur qui se rejoignent sur la face linguale, et ne sont qu'à peine interrompus sur le cône interne. A noter que ce spécimen, disloqué même au niveau des séries dentaires (Figure 34B) et incomplètement dégagé, ne fournit aucune donnée anatomique.

Deux taxons ont été reconnus depuis longtemps chez les petits propalaeothères, *Propalaeotherium parvulum* (LAURILLARD, 1849) espèce définie sur une molaire supérieure d'Argenton, aujourd'hui perdue, mais assez bien représentée à Egerkingen, et *Pac. messelense* (HAUPT, 1925) pour une forme de Messel retrouvée au Geiseltal et représentée par quelques squelettes plus ou moins complets dont les crânes sont souvent malheureusement écrasés et aplatis. Franzen (2006) a récemment considéré ces taxons comme deux sous-espèces hétérochrones de son genre *Eurohippus*, sous les appellations de *Eu. parvulus parvulus* (LAURILLARD, 1849) et *Eu. parvulus messelensis* (HAUPT, 1925).

Les deux morphotypes présents à Robiac correspondent assez étroitement à ces deux catégories, le morphotype A présentant les caractères diagnostiques de *Eu. parvulus parvulus* (avec des prémolaires larges et peu transverses, et de forts mésostyles sur les dents jugales supérieures) et le morphotype B (pourvu de prémolaires étroites et allongées transversalement, avec

des mésostyles relativement faibles), ceux de *Eu. parvulus messelensis*.

La coexistence de ces deux types dans un même gisement soulève un délicat problème d'interprétation, pour la détermination de ce matériel de Robiac. Et cette situation n'est pas sans rappeler la coexistence de deux morphotypes de propalaeothères au Bretou (Remy, 1988 : 167) et dans le Mormont EGLA (Hooker & Weidmann, 2000 : 106).

Ces auteurs évoquent des différences de taille entre les deux types de dents, mais on peut supposer que leur échantillon du Mormont était modique. À Robiac au contraire, elles sont insignifiantes entre les deux morphotypes. A partir du matériel que j'ai pu mesurer, les dents de Robiac sont par ailleurs légèrement plus grandes que celles de Messel (+7% en moyenne) et légèrement plus petites que celles du Geiseltal (UK et oMK) et d'Egerkingen (respectivement -5% et -6%), mais ces différences ne sont que faiblement significatives et pour quelques paramètres seulement (Tableau 29).

Sur le plan morphologique, les caractères pris en compte par Hooker & Weidmann ne sont pas vraiment superposables avec ceux qui m'ont paru les plus caractéristiques à Robiac, mais on retrouve entre les espèces A et B du Mormont et les morphotypes A et B de Robiac les mêmes variations du mésostyle des M/.

Pour le reste, on constate une grande variabilité chez ces «*Propalaeotherium parvulum*» dont Stehlin (1905 : 441) évoquait déjà «les nombreuses variétés». Si dans l'ensemble les principaux spécimens d'*Eurohippus parvulus parvulus* et de *Eu. parvulus messelensis* sont bien caractérisés, les domaines de variation sont assez larges.

Ainsi chez *Eu. messelensis*, contrairement à la norme, le mésostyle est épais et globuleux sur les molaires de HLMD Me-7444a, GMH 37-161, 37-22, et il est inhabituellement déporté distalement sur 15-1035 ; le parastyle est fort sur HLMD Me-7407, Me-7444a, Me-7582 ; la P4/ est relativement élargie sur HLMD Me-7407, GMH 22-775. Par ailleurs les dents jugales de GMH 15-1035 et 37-161 sont particulièrement brachyodontes ; le cingulum labial est plus ou moins haut et épais, le cingulum lingual, assez continu seulement interrompu sur l'hypocône chez HLMD Me-58, Me-87, est quasiment continu sur GMH 22-775 et au contraire largement interrompu et faible sur GMH 37-161 et Leo7-8004.

Au contraire, alors que le mésostyle est réputé globuleux chez *Eu. parvulus parvulus*, il est fin sur les molaires d'Egerkingen NMB Eb-10, Eb-110 ou Eh-792, de même que sur les molaires d'Argenton MNHN AGT-428 et MBO 2012.G.1514.

Si l'on ajoute que l'appréciation de ces différences somme toute assez subtiles est quelque peu subjective, il ressort de ces observations, que les caractères considérés comme diacritiques, ne correspondent qu'à des situations majoritaires, statistiques, dont la valeur systématique est difficile à établir en l'état actuel des connaissances.

J'émetts l'hypothèse que les critères retenus pour différencier les deux taxons en question traduiraient une dérive génétique avec une prédominance progressive des caractères «*parvulus parvulus*» sur les caractères «*parvulus messelensis*» (Franzen 2006), sans que ceux-ci disparaissent totalement des populations les plus récentes.

Cette progressivité élimine l'hypothèse qu'il puisse s'agir d'un dimorphisme sexuel ; elle conduit plutôt à admettre l'existence de deux sous-espèces, discernables seulement sur des populations bien documentées, et de signification hétérochronique ou régionale.

Sur des spécimens isolés ou très peu nombreux, comme c'est le cas à Robiac, on ne peut pas aboutir à ce niveau de détermination. On serait tenté d'attribuer la forme de Robiac à la sous-espèce la plus proche biochronologiquement, celle d'Egerkingen, *Eu. parvulus parvulus* ; mais ce serait un parti-pris artificiel et je préfère m'en tenir à constater seulement son appartenance à l'espèce *Eu. parvulus*.

On pourrait par ailleurs s'étonner de trouver aussi tardivement une espèce passablement archaïque, mais les pro-palaeothères sont des animaux à la dentition très conservative et on en trouve encore quelques indices (non décrits) dans des gisements rapprochés du MP 17.

DONNEES FAUNISTIQUES ET ENVIRONNEMENTALES

Diversité et abondance de la faune de Robiac

Dès sa découverte, le gisement de Robiac s'est révélé d'une grande richesse faunique (Depéret & Carrière, 1901 ; Stehlin, 1904b), largement confirmée par les recherches ultérieures (voir par ex. Sudre, 1969 ; Biochrom'97). Comme on l'a vu, Robiac se révèle notamment comme un gisement exceptionnel pour la diversité spécifique des périssodactyles avec 21 espèces répertoriées et l'extrême abondance du matériel récolté. Cette richesse trouve un certain écho chez les autres ordres de mammifères, puisqu'on en compte au total au moins 70 espèces (Figure 35, Tableau 30), ce qui confirme le caractère exceptionnel de cette faune : 3 marsupiaux, 8 «insectivores» (2 Apatotheria, 6 Lipotyphla), 5 chiroptères, 4 primates, 7 rongeurs, 9 carnivores (5 créodontes, 4 fissipèdes), 16 artiodactyles (Legendre, 1985 ; Biochrom'97 [liste révisée] ; Comte *et al.*, 2012) ; les périssodactyles représentent donc 30% de la liste faunique du gisement.

Le cératomorphe *Lophiodon lautricense* domine largement la thanatocoenose, à la fois par ses grandes dimensions, c'est le plus gros animal du gisement, avec une masse corporelle estimée autour de 1700-2000 kg (p.8), et par le grand nombre de spécimens récoltés, qui se chiffrent par centaines voire par milliers, dispersés dans d'innombrables collections. A côté de cette espèce et du rare *Chasmothorium*, ce sont les périssodactyles hippomorphes qui présentent avec la famille des Palaeotheriidae *s. l.* la plus grande diversité. On a représenté sur la figure 36 la répartition des différents taxons de cette famille en nombre de spécimens et en nombre minimum d'individus (NMI). Cette figure est basée essentiellement sur le matériel récolté lors des campagnes de fouilles de l'ISE-M depuis 1965, avec des compléments provenant de diverses collections, principalement de celles de la Faculté des Sciences de Lyon (FSL) et du Naturhistorisches Museum de Bâle (NMB) (Tableau 31).

Ces diagrammes sont inévitablement biaisés. En ce qui concerne le nombre de spécimens, certaines espèces sont largement surreprésentées par de nombreuses dents isolées. A l'inverse, pour déterminer le NMI, on a retenu le nombre de spécimens de la dent la mieux documentée pour chaque taxon, estimation qui de toute évidence minore fortement ce décompte; toutefois les appariements gauches-droites et supérieures-inférieures, en particulier pour les dents isolées, n'ont pas pu être réalisés, ce qui, au contraire, a pu majorer quelque peu les résultats.

La réalité de la répartition des espèces dans la thanatocoenose se situe donc entre les données extrêmes obtenues à

partir de ces deux évaluations ; il est néanmoins intéressant de constater que malgré ces réserves, les deux diagrammes ne montrent pas des résultats fondamentalement différents et sont en étroite corrélation ($r^2 = 0,967$).

Les «Pachynolophinae» sont nettement dominants ayant fourni de 56 à 59% du matériel ; ils sont répartis dans cinq genres (contre trois chez les Palaeotheriinae), mais ils sont un peu moins diversifiés spécifiquement que ceux-ci (neuf espèces contre 10).

Quatre taxons dominent la faune, représentés par plus de 50 spécimens : *Palaeotherium castrense robiacense*, *Plagiolophus annectens*, *Anchilophus jeanteti* et *Metanchilophus gaudini*, toutes formes qui avaient été repérées depuis longtemps dans le gisement (quoique connues sous des appellations parfois différentes). Les autres espèces sont plus rares et quatre ne sont représentées jusqu'à présent que par un ou trois spécimens : *Plagiolophus cartailhaci*, *Leptolophus magnus*, *Pachynolophus gaytei* n. sp. et *Pac. sp.*

Neuf taxons de périssodactyles ont été définis à Robiac : *Chasmothorium depereti* n. sp., *Palaeotherium castrense robiacense* FRANZEN, 1968, le genre *Leptolophus* REMY, 1965 avec les espèces *Lep. stehlini* REMY, 1965 et *Lep. magnus* REMY, 1998, *Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti* REMY, 2012, *Metanchilophus chaubeti* REMY, 2012, *Lophiotherium robiacense* DEPÉRET, 1917 et *Pachynolophus gaytei* n. sp.

Robiac-Nord et Robiac-Sud

En dépit de l'importante campagne de fouilles effectuée à Robiac-Sud en 1983 par le laboratoire de paléontologie de l'ISE-M, ce locus a livré nettement moins de spécimens de Palaeotheriidae que Robiac-Nord (Tableau 31). La figure 37 montre la répartition des genres entre les deux sites, en nombre de spécimens et en NMI (avec les mêmes réserves que précédemment). On voit que Robiac-Sud a fourni quatre à cinq fois moins de matériel pour cette famille que Robiac-Nord. Les fréquences des différents taxons y sont en outre notablement différentes : les Palaeotheriinae sont proportionnellement plus abondants, en particulier le genre *Leptolophus* ; au contraire les *Metanchilophus* sont moins sur-représentés, les *Lophiotherium* plus rares et les genres peu fréquents *Pachynolophus* et *Eurohippus* en sont totalement absents. Ces variations dans la thanatocoenose sont peut-être à mettre au compte de différences dans les conditions de fossilisation ou de différences de biotopes, que l'hétérogénéité des sédiments laisse supposer.

Cependant chez aucun taxon, on n'observe de disparités morphologiques notables entre les deux gisements ; les caractères observés à Robiac-Sud entrent toujours dans les limites de variation de Robiac-Nord. Sur le plan dimensionnel, on a testé la signification des divergences des mesures dentaires observées chez les espèces les mieux documentées (Tableaux 32 et 33) ; on en déduit qu'il n'y a que très peu d'écarts significatifs et ceux qu'on observe correspondent à des échantillons insuffisants à Robiac-Sud.

C'est le cas par exemple pour la $I_{M3/}$ chez *Palaeotherium robiacense*, $L_{M3/}$ et $D_{M3/}$ chez *Plagiolophus annectens* et chez *Anchilophus jeanteti*, pour $I_{M1/}$ de *Metanchilophus gaudini* ou encore pour les largeurs des molaires inférieures M/1 et M/2 chez *Metanchilophus gaudini*, pour $I_{2M1/}$ chez *Plagiolophus annectens*. Pour tous ces paramètres le nombre de spécimens de Robiac-Sud est inférieur à cinq et le plus souvent réduit à deux.

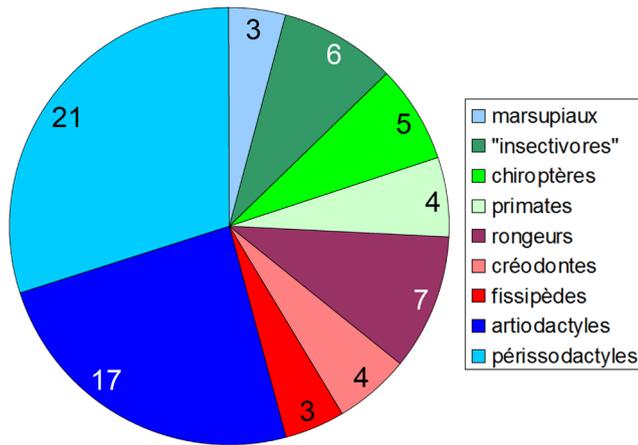


Figure 35. Diagramme de diversité spécifique des divers ordres de mammifères de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). Les chiffres correspondent au nombre d'espèces pour chaque ordre.

Par ailleurs, l'association du matériel des deux gisements conduit pour tous les taxons à des coefficients de variabilité presque toujours inférieurs à 10.

Les rares coefficients plus élevés correspondent comme ci-dessus à des échantillons très restreints à Robiac-Sud (moins de cinq spécimens).

Il semble en conclusion, que les Palaeotheriidae ne s'opposent pas à la confusion des deux loci dans une même et unique entité, conformément au consensus général.

Datation du gisement

À défaut de données radiométriques, paléomagnétiques ou micropaléontologiques directes, l'âge absolu de Robiac et plus généralement celui des gisements rapprochés du MP 16 ne peuvent être estimés qu'indirectement.

Parmi les charophytes découverts à Robiac (Grambast, 1962), *Raskyella vadaszi* possède une étroite répartition biostratigraphique qui a permis de synchroniser le gisement avec le sommet du calcaire de St-Ouen (Marinésien supérieur) et donc avec la zone de nanoplancton NP 17 (Riveline & Cavalier,

Marsupiaux	<i>Amphiperatherium bourdellense</i> (1)	Artiodactyles (suite)	<i>Haplobunodon</i> sp.
	<i>Amphiperatherium fontense</i>		<i>Choeropotamus lautricensis</i>
	<i>Peratherium sudrei</i>		<i>Tapirulus schlosseri</i>
Apatotheria	<i>Heterohyus nanus</i> (2)		<i>Dacrytherium elegans</i>
	<i>Heterohyus sudrei</i> (2)		<i>Mouillacatherium</i> cf. <i>elegans</i>
Lipotyphla	<i>Saturninia mamertensis</i>		<i>Leptotheridium</i> cf. <i>traguloides</i>
	<i>Saturninia hartenbergeri</i>		<i>Catodontherium robiacense</i>
	<i>Saturninia grandis</i> (3)		<i>Robiatherium cournovense</i>
	<i>Saturninia grisollensis</i> (4)		<i>Robiacina minuta</i>
	Amphilemuridae indet.		<i>Dichodon</i> cf. <i>cervinum</i>
Primates	<i>Necrolemur</i> cf. <i>antiquus</i> (5)		<i>Xiphodon castrense</i>
	<i>Pseudoloris parvulus</i>		<i>Haplomeryx picteti</i>
	<i>Adapis sudrei</i>		<i>Pseudamphimeryx renevieri</i>
	<i>Adapis</i> aff. <i>parisiensis</i> (6)		<i>pseudamphimeryx pavloviae</i>
	<i>Microchoerus</i> aff. <i>erinaceus</i> (7)	Périsso-dactyles (8)	<i>Lophiodon lautricense</i>
	<i>Microchoerus</i> sp. D (3)		<i>Chasmothorium depereti</i> *
	<i>Gesneropithec</i> sp. (3)		<i>Palaeotherium castrense robiacense</i> *
	cf. <i>Gesneropithec</i> sp.		<i>Palaeotherium pomeli</i>
Rongeurs	<i>Plasiarctomys huerzeleri</i>		<i>Palaeotherium</i> aff. <i>ruetimeyeri</i>
	<i>Ailuravus stehlin-schaubi</i>		<i>Palaeotherium siderolithicum</i>
	<i>Glamys robiacensis</i>		<i>Palaeotherium lautricense</i>
	<i>Sciuroides romani</i>		<i>Plagiolophus annectens</i>
	<i>Elfomys tobieni</i>		<i>Plagiolophus cartailhaci</i>
	<i>Pseudoltinomys mamertensis</i>		<i>Plagiolophus mamertensis</i> *
	<i>Remys minimus</i>		<i>Leptolophus stehlini</i> *
Créodontes	<i>Prototomus</i> ?cf. <i>minor</i>		<i>Leptolophus magnus</i> *
	<i>Paracynhyaenodon schlosseri</i>		<i>Anchilophus jeanteti</i> *
	<i>Paroxyaena galliae</i>		<i>Metanchilophus gaudini</i>
	<i>Cynhyaenodon lautricensis</i>		<i>Metanchilophus castrensis</i>
Fissipèdes	<i>Simamphicyon helveticus</i>		<i>Metanchilophus chaubeti</i> *
	<i>Quercygale angustidens</i>		<i>Lophiotherium robiacense</i> *
	<i>Paramiacis exilis</i>		<i>Lophiotherium</i> cf. <i>siderolithicum</i>
Artiodactyles	<i>Acotherulum campichii</i>		<i>Pachynolophus gaytei</i> *
	<i>Cebochoerus robiacensis</i>		<i>Pachynolophus</i> sp.
	<i>Cebochoerus</i> sp.		<i>Eurohippus parvulus</i>

Tableau 30. Liste actualisée de la faune mammalienne de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). Liste de BiochroM'97 sauf : 1, Crochet, 1979 ; 2, Sigé, 1975 ; 3, adjonction Hooker, 1992 ; 4, Legendre, 1985 ; 5, BiochroM'97, *N. zitteli* in Hartenberger & Sudre, 1975 ; 6, Savage & Russell, 1983 ; 7, Savage & Russell, 1983 = *M. ornatus* in Hooker, 1992 ? ; 8, les astérisques rappellent les taxons définis à Robiac.

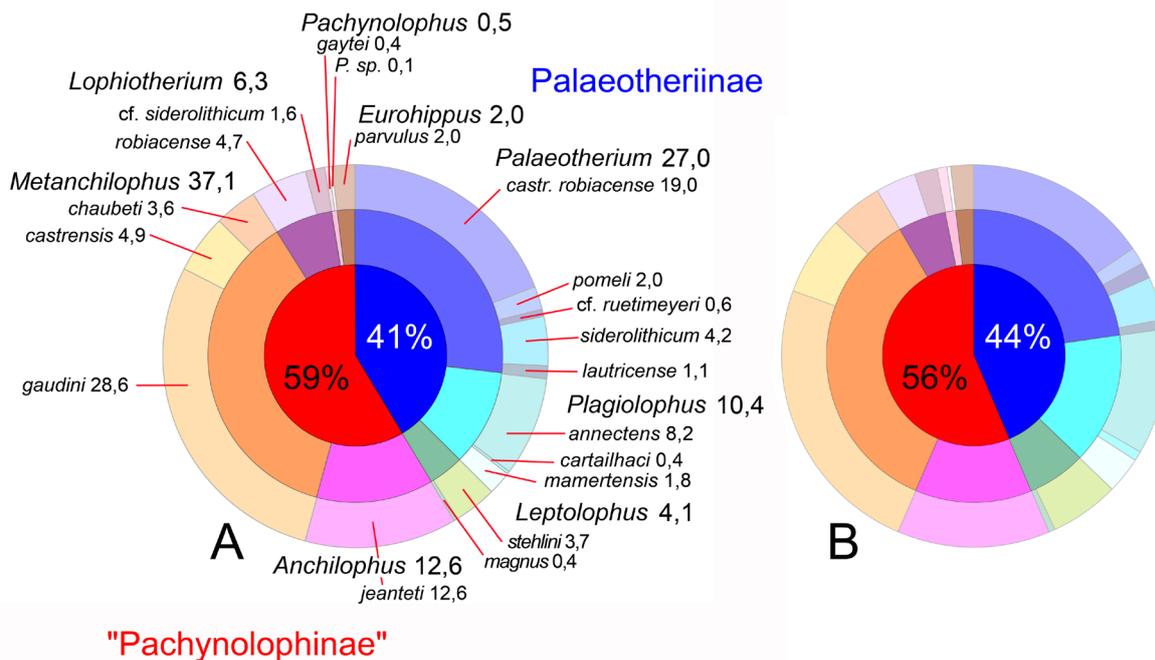


Figure 36. Diagramme de répartition quantitative des espèces de Palaeotheriidae s. l. de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : en nombre de spécimens ; **B** : en nombre minimum d'individus (NMI). Les chiffres indiquent les pourcentages de chaque taxon en nombre de spécimens.

1987 ; Hooker & Weidmann, 2000), corrélée globalement aux chrons magnétostratigraphiques C17 et C18, ce qui laisse toutefois subsister une assez grande incertitude de datation.

Mais par ailleurs, la méthode d'évaluation des âges absolus développée par Legendre & Bachelet (1993), et basée sur une estimation du degré d'évolution des taxons d'une faune d'après la surface de leurs molaires, a conduit à attribuer à la faune de Robiac un âge absolu de -38,7 Ma (Escarguel *et al.*, 1997 ; Legendre & Lévêque, 1997). Le Bretou, dont les données paléomagnétiques pourraient correspondre avec le chron C17r, serait un peu plus récent d'après le degré d'évolution atteint chez divers genres de mammifères, *Peratherium*, *Saturninia*, *Robiacina*, *Xiphodon* (Rage, 1988) ; selon l'estimation numérique proposée par Escarguel *et al.* (1997) il daterait de -38,4 Ma. Ces résultats sont cohérents avec les plus récentes calibrations (Vandenberghe *et al.*, 2012) (voir plus loin).

Place de la faune de Robiac dans l'histoire évolutive des périssodactyles

La répartition générique ou spécifique des périssodactyles paléogènes européens au cours du temps apparaît dans diverses publications de façon plus ou moins explicite et complète ou en marge de recherches plus extensives (Stehlin, 1909 ; Savage *et al.*, 1965 ; Legendre & Hartenberger, 1992 ; Franzen, 1995 ; BiochroM'97 ; Blondel, 2001).

Le nouveau recensement des formes de Robiac et les plus récentes mises au point sur les autres gisements de l'Éocène et de l'Oligocène inférieur justifient de reconsidérer cette question (Tableaux 34 et 35). On a donc porté en ordonnée sur un graphique (Figure 38) le nombre de taxons correspondant pour chaque niveau-repère au registre fossile de l'ensemble des gisements les plus proches du niveau en question.

Ce schéma appelle quelques remarques. A noter d'abord qu'ont été exclues les espèces endémiques des gisements du

NW espagnol, situés sur un territoire qui semble avoir été isolé du reste de l'archipel ouest-européen à l'Éocène moyen et supérieur par une barrière géographique, climatique ou écologique (Badiola *et al.*, 2009) ; la situation de ces gisements dans l'échelle biochronologique MP demeure également quelque peu imprécise (Antunes *et al.*, 1997 ; Cuesta, 2003 ; Badiola *et al.*, 2009) ; en outre leur apparente raréfaction au niveau MP 17 résulte vraisemblablement de lacunes d'échantillonnage, compte tenu du fait que certaines lignées sont de nouveau attestées dans des gisements rapprochés du MP 18.

Par ailleurs, le niveau MP 17 n'a pas été dissocié en sous-niveaux sur le schéma en raison de la faible diversité des périssodactyles, peu représentative, dans les gisements du MP 17b. Des déficits notables affectent également les niveaux 12, 15 et 24. Comme l'on sait, le MP 12 est assez mal documenté, mais c'est un niveau intéressant parce qu'il a fourni les premiers indices de Palaeotheriinae (*Plagiolophus cartieri* [Hellmund, 2000]). Il en va de même pour le MP 15, qui devrait pouvoir combler la longue lacune entre Egerkingen et Robiac, mais dont le gisement-type, La Livinière 2 se révèle douteux (Comte *et al.*, 2012) et qui ne semble pouvoir être supplanté que par Chéry Chartreuve, gisement lui-même pauvre jusqu'à présent en restes de mammifères ongulés. Quant à l'éclipse des Palaeotheriidae au MP 24, niveau d'ailleurs globalement peu productif, elle correspond à l'extrême raréfaction de cette famille, proche de son extinction, réduite alors au seul genre *Plagiolophus* et dont il ne subsiste selon les données actuelles que de rares indices dans le MP 25.

C'est dans la période située autour des niveaux MP 14 et 16 que les périssodactyles apparaissent les plus variés au niveau générique (BiochroM'97), mais sur le plan spécifique on constate sur la Figure 38 que c'est le MP 16 qui présente leur très net maximum de diversification. Il est vrai que Legendre *et al.* (1991), Sudre & Legendre (1992 : fig. 1), Legendre & Hartenberger (1992 : fig. 27-3) et Blondel (2001 : 128 fig. 2, 129 fig. 3) font état d'une diversité spécifique plus grande au

niveau MP 14, mais leur documentation relative au MP 16 était à l'époque très incomplète sur la faune de Robiac, et Blondel intègre probablement à son niveau 14-15 les taxons endémiques espagnols d'âge incertain (voir ci-dessus).

En ce qui concerne la répartition des différents groupes systématiques, on retrouve sur la Figure 38 la brièveté de l'histoire du périssodactyle archaïque *Hallensia* et des cératomorphes éocènes et notamment celle des Lophiodontidae, ces animaux emblématiques des faunes de l'Éocène en Europe occidentale ; leur diversité générique et spécifique est maximale au MP 10, et nonobstant une lacune partielle de documentation dans les niveaux MP 11, 12, 15, elle se maintient en se réduisant progressivement aux MP 13 et 14 et ils disparaissent complètement après le MP 16.

Quant aux périssodactyles hippomorphes, rassemblés ici

sous l'appellation de Palaeotheriidae *s. l.*, les proportions de leurs deux sous-groupes s'inversent au cours du temps. Les «Pachynolophinae» sont représentés par quatre taxons dès leur apparition au MP 7 ; ils se diversifient jusqu'au MP 16, après quoi ils se raréfient rapidement et disparaissent après le MP 19 ; les Palaeotheriinae s'introduisent discrètement au MP 12, ils connaissent plusieurs phases de diversification à partir du MP 13, restent variés et dominants jusqu'au MP 20, puis s'évanouissent progressivement après la Grande Coupure, pour s'éteindre, comme on l'a dit plus haut, après le MP 25, supplantés par des immigrants rapidement diversifiés.

Dans cette histoire évolutive, la faune de Robiac se situe à l'acmé de la diversification des périssodactyles. Il ne manque en effet à Robiac (outre les espèces endémiques espagnoles à rapprocher éventuellement du MP 16 et non figurées ici), que *Lophiodon thomasi*, *Anchilophus desmaresti*, *Pachynolophus*

Robiac tous locus confondus

	nb spécimens	NMI		nb spécimens	NMI
<i>Palaeotherium</i>	213	70	<i>castrense robiacense</i>	150	48
			<i>pomeli</i>	16	4
			<i>aff. ruetimeyeri</i>	5	4
			<i>siderolithicum</i>	33	11
			<i>lautricense</i>	9	3
<i>Plagiolophus</i>	82	44	<i>annectens</i>	65	32
			<i>cartailhaci</i>	3	3
			<i>mamertensis</i>	14	9
<i>Leptolophus</i>	32	20	<i>stehlini</i>	29	18
			<i>magnus</i>	3	2
<i>Anchilophus</i>	99	39	<i>jeanteti</i>	99	39
<i>Metanchilophus</i>	292	108	<i>gaudini gaudini</i>	225	74
			<i>castrensis</i>	39	21
			<i>chaubeti</i>	28	13
<i>Lophiotherium</i>	50	17	<i>robiacense</i>	37	11
			<i>cf. siderolithicum</i>	13	6
<i>Pachynolophus</i>	4	3	<i>gaytei</i>	3	2
			<i>sp.</i>	1	1
<i>Eurohippus</i>	16	6	<i>parvulus</i>	16	6

Répartition entre RbN et RbS

	spécimens		NMI			spécimens		NMI	
	RbN	RbS	RbN	RbS		RbN	RbS	RbN	RbS
<i>Palaeotherium</i>	88	38	32	14	<i>castrense robiacense</i>	40	28	13	9
					<i>pomeli</i>	7	7	4	4
					<i>aff. ruetimeyeri</i>	1	2	1	1
					<i>siderolithicum</i>	32	1	11	0
					<i>lautricense</i>	8	0	3	0
<i>Plagiolophus</i>	29	18	17	12	<i>annectens</i>	29	12	17	7
					<i>cartailhaci</i>	0	2	0	2
					<i>mamertensis</i>	0	4	0	3
<i>Leptolophus</i>	5	17	3	9	<i>stehlini</i>	5	16	3	8
					<i>magnus</i>	0	1	0	1
<i>Anchilophus</i>	75	15	25	10	<i>jeanteti</i>	75	15	25	10
<i>Metanchilophus</i>	248	21	83	11	<i>gaudini gaudini</i>	196	11	58	5
					<i>castrensis</i>	28	6	14	3
					<i>chaubeti</i>	24	4	11	3
<i>Lophiotherium</i>	41	5	14	4	<i>robiacense</i>	28	5	8	4
					<i>cf. siderolithicum</i>	13	0	6	0
<i>Pachynolophus</i>	3	0	3	0	<i>gaytei</i>	2	0	2	0
					<i>sp.</i>	1	0	1	0
<i>Eurohippus</i>	15	0	5	0	<i>parvulus</i>	15	0	5	0

Tableau 31. Répartition numérique des Palaeotheriidae de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) ; matériel pris en compte, y compris anciennes collections.

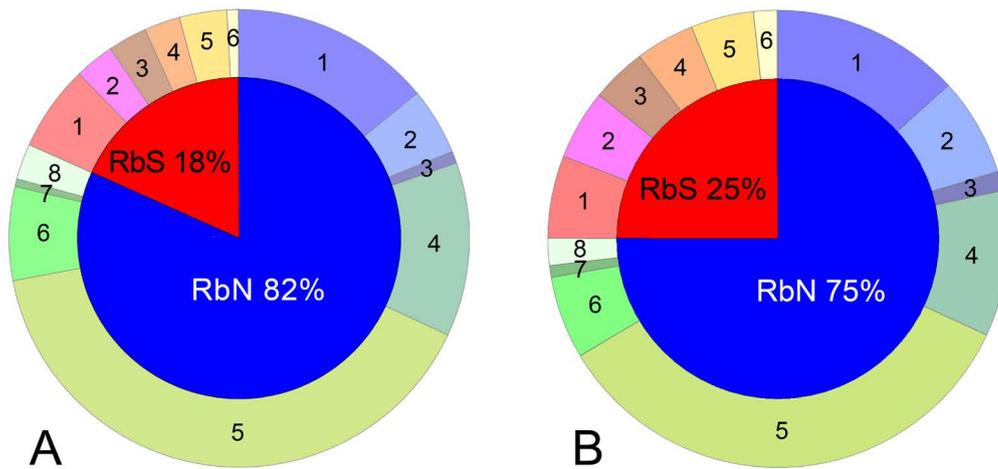


Figure 37. Diagramme de répartition entre Robiac-Nord et Robiac-Sud des genres de Palaeotheriidae s. l. de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France). **A** : en nombre de spécimens ; **B** : en nombre minimum d'individus (NMI). 1 : *Palaeotherium* ; 2 : *Plagiolophus* ; 3 : *Leptolophus* ; 4 : *Anchilophus* ; 5 : *Metanchilophus* ; 6 : *Lophiotherium* ; 7 : *Pachynolophus* ; 8 : *Eurohippus*.

SUP	P2/				P3/				P4/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>												
N (RbN + RbS)	8	6	6	6	4	4	2	3	4	3	2	2
t (RbS/RbN)	-0,988	-0,900	-0,387	-1,281	0,038	0,577		-3,079	0,690	-0,866		
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS		NS	NS	NS		
V (RbN + RbS)	5,0	4,9	3,5	4,6	2,8	5,6	0,2	3,3	5,8	1,7	5,3	0,2
<i>Plagiolophus annectens</i>												
N (RbN + RbS)	3	3	3	3	4	4	4	4	6	6	6	6
t (RbS/RbN)	8,660	-0,462	-0,289	-0,192	2,982	-0,132	0,654	2,211	0,189	0,814	0,239	1,356
signification	90	NS										
V (RbN + RbS)	5,4	6,3	2,1	8,9	5,7	4,7	5,7	5,3	6,4	2,4	3,1	5,6
<i>Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti</i>												
N (RbN + RbS)	2	2	2	2	4	4	4	4	11	11	10	11
t (RbS/RbN)					-0,922	0,040	-1,100	-1,482	-1,262	-0,939	-1,150	-0,589
signification					NS							
V (RbN + RbS)					7,8	5,6	7,0	5,9	8,1	11,5	8,4	8,2
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i>												
N (RbN + RbS)	13	13	14	12	11	11	11	10	20	19	19	19
t (RbS/RbN)												
signification												
V (RbN + RbS)	6,9	4,7	6,6	8,2	7,8	6,4	8,0	8,6	5,6	3,1	4,2	4,4

SUP	M1/				M2/				M3/			
	L	l	D	d	L	l	D	d	L	l	D	d
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>												
N (RbN + RbS)	5	4	5	6	5	2	2	2	5	3	3	3
t (RbS/RbN)	-0,519	-0,105	1,409	0,348	1,026				0,835	5,196	2,047	10,392
signification	NS	NS	NS	NS	NS				NS	NS	NS	90
V (RbN + RbS)	3,4	2,4	3,4	2,5	4,8	0,2	0,8	3,6	2,4	0,7	2,8	2,9
<i>Plagiolophus annectens</i>												
N (RbN + RbS)	7	8	8	7	3	3	3	3	4	4	4	4
t (RbS/RbN)	-0,146	0,964	0,692	0,229	1,963	-2,887	0,064	0,866	1,980	4,333	4,110	0,605
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	90	90	NS
V (RbN + RbS)	11,8	5,5	6,3	5,7	3,3	2,7	2,2	3,0	9,2	2,2	3,6	4,6
<i>Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti</i>												
N (RbN + RbS)	8	8	7	9	7	8	7	7	15	15	15	15
t (RbS/RbN)	-1,598	-0,266	0,273	-1,350	-0,305	-4,780	-1,353	-0,553	-2,739	-1,159	-2,306	-0,564
signification	NS	NS	NS	NS	NS	99	NS	NS	98	NS	95	NS
V (RbN + RbS)	6,7	4,5	7,5	3,3	2,0	5,8	6,2	4,3	4,7	9,5	8,1	4,3
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i>												
N (RbN + RbS)	28	28	27	28	28	27	27	27	31	32	32	32
t (RbS/RbN)	0,595	2,333	0,889	1,005	1,674	0,010	0,291	0,362	1,530	0,850	0,869	1,352
signification	NS	95	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)	6,1	4,5	6,4	4,8	5,7	6,1	5,2	4,4	5,7	5,4	5,8	5,4

Tableau 32. Tests de comparaison entre Robiac-Nord et Robiac-Sud sur les dents jugales supérieures de quelques espèces de Palaeotheriidae (MP 16, Eocène moyen terminal, France). Signification des différences et coefficients de variation obtenus en associant les deux populations.

bretovens, *Plagiolophus curtisi* et les formes un peu plus archaïques des lignées de *Palaeotherium castrense* et du genre *Leptolophus* (Tableau 36). Robiac est en outre le gisement le plus productif, en nombre de spécimens, ce qui souligne encore, s'il en était besoin, sa place éminente dans la documentation fossile. C'est par ailleurs un des derniers et pourtant de beaucoup le mieux documenté des gisements à *Lophiodon* pour l'espèce *Lod. lautricense* ; la persistance du genre dans un gisement un peu plus tardif n'est attestée qu'au Bretou, et encore seulement par un fragment de dent (Remy, 1988).

Les autres gisements rapprochés du MP 16 sont nettement

moins riches en périssodactyles que Robiac. Les quatre principaux groupes, gisements du Castrais (Gervais, 1848-1852 ; Stehlin, 1905 ; Richard, 1946 ; Franzen, 1968 ; Remy, 1998, 2004, 2012), Mormont EGLA (Hooker & Weidmann, 2000) et Quercy (le Bretou et Lavergne) (Remy *et al.*, 1987), n'ont livré au total, d'après les dernières mises à jour, que de neuf à 12 taxons de périssodactyles (Tableau 36, Figure 39). Sur ce tableau, seules deux espèces connues dans le MP 16 ne sont pas représentées dans cette série de gisements (*Lophiodon thomasi* et *Anchilophus desmaresti*) (Depéret, 1906 ; Gervais, 1859) ; elles sont mentionnées pour mémoire, ainsi que les taxons endémiques espagnols.

INF	P/2			P/3			P/4		
	L	li	l2	L	li	l2	L	li	l2
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>									
N (RbN + RbS)	1	2	1	11	11	11	3	3	3
t (RbS/RbN)				-1,459	-0,902	-1,638	-1,288	-0,442	1,312
signification				NS	NS	NS	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)				4,5	5,8	6,3	4,2	5,4	5,1
<i>Plagiolophus annectens</i>									
N (RbN + RbS)	3		2	9	9	9	8	7	7
t (RbS/RbN)				0,207	1,677	0,373	-0,112	0,171	-0,221
signification				NS	NS	NS	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)	6,4			8,2	11,1	11,3	9,5	6,4	8,7
<i>Lophiotherium robiacense</i>									
N (RbN + RbS)	1	1	1	3	3	3	5	6	5
t (RbS/RbN)							0,617	-0,945	0,000
signification							NS	NS	NS
V (RbN + RbS)				1,5	5,6	6,7	6,3	9,6	6,7
<i>Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti</i>									
N (RbN + RbS)				11	11	11	11	12	11
t (RbS/RbN)				-0,985	1,248	0,209	-0,511	-1,068	0,137
signification				NS	NS	NS	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)				7,2	6,6	5,9	5,7	5,9	4,7
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i>									
N (RbN + RbS)	20	20	20	25	25	25	39	39	39
t (RbS/RbN)	0,138	-0,201	0,607	0,682	1,214	1,036	0,769	1,137	0,710
signification	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)	6,7	5,9	8,6	5,4	7,1	5,5	6,7	5,9	7,2

INF	M/1			M/2			M/3			
	L	li	l2	L	li	l2	L	li	l2	l3
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>										
N (RbN + RbS)	7	6	6	8	9	11	4	4	4	5
t (RbS/RbN)	0,711	-0,719	-0,988	0,094	-0,642	-1,612	-2,105	0,410	-0,221	-0,761
signification	NS									
V (RbN + RbS)	3,4	4,6	4,8	6,0	3,4	4,8	1,9	2,5	3,2	2,1
<i>Plagiolophus annectens</i>										
N (RbN + RbS)	13	11	12	12	12	12	11	10	11	10
t (RbS/RbN)	-0,197	1,706	1,976	1,080	0,504	1,617	2,550	0,077	0,147	-0,105
signification	NS	NS	90	NS	NS	NS	95	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)	8,3	14,0	11,3	6,7	10,9	8,7	6,3	4,7	3,2	3,3
<i>Lophiotherium robiacense</i>										
N (RbN + RbS)	7	7	7	5	5	5	6	6	6	6
t (RbS/RbN)	-0,406	-0,863	0,388	0,521	-1,039	-0,131	-1,675	-1,609	-1,317	0,480
signification	NS									
V (RbN + RbS)	1,8	3,2	3,3	3,9	2,3	4,9	4,3	6,1	6,3	5,4
<i>Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti</i>										
N (RbN + RbS)	12	11	11	19	19	19	12	17	16	12
t (RbS/RbN)	-1,449	-0,293	1,266	-1,022	0,672	0,442	1,021	1,442	0,651	1,028
signification	NS									
V (RbN + RbS)	4,0	6,7	5,3	5,8	6,5	7,4	6,9	6,7	6,2	7,5
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i>										
N (RbN + RbS)	35	35	35	39	38	37	30	29	32	30
t (RbS/RbN)	0,972	2,485	2,543	0,923	1,955	2,354	1,247	-0,488	1,593	0,326
signification	NS	98	98	NS	90	95	NS	NS	NS	NS
V (RbN + RbS)	7,4	6,4	7,3	8,2	6,0	5,8	6,0	7,5	7,0	9,4

Tableau 33. Tests de comparaison entre Robiac-Nord et Robiac-Sud sur les dents jugales inférieures de quelques espèces de Palaeotheriidae (MP 16, Eocène moyen terminal, France). Signification des différences et coefficients de variation obtenus en associant les deux populations.

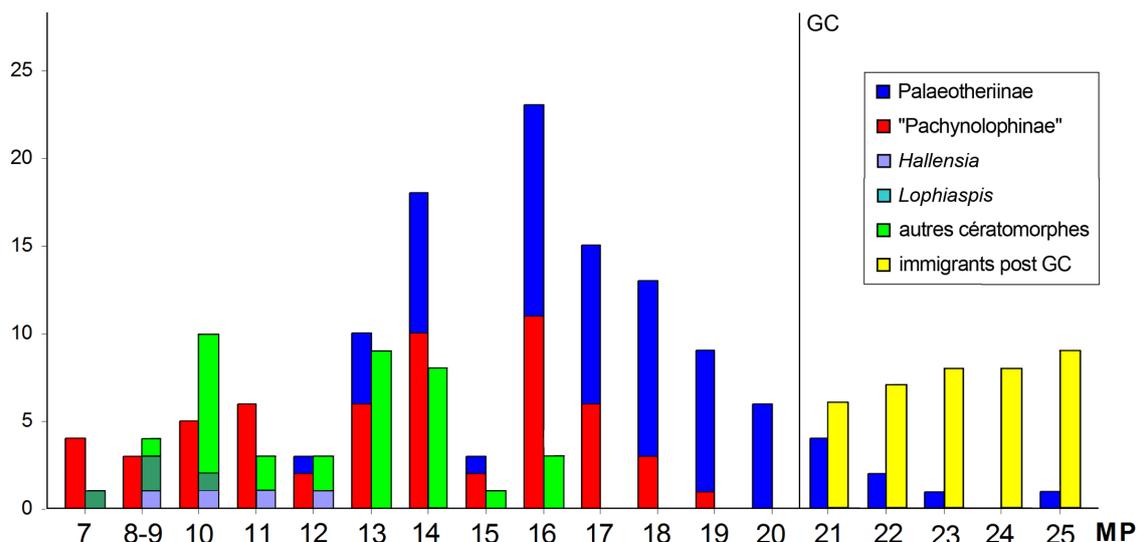


Figure 38. Histogramme de répartition chronologique des espèces de périssodactyles paléogènes. Les taxons ont été positionnés en fonction des niveaux-repères dont leurs gisements sont les plus proches (Voir légende du Tableau 34). GC = «Grande Coupure» (Stehlin, 1909).

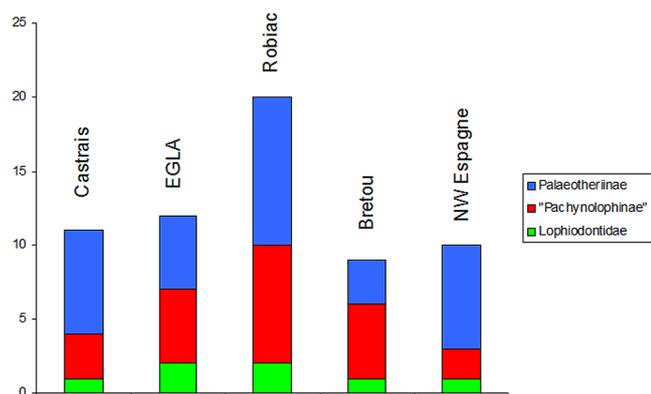


Figure 39. Diversité spécifique des faunes rapprochées du niveau MP 16.

Une crise post-MP 16 dans les faunes de périssodactyles

On a recensé trois épisodes de renouvellement dans les faunes de vertébrés éocènes européens, à la fin de l'Éocène inférieur, à la fin de l'Éocène moyen (limite Robiacien-Headonien) et à la limite Éocène-Oligocène, consécutives à des alternances de phases d'extinctions et d'immigrations (revue in Franzen, 2003). Stehlin (1909 : 504) avait déjà observé dans le Bassin Parisien un effondrement de la diversité spécifique des périssodactyles entre le Calcaire de St-Ouen (= Castrais, Robiac) et les strates inférieures du Gypse (= Euzet, Hordwell). Cette constatation s'est depuis confirmée et étendue aux bassins éocènes du Midi de la France (Remy, 1967 ; Garimond *et al.*, 1975 ; Remy *et al.*, 1987).

Les observations collationnées dans le présent papier mettent en lumière le caractère brutal, à l'échelle géologique, de ce bouleversement post-MP 16. Outre la disparition des Lophiodontidae, on note dans les gisements rapportés au

niveau MP 17 de nombreuses absences (Tableau 36). Les genres *Anchilophus* (incluant *Paranchilophus*) et *Leptolophus* manquent. Chez *Metanchilophus*, l'espèce *Met. chaubeti* s'éteint (tandis que les espèces *Met. castrensis* et *Met. gaudini* sont remplacées par des formes plus progressives) ; les genres *Pachynolophus* et *Eurohippus* vont également s'évanouir rapidement malgré la présence de quelques formes rares encore rencontrées autour des niveaux MP 17a (Remy, 1967 ; Garimond *et al.*, 1975). Plusieurs espèces de *Plagiolophus* disparaissent (*Pl. cartailhaci*, *Pl. mamertensis*, *Pl. curtisi*), ainsi que les différentes espèces bartoniennes de *Palaeotherium*, à l'exception de *Pala. siderolithicum* ; c'est le cas notamment du grand *Pala. castrense robiacense* qui ne sera relayé par les premiers indices d'un autre grand *Palaeotherium* (*Pala. magnum stehlini*) qu'un Ma plus tard (Depéret, 1917).

Il ne semble pas que cette raréfaction des périssodactyles après le MP 16 puisse être un artefact de documentation ; en effet, les nombreux gisements rapprochés du MP 17, à savoir les divers sites de Fons, Euzet, le Quercy (La Bouffie, Les Clapies, Perrière...), Roc de Santa, Sossis, Hordwell pour ne citer que les principaux, ont fait l'objet de fouilles intensives et prolongées ; ils ont livré des restes de grands mammifères abondants, mais toujours moins diversifiés que ceux du MP 16. Alors qu'on dénombre au total 26 taxons de périssodactyles autour du MP 16, on n'en connaît plus que 16 pour le MP17 (17a + 17b) (Tableau 36).

Finalement, le renouvellement faunique de la base de l'Eocène supérieur (Hooker, 1992 ; Franzen, 2003) apparaît donc comme un phénomène relativement complexe chez les périssodactyles. Si l'extinction de nombreuses espèces semble brutale, l'arrivée de nouvelles formes (probablement par immigration ?) est beaucoup plus progressive. De même localement, le remplacement des «Pachynolophinae» plus ou moins brachyodontes par les Palaeotheriinae qui développent une semi-hypsodontie, est étalé sur une longue période, jusqu'au MP 19 (Figure 38).

La crise subie par les périssodactyles ne semble cependant pas affecter les autres ordres de mammifères. Chez les artio-

dactyles on observe certes une légère baisse de diversité à la même époque, déjà entrevue par Stehlin (1909 : 504) et que l'on retrouve dans les listes fauniques actuelles (Biochrom'97), mais qui n'est pas aussi drastique. Trois genres disparaissent après le MP 16 (*Haplobunodon*, *Catodotherium*, *Robiatherium*), et cinq autres après le MP 17a (*Cebochoerus*, *Choeropotamus*, *Xiphodon*, *Paraxiphodon*, *Robiacina*), mais deux nouveaux

apparaissent (*Paraxiphodon*, *Mixtotherium*) tandis que le passage du MP 16 au MP 17 s'accompagne d'au moins huit remplacements d'espèces (Biochrom'97). Au total les faunes postérieures au MP 16 ne sont que légèrement appauvries en artiodactyles (14 taxons au lieu de 17).

Au contraire chez les autres ordres de mammifères on observe même une plus grande diversité spécifique dans

taxons	répartition MP	références biblio	taxons	répartition MP	références biblio
<i>Anchilophus desmaresti</i>	14, 16	82	<i>Palaeotherium magnum girondicum</i>	18	42
<i>Anchilophus jeanteti</i>	16	82	<i>Palaeotherium magnum magnum</i>	19	42, 04
<i>Anchilophus remyi</i>	16, 18	05	<i>Palaeotherium medium euzetense</i>	17	42
<i>Anchilophini</i> indet.	17	82	<i>Palaeotherium medium perrealense</i>	18	42
<i>Bepitherium jordifusabae</i>	8-9, 10	19, 05	<i>Palaeotherium medium medium</i>	19	42
<i>Cymbalophus cuniculus</i>	7	69, 59, 54, 55	<i>Palaeotherium medium suevicum</i>	20	42
<i>Cymbalophus hookeri</i>	7	66	<i>Palaeotherium muehlbergi praecursum</i>	17	42
<i>Eurohippus parvulus parvulus</i>	13, 14, 16	47, 58, 60, 91	<i>Palaeotherium muehlbergi muehlbergi</i>	19, 20	42
<i>Eurohippus</i> sp.	15	23	<i>Palaeotherium muehlbergi thaleri</i>	18	77
<i>Eurohippus parvulus messelensis</i>	11	47	<i>Palaeotherium pomeli</i>	16	42
<i>Hyracotherium leporinum</i>	7	62, 69	<i>Palaeotherium renevieri</i>	19	42
<i>Iberolophus arabensis</i>	18	05	<i>Palaeotherium ruetimeyeri</i>	14, 16	42
<i>Iberolophus jimenezi</i>	16	05	<i>Palaeotherium siderolithicum</i>	16, 17, 18, 19	42, 83
<i>Lophiotherium cervulum</i>	17	50, 92, 39, 48, 25, 18	<i>Palaeotherium</i> sp.	15	23
<i>Lophiotherium pygmaeum</i>	13, 14	35, 38, 92, 40	<i>Palaeotherium</i> sp.	18	05
<i>Lophiotherium robiacense</i>	16	39, 83	<i>Paraplagiolophus codiciensis</i>	13, 14	49, 91, 45
<i>Lophiotherium siderolithicum</i>	16	35, 60	<i>Plagiolophus annectens</i>	16, 17	70, 81
<i>Lophiotherium sondaari</i>	11	46	<i>Plagiolophus cartailhaci</i>	16	81
<i>Metanchilophus castrensis</i>	16	82	<i>Plagiolophus cartieri</i>	12, 13, 14	57, 81
<i>Metanchilophus chaubeti</i>	16	82	<i>Plagiolophus casasecaensis</i>	13	28, 30, 02
<i>Metanchilophus depereti</i>	13, 14	82	<i>Plagiolophus curtisi</i>	16	60
<i>Metanchilophus dumasi</i>	17	50, 39, 48, 21	<i>Plagiolophus fraasi</i>	20	81
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i>	16	82	<i>Plagiolophus huerzeleri</i>	23	79
<i>Metanchilophus gaudini fontensis</i>	17	82	<i>Plagiolophus javali</i>	25	81
<i>Metanchilophus radegondensis</i>	18, 19	50, 51, 92, 58, 82	<i>Plagiolophus lugdunensis</i>	14	81
<i>Pachynolophus boixedatensis</i>	10	27, 18, 21	<i>Plagiolophus major</i>	20	11
<i>Pachynolophus bretovensis</i>	16	76	<i>Plagiolophus mamertensis</i>	16	81
<i>Pachynolophus cayluxi</i>	?	92	<i>Plagiolophus mazateronensis</i>	16	28, 30
<i>Pachynolophus cesserasicus</i>	14	50, 92	<i>Plagiolophus ministri</i>	22	11
<i>Pachynolophus duvali</i>	13, 14	72, 92, 84	<i>Plagiolophus minor</i>	18, 19, 20, 21, 22	81
<i>Pachynolophus eulaliensis</i>	8-9	31	<i>Plagiolophus ovinus</i>	21	81
<i>Pachynolophus garimondi</i>	17	74, 48	<i>Plagiolophus oweni</i>	18	81
<i>Pachynolophus gaytei</i>	16	83	<i>Plagiolophus ringadei</i>	21	81
<i>Pachynolophus lavocati</i>	?	75	<i>Pseudopalaeotherium longirostratum</i>	21	43
<i>Pachynolophus livinierensis</i>	14	86	<i>Hallensia matthesi</i>	11, 12	40, 09
<i>Pachynolophus mollipontensis</i>	11	21	<i>Hallensia louisi</i>	8-9	62
<i>Pachynolophus zambranensis</i>	18	04	<i>Hallensia parisiensis</i>	10	44
<i>Pachynolophus</i> sp.	14	56	<i>Lophiaspis baicheri</i>	8-9	02
<i>Pachynolophus</i> sp.	16	83	<i>Lophiaspis maurettei</i>	7	37, 02, 65
<i>Pliolophus vulpiceps</i>	7, 8-9	70, 61	<i>Lophiaspis occitanicus</i>	8-9, 10	02
<i>Propachynolophus gaudryi</i>	10	63, 53, 65	<i>Lophiodontidae</i> n.g. n.sp.	8-9	85
<i>Propachynolophus maldani</i>	10	63, 53, 65, 62	<i>Lophiodon baroensis</i>	10	02
<i>Propachynolophus remyi</i>	10	18, 02	<i>Lophiodon corsaensis</i>	10	02
<i>Propalaeotherium argenticum</i>	11	86	<i>Lophiodon cuvieri</i>	13, 14	90, 89, 53, 09
<i>Propalaeotherium hassiacum</i>	11	40	<i>Lophiodon larteti</i>	10	90
<i>Propalaeotherium helveticum</i>	14	86	<i>Lophiodon lautricense</i>	16	76, 58
<i>Propalaeotherium isselanum</i>	12, 13, 14	80	<i>Lophiodon parisiense</i>	13, 14	93, 52, 90
<i>Propalaeotherium voighti</i>	11, 12, 13	40	<i>Lophiodon remense</i>	10	18, 02, 03, 41, 53, 09
<i>Pachynolophinae</i> indet.	15	23	<i>Lophiodon rhinoceros</i>	14	90, 18, 71
<i>Cantabrotherium casanovasae</i>	16	30	<i>Lophiodon sanmoralense</i>	16	02
<i>Cantabrotherium truyolsi</i>	16, 19	14, 16	<i>Lophiodon sardus</i>	10	92
<i>Franzenium durensis</i>	16	29, 02	<i>Lophiodon subpyrenaicum</i>	10	92
<i>Franzenium tetradactylum</i>	16	15	<i>Lophiodon tapiroides</i>	13, 14	90, 26, 09, 95
<i>Leptolophus magnus</i>	16	78	<i>Lophiodon tapirotherium</i>	11, 12, 13	89, 24, 02, 09, 65
<i>Leptolophus nouletti</i>	16	78	<i>Lophiodon thomasi</i>	16	36
<i>Leptolophus stehlini</i>	16	73, 82	<i>Paralophiodon buxovillanum</i>	13, 14	90, 34, 09
<i>Leptolophus</i> sp.	18	05	<i>Paralophiodon leptorhynchum</i>	13, 14, 15	89, 92
<i>Mekodotherium crocheti</i>	14	79	<i>Paralophiodon isselense</i>	13, 14	02, 68, 90
<i>Metaplagiolophus atoae</i>	14	20	<i>Chasmootherium cartieri</i>	13, 14	89, 18, 94
<i>Palaeotherium castrense castrense</i>	14, 16	42	<i>Chasmootherium depereti</i>	16	83
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>	16	42	<i>Hyrachyus minimus</i>	10, 11, 12, 13	86, 18, 09, 94
<i>Palaeotherium crassum crassum</i>	19	42	<i>Hyrachyus stehlini</i>	10	87, 65
<i>Palaeotherium crassum robustum</i>	18	42	<i>Schizotherium priscum</i>	25	09, 32
<i>Palaeotherium crassum sossisensis</i>	17	12	<i>Eggysodon gaudryi</i>	24, 25	06, 01, 33
<i>Palaeotherium crusafonti</i>	17	17	<i>Eggysodon osborni</i>	17, 21, 22, 23	96, 10, 06, 67
<i>Palaeotherium curtum villerealense</i>	17, 18	42	<i>Eggysodon reichenau</i>	23	06, 67
<i>Palaeotherium curtum curtum</i>	19	42	<i>Cadurotherium cayluxi</i>	22, 23, 24, 25	06, 67, 33
<i>Palaeotherium curtum frohnstettense</i>	20	42	<i>Cadurotherium minus</i>	22	06
<i>Palaeotherium duvali priscum</i>	17	42	<i>Ronzotherium filholi</i>	21, 22, 23, 24, 25	10, 06, 07, 67
<i>Palaeotherium duvali duvali</i>	19	42	<i>Ronzotherium velaunum</i>	21	10, 06, 67
<i>Palaeotherium eocaenum</i>	13, 14	42	<i>Ronzotherium romani</i>	24, 25	06, 07, 67
<i>Palaeotherium franzeni</i>	17	13	<i>Molassitherium delemontense</i>	22, 23, 24, 25	01, 08
<i>Palaeotherium giganteum</i>	16	29	<i>Molassitherium albigense</i>	23, 24, 25	06, 01, 64, 08
<i>Palaeotherium lautricense</i>	16	42	<i>Epiaeceratherium bolcense</i>	21	06, 01
<i>Palaeotherium llamaquiquense</i>	16	16	<i>Epiaeceratherium magnum</i>	21, 22, 23, 24, 25	96, 06, 01
<i>Palaeotherium magnum stehlini</i>	17	42	<i>Protapirus priscus</i>	21, 22, 23, 24, 25	88

Tableau 34. Répartition biochronologique des périssodactyles paléogènes européens et références bibliographiques (voir Tableau 35). On n'a pris en compte ici que les gisements attestés pour chaque taxon. Des lacunes de documentation existent, notamment pour les niveaux MP 11, 12 et 15. La persistance de plusieurs lignées pourrait être inférée d'après leur présence dans les niveaux antérieur et postérieur; c'est le cas pour *An. desmaresti* (MP 15), *An. (Par.) remyi* (MP 17), *Eu. parvulus* (MP 12), *Cantabrotherium truyolsi* (MP 17, 18), *Pala. castrense* (MP 15), *Pala. ruetimeyeri* (MP 15), *Pala. crassum* (MP 18), *Pala. duvali* (MP 18), *Leptolophus* (MP 17).

les faunes rapportées au niveau MP 17 (17a + 17b) : dans le Quercy, par exemple 81 taxons pour MP 16 et 118 pour MP 17 (Remy *et al.*, 1987). Cette diversification concerne aussi bien les créodontes, les primates que l'ensemble des petits mammifères, notamment marsupiaux, rongeurs et chiroptères ; pour ces derniers toutefois les données concernant le MP 16 semblent biaisées à cause du faible nombre de localités et de la faible quantité de matériel disponible pour ce niveau (Maître-Rigaud, 2008 : 207). En définitive, si l'on constate, après l'explosion de formes qui caractérise les faunes du niveau MP 16 (Hartenberger, 1987), un brusque déficit de richesse systématique au MP 17, cela concerne donc essentiellement les grands ongulés et spécialement les périssodactyles.

En dépit de son impact limité à cette seule catégorie de mammifères, la crise post MP 16 implique une perturbation environnementale qui pourrait avoir été de nature climatique, éventuellement la traduction locale d'un événement plus général.

On connaît depuis longtemps à ce sujet l'existence d'un refroidissement au premier ordre du climat de l'Éocène inférieur à l'Oligocène (revue in Zachos *et al.*, 2001) avec une inversion momentanée de ce phénomène à la fin de l'Éocène moyen,

baptisée par Bohaty & Zachos (2003) Middle Eocene Climatic Optimum (MECO) et suivie d'une brusque reprise du refroidissement global. Toutefois, la plus récente courbe d'évolution du climat, reconstituée notamment d'après les variations du $\delta^{18}\text{O}$ (Vanderberghe *et al.*, 2012), sur des données compilées dans un ensemble de sites du Pacifique et de l'Atlantique par Cramer *et al.* (2009), montre l'existence d'un autre petit optimum climatique un peu plus récent à la base du chron C17 (C17r.3r), nettement moins chaud cependant que le MECO. Le calibrage chronologique de cet événement par Vanderberghe *et al.* est compatible avec la datation du gisement de Robiac (-38,7 Ma) proposée par Legendre & Lévêque (1997).

Cette hypothèse de concomitance ne tient cependant pas compte d'éventuels dérèglements environnementaux locaux, non enregistrés à l'échelle globale, qui pourraient avoir été induits par des phénomènes régionaux liés par exemple à l'orogénèse pyrénéenne et qui remettraient en cause cette datation.

À l'appui d'une corrélation entre l'âge de la faune de Robiac et le bref épisode de réchauffement apparent sur la courbe de Vanderberghe *et al.*, on peut toutefois rappeler que les faunes d'ongulés nord-américaines présentent elles aussi un maximum

références	n°	références	n°	références	n°
Antoine & al. 2011	01	de Bonis & Brunet 1995	33	Louis & Laurain 1983	65
Antunes & al. 1997	02	Dedieu 1977	34	Marandat 1991	66
Astruc & al. 2003	03	Depéret 1901	35	Ménouret & Guérin 2009	67
Badiola & al. 2005	04	Depéret 1906	36	Montenat 1963	68
Badiola & al. 2009	05	Depéret 1907	37	Owen 1841	69
Becker 2009	06	Depéret 1912	38	Owen 1848	70
Becker & al. 2009	07	Depéret 1917	39	Petit 1987	71
Becker & al. 2013	08	Franzen & Haubold 1986	40	Pomel 1847	72
BiochroM 1997	09	Franzen & Mörs 2007	41	Remy 1965	73
Brunet 1979	10	Franzen 1968	42	Remy 1967	74
Brunet & Jehenne 1989	11	Franzen 1972	43	Remy 1972	75
Casanovas & al. 1998	12	Franzen 1990	44	Remy 1988	76
Casanovas & Santafé 1980	13	Franzen 1993	45	Remy 1992	77
Casanovas & Santafé 1987	14	Franzen 1999	46	Remy 1998	78
Casanovas & Santafé 1989	15	Franzen 2006	47	Remy 2000	79
Casanovas & Santafé 1991	16	Garimond & al. 1975	48	Remy 2001	80
Casanovas 1975	17	Gaudry 1865	49	Remy 2004	81
Checa & Casanovas 1989-1990	18	Gervais 1848-1852	50	Remy 2012	82
Checa & Colombo 2004	19	Gervais 1859	51	Remy, ici	83
Checa 1992	20	Ginsburg & al. 1965	52	Richard 1946	84
Checa 1994	21	Ginsburg & al. 1968	53	Robinet inédit	85
Checa 1997	22	Godinot & al. 1987	54	Savage & al. 1965	86
Comte & al. 2012	23	Godinot 1981	55	Savage & al. 1966	87
Crochet & al. 1988	24	Hartenberger 1970	56	Scherler & al. 2013	88
Crochet & al. 1981	25	Hellmund 2000	57	Sittler 1969	89
Crochet & al. 1997	26	Hooker & Weidmann 2000	58	Stehlin 1903	90
Crusafont & Remy 1970	27	Hooker 1984	59	Stehlin 1904b	91
Cuesta 1991	28	Hooker 1986	60	Stehlin 1905	92
Cuesta 1993	29	Hooker 1991	61	Sudre & Ginsburg 1993	93
Cuesta 1994	30	Hooker 1994	62	Sudre 1972	94
Danilo & al. 2013	31	Lemoine 1891	63	Thaler 1966	95
de Bonis 1995	32	Lihoreau & al. 2009	64	Uhlig 1999	96

Tableau 35. Références bibliographiques concernant la biochronologie des périssodactyles du Paléogène européen.

Tableau 36. Listes fauniques des périssodactyles pour les gisements les plus productifs des niveaux MP 16 et 17. (Les références mentionnées ci-après se rapportent au Tableau 35). 1, Viviers, Lautrec, Molinier (42, 77, 79, 82, 83, 84) ; 2, Lavergne et le Bretou pour MP 16, La Bouffie et Les Clapies pour MP 17A, Perrière et Rosières 5 pour MP 17B (85) ; 3, (58, 79, 83, 84) ; 4, (60) ; 5, (48, 79, 82, 83) ; 6, (39, 48, 79, 82, 83) ; 7, (21) ; 8, (Hooker, 1992) ; 9, (Ginsburg, & Zbyszewski, 1965) ; 10, *Lophiodon* sp. du Bretou est rapporté à l'espèce la plus probable à ce niveau, pour éviter une augmentation artificielle du nombre des taxons. ; 11, Sergy, Lissieu (36) ; 12, Paris quartier des Batignolles (calcaire de St-Ouen). 13, La présence d'*Eurohippus* dans des gisements MP 17 est une donnée inédite et n'apparaît donc pas au tableau 34. 14, *Pala. castrense castrense* (Castrais et EGLA), *Pala. cast. robiacense* (Robiac). Les gisements endémiques espagnols sont Llamaquique, San Morales et Mazateron pour MP 16, bien que les auteurs montrent quelques difficultés à définir l'âge de ce dernier gisement (MP 16-17 in Cuesta, 1993, mais MP 15-16 in Badiola *et al.*, 2009).

taxons	Robiac (RbN + RbS)	Castrais (1)	Query (2)	EGLA (3)	Creechbarrow (4)	MP16 total	Fons 1, 2, 5, 6 (5)	Fons 4 (5)	Euzet (6)	Query (2)	Sossis (7)	Roc de Santa (7)	Hordwell (8)	MP17a total	Query (2)	Feliguera grande (9)	MP17b total	MP17 total	NW Espagne (MP 15 à 17)	
<i>Chasmothorium depereti</i>	x			x		x														
<i>Lophiodon lautricense</i> (10)	x	x	x	x		x														x
<i>Lophiodon sanmoralense</i>																				
<i>Lophiodon thomasi</i> (11)						x														
<i>Anchilophus desmaresti</i> (12)						x														
<i>Anchilophus (Paranchilophus) jeanteti</i>	x	x	x	x		x														
<i>Anchilophus (Paranchilophus) remyi</i>																				x
<i>Anchilophini</i> indet.															x	x			x	
<i>Eurohippus parvulus</i> (13)	x		x	x	x	x	x	x						x					x	
<i>Iberolophus jimenezi</i>																				x
<i>Lophiotherium cervulum</i>							x	x	x	x		x		x	x		x		x	
<i>Lophiotherium robiacense</i>	x				x	x														
<i>Lophiotherium siderolithicum</i>	x			x		x														
<i>Metanchilophus castrensis</i>	x	x	x	x		x														
<i>Metanchilophus chaubeti</i>	x					x														
<i>Metanchilophus dumasi</i>							x	x	x		x	x		x	x		x		x	
<i>Metanchilophus gaudini gaudini</i>	x	x	x	x		x														
<i>Metanchilophus gaudini fontensis</i>							x	x		x		x	x	x					x	
<i>Pachynolophus bretovensis</i>			x			x														
<i>Pachynolophus garimondi</i>							x	x						x					x	
<i>Pachynolophus gaytei</i>	x					x														
? <i>Pachynolophus</i> sp.	x					x														
<i>Cantabrotherium casanovasae</i>																				x
<i>cantabrotherium truyolsi</i>																				x
<i>Franzenium durense</i>																				x
<i>Franzenium tetradactylum</i>																				x
<i>Leptolophus nouleti</i>		x				x														
<i>Leptolophus magnus</i>	x					x														
<i>Leptolophus stehlini</i>	x		x	x		x														
<i>Leptolophus</i> sp.																				x
<i>Palaeotherium castrense castrense</i>		x		x		x														
<i>Palaeotherium castrense robiacense</i>	x					x														
<i>Palaeotherium crassum sossisensis</i>											x			x						x
<i>Palaeotherium crusafonti</i>												x		x						x
<i>Palaeotherium curtum villerealense</i>								x	x			x		x						x
<i>Palaeotherium duvali priscum</i>													x	x						x
<i>Palaeotherium franzeni</i>											x			x						x
<i>Palaeotherium giganteum</i>																				x
<i>Palaeotherium lautricense</i>	x	x		x		x														
<i>Palaeotherium llamaquiquense</i>																				x
<i>Palaeotherium magnum stehlini</i>									x		x		x	x	x		x			
<i>Palaeotherium medium euzetense</i>								x	x		x	x		x	x		x			
<i>Palaeotherium muehlbergi praecursum</i>													x	x						x
<i>Palaeotherium pomeli</i>	x	x				x														
<i>Palaeotherium ruetimeyeri</i>	x					x														
<i>Palaeotherium siderolithicum</i>	x	x	x	x		x	x	x		x				x						x
<i>Plagiolophus annectens</i>	x	x	x	x		x	x	x		x	x	x	x	x	x		x			
<i>Plagiolophus cartailhaci</i>	x	x				x														
<i>Plagiolophus curtisi</i>					x	x														
<i>Plagiolophus mamertensis</i>	x					x														
<i>Plagiolophus mazateronensis</i>																				x
Nombres totaux de taxons	21	11	9	12	3	27	7	9	6	3	6	7	5	15	5	1	6	16	11	

de diversité générique au Duchesnien, (-39,5 à -37,1 Ma), donc pratiquement à la même époque (Janis, 1997).

Si on s'en tient à cette hypothèse, on notera d'autre part que l'excursion négative du $\delta^{18}\text{O}$ à la base du chron C17 semble avoir été suivie par une brusque augmentation de 0,5 % env., débutant au C17n.3n, maximale au niveau du C17n.2n, qui pourrait correspondre à une nouvelle baisse de température moyenne de l'ordre de 2°C (Shackleton, 1974 cité par Bohati *et al.*, 2009) et à la réapparition momentanée de champs de glace dans les deux régions polaires, dont on admet qu'ils aient pu commencer à se développer dès l'Éocène moyen (Abreu & Anderson, 1998 ; Bohati *et al.*, 2009 ; Doria *et al.*, 2011). Les gisements de Fons, et notamment Fons 4, pourraient appartenir à ce nouvel épisode de refroidissement daté sur le graphique de Vanderberghe *et al.* (2012) de -38,4 à -38,0 Ma. Cette corrélation tendrait à vieillir légèrement ces gisements ; en effet, si Legendre & Lévêque (1997) ont bien rapporté Fons 4 au chron C17n, ils l'ont daté de -37,7 Ma d'après le degré d'évolution de sa faune.

Quoiqu'il en soit de ce dernier point, on peut finalement émettre l'hypothèse qu'après une courte période d'amélioration de la température moyenne, ce brusque refroidissement, par suite des modifications environnementales qu'il aura entraînées, ait été la cause initiale, ou l'une des causes, de la raréfaction généralisée des périssodactyles dans les faunes postérieures à Robiac.

L'environnement de Robiac

A partir de cénogrammes, courbes de répartition des espèces d'un gisement donné en fonction de l'estimation de leur masse corporelle moyenne, Legendre (1986, 1987, 1988) a montré que l'environnement de Robiac était très semblable à ceux de sites comme La Maboké (République Centre Africaine), High Ivindo ou Makokou (Gabon), correspondant à des milieux fermés chauds et humides, de forêt tropicale, en accord donc avec les données climatiques globales dont il vient d'être question.

Ce type de cénogramme se caractérise par une grande amplitude d'espèces, une répartition continue sans lacunes dans le domaine des dimensions, avec une abondance aussi bien de grandes formes (>8 kg) que de moyennes (500g à 8 kg) ou de petites (<500g). La liste actualisée des périssodactyles qui enrichit le cénogramme de Robiac (Figure 40) au niveau des grandes espèces renforce encore, d'après les déductions de Legendre (1987), le caractère humide de l'environnement du gisement. Les pollens et spores recueillis dans les passées ligniteuses confirment en outre cette ambiance en y ajoutant la présence d'une flore de type marécageux (Gruas-Cavagnetto, inédit, cité par Legendre [1988]).

Les ossements sont dispersés dans l'ensemble des faciès argilo-marneux, calcaires et ligniteux de Robiac et présentent une notable concentration en éléments radioactifs. On observe notamment une remarquable accumulation de fossiles disposés à plat dans la couche marno-calcaire de base de Robiac-Sud ; par ailleurs la plupart des restes mammaliens dans les deux sites de Robiac-Nord et Robiac-Sud sont fracturés, dissociés, généralement sans éléments en connexion et certaines dents montrent un émail plus ou moins dissous, particularités qui évoquent des actions de prédateurs ou de charognards, auxquelles ont pu participer les gros crocodiliens présents sur le gisement *Pristichampsus rollinai* et *Iberosuchus macrodon*

(Antunes, 1986). Mais ces concentrations de fossiles disloqués, qui ne présentent généralement pas de trace notable de roulage, laissent également supposer qu'ils ont pu avoir été transportés par un cours d'eau à une distance relativement faible. Ces observations suggèrent l'hypothèse que les deux sites correspondraient à des méandres d'un (même ?) fleuve où les débris des cadavres se seraient accumulés en milieu marécageux dans les bras morts de ce fleuve, le long de berges instables (Vianey-Liaud, comm. orale).

Le contexte tropical forestier encore relativement chaud et humide de Robiac était évidemment favorable aux contraintes adaptatives des ongulés brachyodontes. Ainsi *Lophiodon lautricense* avec sa morphologie dentaire de tapir peut avoir été un brouteur d'herbes tendres, de feuillages ou de fruits. Il en était sans doute de même pour les « Pachynolophinae » dont le régime alimentaire devait être voisin de celui de *Propalaeotherium hassiacum* ou d'*Eurohippus parvulus* de Messel (Franzen, 1985) dans un environnement probablement assez semblable quoique un peu plus chaud ; en effet la datation radiométrique de ce dernier gisement à -47 Ma (Franzen, 2005) conduit à le situer sur la courbe générale isotopique de l'oxygène à environ -0,5‰ du $\delta^{18}\text{O}$ par rapport à Robiac (Vandenberghe, 2012), ce qui pourrait correspondre à une température moyenne plus élevée de 2°C.

Quant aux Palaeotheriinae très diversifiés dès cette époque et qui développent plus ou moins rapidement une semi-hypsodontie (dissymétrique), voire une véritable hypsodontie, on peut rappeler que le genre *Palaeotherium* est a priori lui aussi inféodé à des milieux fermés (Remy, 1992 : 211) ; c'est sans doute le cas également pour les premiers *Plagiolophus* (Remy, 2004 : 216).

Mais la présence dans ce groupe de formes déjà plus nettement hypsodontes, *Palaeotherium pomeli*, *Pala. castrense robiacense* et surtout du genre *Leptolophus*, est plutôt surprenante dans ce contexte environnemental forestier.

L'hypsodontie est une des réponses adaptatives à une usure dentaire accrue, dont les causes peuvent être variées (Fortelius, 1985). Elle peut tout d'abord être corrélée avec une ouverture des milieux dans lesquels sont intégrés les animaux, source d'une aridité plus ou moins marquée à l'origine de l'apparition

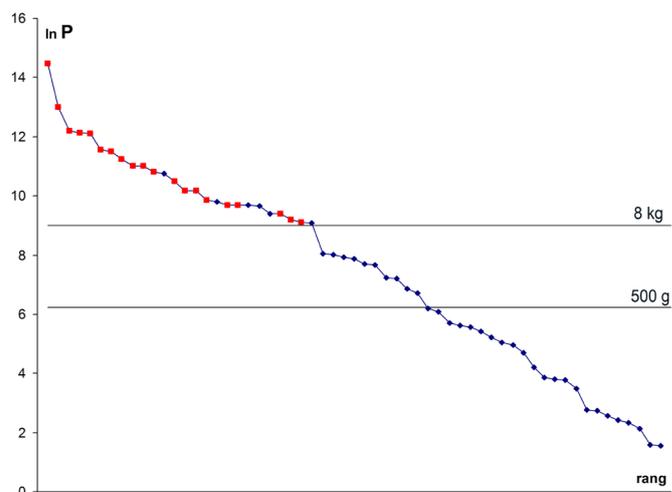


Figure 40. Cénogramme de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France) ; carnivores et chiroptères exclus, complété grâce aux données récentes relatives aux périssodactyles (indiqués en rouge).

et du développement d'une végétation relativement coriace, encore qu'il puisse y avoir un décalage chronologique important entre le développement précoce de l'hypsodontie chez des ongulés et une ouverture des milieux qui peut être beaucoup plus tardive (voir par exemple Palazzesi & Barreda, 2012). On pourrait se demander néanmoins si les Palaeotheriidae hypsodontes de Robiac n'auraient pas exploité des espaces découverts à l'écart de la forêt. Mais leur disparition des gisements ultérieurs, conditionnés par un nouvel épisode de refroidissement et un environnement probablement plus aride (voir ci-dessus), qui auraient justement dû favoriser les espèces les plus hypsodontes, ne cadre pas avec cette hypothèse.

Je suppose donc plutôt que ces animaux ont exploité des biotopes particuliers, au sein de la forêt ; des biotopes dans lesquels la végétation aurait été spécialement abrasive en raison de la présence de phytolithes siliceuses dans les feuilles ou de particules détritiques déposées au niveau du sol par les poussières ou la boue (Williamson & Lucas, 1992 ; Joomun *et al.*, 2008), soumettant la dentition à une abrasion accrue et nécessitant par voie de conséquence le développement de l'hypsodontie.

Si les Poaceae (graminées) particulièrement riches en phytolithes étaient encore rares à l'Éocène, les feuilles de nombreux autres angiospermes en contenaient déjà (Webb, 1977 ; Piperno, 1989), notamment chez des taxons qu'on rencontre dans les mangroves comme des Arecaceae. Ce sont donc probablement de telles zones humides, marécageuses, évoquées plus haut et appelées à disparaître ultérieurement, que ces animaux ont pu fréquenter.

Les *Palaeotherium* avec leurs vertèbres cervicales allongées, sont considérés par Franzen (1989) comme des brouteurs se nourrissant sur des strates élevées du couvert végétal ; ce serait donc une diète riche en phytolithes qui serait corrélée à la hauteur des couronnes dentaires chez les deux espèces en question ici. L'interprétation des données serait différente en ce qui concerne le genre *Leptolophus*. La présence de fortes rayures et de nombreuses ébréchures de l'émail sur les faces d'usure ainsi que la concavité accentuée des zones de dentine exposée privilégieraient plutôt une collecte des aliments effectuée à proximité du sol ou même à terre (Remy, 1998).

On ne manque pas de faire à ce propos un rapprochement avec les rongeurs. Avant le développement des formes hypsodontes qui interviendra plus tard (Hooker, 1992 ; Vianey-Liaud & Ringead, 1993), on connaît déjà une forme hypsodonte dans le niveau MP 16, *Bernardia marandati*, qui n'a certes pas été rencontrée à Robiac mais dans le gisement contemporain de Lavergne (Vianey-Liaud, 1991) et qui ne semble pas avoir eu de descendant ultérieur.

A titre de comparaison, on redonne ici un cénogramme de Fons 4, le plus riche gisement de la période post-MP 16, à partir de données actualisées (Figure 41). Il met en évidence des différences notables ; si la courbe est globalement parallèle à celle de Robiac, il s'agit dans l'ensemble d'une faune appauvrie, avec des espèces globalement plus petites, moins nombreuses aussi bien dans le domaine des grandes espèces (10 de >8kg au lieu de 25), que des petites (16 au lieu de 23), mais sans hiatus caractérisé pour les espèces de taille moyenne, contrairement à ce que Legendre (1987, fig. 5) avait figuré. D'après les observations de cet auteur, ce bilan faunique correspondrait à un milieu moins chaud, moins humide, et probablement moins forestier que Robiac, ce qui est, là aussi, conforme aux données climatiques présumées (cf. supra).

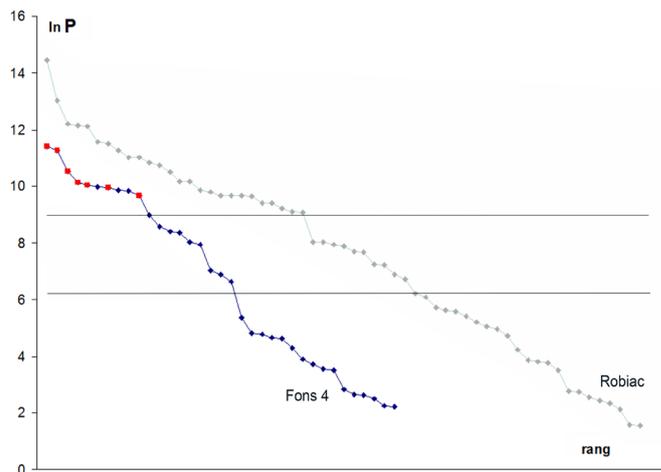


Figure 41. Cénogramme de Fons 4 comparé à celui de Robiac (MP 16, Eocène moyen terminal, France).

CONCLUSIONS

Le matériel récolté au cours des campagnes de fouilles exécutées à Robiac par l'ISE-M après 1965 et jusqu'en 1983 ont notablement accru nos connaissances sur la faune exceptionnellement riche et variée de ce gisement.

Le recensement présenté ici y a mis en évidence la présence de 21 espèces de périssodactyles, ce qui en fait le gisement le plus diversifié pour cet ordre de mammifères non seulement pour le niveau MP 16, dont c'est la localité type, mais pour tout le Paléogène.

Chez les cératomorphes, à côté de *Lophiodon lautricense* dont c'est l'apogée avant sa disparition imminente, une nouvelle espèce de *Chasmothierium*, *Ch. depereti*, est décrite.

En ce qui concerne les Equoidea rassemblés dans la famille des Palaeotheriidae on a observé, conjointement aux quatre espèces de Palaeotheriinae définies à Robiac dans de précédentes publications, la présence de six autres taxons dont deux non encore été signalés dans le gisement (*Palaeotherium siderolithicum*, *Pala. lautricense*).

Chez les «Pachynolophinae», riches de neuf taxons, une nouvelle espèce est décrite (*Pachynolophus gaytei*) en plus de deux autres précédemment définies à Robiac ; on a montré aussi la coexistence de deux *Lophiotherium*, revalidant à cette occasion *Lot robiacense*, et discuté le dimorphisme du propaléothère *Eurohippus parvulus*.

Au final, l'étude des périssodactyles conforte la notion d'un synchronisme entre les deux localités de Robiac-Nord et Robiac-Sud à l'échelle des possibilités actuelles de résolution temporelle.

A côté des données acquises, notamment lors des nouvelles fouilles, sur la sédimentologie du gisement et les conditions de l'accumulation des restes fossiles, une mise à jour du cénogramme a confirmé le caractère tropical et forestier de l'environnement de Robiac.

On émet enfin l'hypothèse que la crise faunique post-MP 16 caractérisée par une brutale raréfaction des périssodactyles dans les gisements immédiatement postérieurs à Robiac et concernant principalement cet ordre de mammifères, pourrait avoir été de nature climatique avec un brusque reprise du re-

froidissement général, en cohérence avec les plus récentes données radiométriques et magnéto- stratigraphiques.

REMERCIEMENTS

Je voudrais d'abord faire mémoire de notre cher collègue Bernard Comte récemment disparu qui m'avait confié les Palaeotheriidae qu'il avait récoltés à Robiac. Comment ne pas évoquer à nouveau également le jeune Jean Chaubet dont la collection a été léguée à l'ISE-M par ses parents après son décès brutal.

J'exprime mes plus vifs remerciements à Paul Gigase et Olivier Gayte qui nous ont procuré d'importants spécimens, ainsi qu'à Dominique Vidalenc qui m'a donné accès aux pièces de sa collection. Donald Russell m'avait fait parvenir jadis de nombreuses empreintes dont j'ai tiré des moulages qui m'ont été très précieux.

Tous mes remerciements à Jens Franzen pour m'avoir autorisé à utiliser une illustration de sa thèse, ainsi qu'à Serge Legendre pour la reprise des données des cénogrammes de Robiac et Fons 4. Monique Vianey Liaud m'a fait bénéficier de ses relevés stratigraphiques et de ses observations sur l'environnement de Robiac-Sud, je lui en suis reconnaissant ; je la remercie également ainsi que Bernard Marandat, et les rapporteurs, Kurt Heißig, à nouveau Jens Franzen et enfin Pierre-Olivier Antoine pour leur lecture critique du texte et leurs remarques constructives qui m'ont permis d'améliorer ce manuscrit. Enfin je redis mon amitié à tous les collègues de l'équipe de paléontologie de l'ISE-M qui continuent à tolérer ma présence parmi eux depuis si longtemps.

BIBLIOGRAPHIE

- Abreu, V. S., Anderson, J. B., 1998. Glacial Eustasy During the Cenozoic : Sequence Stratigraphic Implications. American Association Petroleum Geologists Bulletin, 82 (7), 1385-1400.
- Antoine, P.-O., Métais, G., Orliac, M. J., Peigné, S., Rafay, S., Solé, F., Vianey-Liaud, M., 2011. A new late Early Oligocene vertebrate fauna from Moissac, South-West France. Comptes-rendus Palevol, 10, 239-250.
- Antunes, M. T., 1986. *Iberosuchus* et *Pristichampsus*, crocodiliens de l'Éocène. Données complémentaires, discussion, distribution stratigraphique. Ciências da Terra (UNL), Lisboa, 111-122.
- Antunes, M. T., Casanovas, M. L., Cuesta, M. A., Checa, L., Santafé, J. V., Agusti, J., 1997. Eocene Mammals from Iberian Peninsula. In : Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier, Montpellier, 337-352.
- Astruc, J.-G., Hugueney, M., Escargel, G., Legendre, S., Rage, J.-C., Simon-Coinçon, R., Sudre, J., Sigé, B., 2003. Puycelci, nouveau site à vertébrés de la série molassique d'Aquitaine. Densité et continuité biochronologique dans la zone Quercy et bassins périphériques au Paléogène. Géobios, 36, 629-648.
- Badiola, A., Astibia, H., Pereda Suberbiola, X., Murelaga, X., 2002. First record of the genus *Leptolophus* Remy, 1965 (Mammalia, Perissodactyla) in the late Eocene (Priabonian) of Europe. Geodiversitas, 24, 841-848.
- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M. A., Quer, R., Hooker, J. J., Astibia, H., 2009. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. Geologica Acta, 7 (1-2), 243-258.
- Badiola, A., Pereda-Suberbiola, X., Cuesta, M. A., 2005. Una nueva especie de *Pachynolophus* (Mammalia, Perissodactyla) de Zambrana (Álava, Región Vasco-Cantábrica). Análisis filogenético de *Pachynolophus* y primera cita en el Eoceno superior de la Península Ibérica. Géobios, 38, 1-16.
- Barone, R., 1999. Anatomie comparée des Mammifères domestiques, 1 Ostéologie, Vigot.
- Becker, D., 2009. Earliest record of rhinocerotoids (Mammalia : Perissodactyla) from Switzerland : systematics and biostratigraphy. Swiss Journal of Geosciences, 102, 489-504.
- Becker, D., Antoine, P.-O., Maridet, O., 2013. A new genus of Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) from the Oligocene of Europe. Journal of Systematic Palaeontology, 11 (8), 947-972.
- Becker, D., Bürgin, T., Oberli, U., Scherler, L., 2009. *Diaceratherium lemanense* (Rhinocerotidae) from Eschenbach (eastern Switzerland) : systematics, palaeoecology, palaeobiogeography. Neue Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen, 254, 5-39.
- Biochrom'97 (collectif), 1997. Synthèses et Tableaux de corrélations. In : Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), Actes du Congrès Biochrom'97. Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier, Montpellier, 769-805.
- Blainville, H. de, 1839-1864. Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles. Baillière, Paris.
- Blondel, C., 2001. The Eocene-Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 168, 125-139.
- Bohaty, S. M., Zachos, J. C., 2003. Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. Geology, 31 (11), 1017-1020.
- Bohaty, S. M., Zachos, J. C., Florindo, F., Delaney, M. L., 2009. Coupled greenhouse warming and deep-sea acidification in the middle Eocene. Paleoclimatology, 24 (2), 1-16.
- Brunet, M., 1979. Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Eocène - Oligocène en Europe. Fondation Singer-Polignac, Paris.
- Brunet, M., Jehenne, Y., 1989. Révision des genres *Plagiolophus* POMEL, 1847 et *Paloplotherium* OWEN, 1848, (Mammalia, Palaeotheriidae) du Paléogène d'Europe ; intérêt biochronologique. Annales de Paléontologie (Vertébrés), 75, 23-52.
- Butler, P. M., 1952a. The milk-molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. Proceedings of the zoological Society, 121, 777-817.
- Butler, P. M., 1952b. Molarization of the premolars in the Perissodactyla. Proceedings of the zoological Society, 121, 819-843.
- Casanovas Cladellas, M. L., 1975. Estratigrafía y Paleontología del yacimiento Ludiense de Roc de Santa (Área del Noguera-Pallaresa). Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona.
- Casanovas Cladellas, M. L., Checa Soler, L., Santafé Llopi, J. V., 1998. Los Perisodáctilos del yacimiento ludiense de Sossís (Cuena prepirenaica, Lleida, España). In : Lopez Martinez, N., Civis Llovera, J., Casanovas Cladellas, M.L., Daams, R. (Eds), Geología y Paleontología del Eoceno de la Poble de Segur (Lleida), 235-267.
- Casanovas Cladellas, M. L., Santafé Llopi, J. V., 1980. El *Palaeotherium* de talla grande (Palaeotheriidae, Perissodactyla) del yacimiento ludiense de Sossís (Trep, Lérida), Butlletí Informatiu, Institut de Paleontologia de Sabadell, 12, 21-29.
- Casanovas Cladellas, M. L., Santafé Llopi, J. V., 1987. *Cantabrotherium truyolsi* n.gen. n.sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A, 243-252.
- Casanovas Cladellas, M. L., Santafé Llopi, J. V., 1989. Dos nuevos paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). Trabajos de Geología, 18, 37-52.
- Casanovas Cladellas, M. L., Santafé Llopi, J. V., 1991. Los Paleotéridos (Mammalia, Perissodactyla) del Yacimiento de Llamaquique (Oviedo, España). Boletín de Ciencias de la Naturaleza del Real Instituto de Estudios Asturianos, 101-188.
- Checa Soler, L., 1992. Avance descriptivo del Paleotérido (Mammalia, Perissodactyla) del yacimiento Eocénico de Sant Jaume de

- Frontanyà 3 (Fm. Bellmunt, Pirineo catalán). VIII Jornadas de Paleontología. Resúmenes de las comunicaciones, Barcelona, 39.
- Checa Soler, L., 1994. Los Perisodáctilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno Catalán. Tesis Doctoral, Universidad de Barcelona.
- Checa Soler, L., 1997. Los perisodáctilos (Mammalia, Ungulata) del eoceno catalán. *Paleontologia i Evolució*, 30-31, 149-234.
- Checa Soler, L., Casanovas, M. L., 1989-1990. El Eoceno Español : los yacimientos y sus faunas. *Paleontologia i Evolució*, 23, 17-39.
- Checa Soler, L., Colombo, F., 2004. A new early Eocene palaeothere (Mammalia, Perissodactyla) from northeastern Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24, 507-512.
- Comte, B., Sabatier, M., Marandat, B., Vianey-Liaud, M., 2012. Les Rongeurs de Chéry-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin (Est du Bassin de Paris ; Aisne, France). Leur place parmi les faunes de l'Eocène supérieur d'Europe. *Palaeovertebrata*, 37 (4-5), 167-271.
- Cramer, B. S., Toggweiler, J. R., Wright, J. D., Katz, M. E., Miller, K. G., 2009. Ocean overturning since the Late Cretaceous : Inferences from a new benthic foraminiferal isotope compilation. *Paleoceanography*, 24 (4), 1-14.
- Crochet, J.-Y., 1979. Diversité systématique des Didelphidae (Marsupialia) européens tertiaires. *Géobios*, 12, 365-378.
- Crochet, J.-Y., Godinot, M., Hartenberger, J.-L., Remy, J. A., Sigé, B., Sudre, J., 1988. Découverte dans le bassin de St-Martin-de-Londres (Hérault, Sud de la France) d'un gisement à vertébrés continentaux d'âge Eocène moyen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 107, 419-434.
- Crochet, J.-Y., Hartenberger, J.-L., Rage, J.-C., Remy, J. A., Sigé, B., Sudre, J., Vianey-Liaud, M., 1981. Les nouvelles faunes de vertébrés antérieures à la «Grande Coupure» découvertes dans les phosphorites du Quercy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (section C)*, 245-266.
- Crochet, J.-Y., Hartenberger, J.-L., Remy, J. A., Sudre, J., Welcomme, J.-L., 1997. Découverte de vertébrés continentaux de l'Eocène moyen et supérieur dans le bassin des Matelles (Hérault, Sud de la France) et redécouverte du «*Lophiodon*» des Matelles. *Géologie de la France 1997*, 35-45.
- Crusafont Pairo, M., Remy, J. A., 1970. Les Equoidea (Perissodactyla) de l'Eocène préaxial pyrénéen espagnol. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 42, 428-434.
- Cuesta Ruiz-Colmenares, M. A., 1991. Perisodáctilos del Eoceno de la Cuenca del Duero. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias biológicas, Universidad de Salamanca.
- Cuesta Ruiz-Colmenares, M. A., 1993. Los Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, España). *Estudios Geológicos*, 49, 87-109.
- Cuesta Ruiz-Colmenares, M. A., 1994. Los Plagiolophinae (REMY, 1976) nuevo rango (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, España). *Estudios Geológicos*, 50, 253-279.
- Cuesta Ruiz-Colmenares, M. A., 2003. Mamíferos del Paleógeno de la Cuenca del Duero. In : Jimenez-Fuentes, E., Civis-Llovera, J. (Eds.), *Los Vertebrados fósiles en la Historia de la Vida*. Ediciones Universidad de Salamanca, Salamanca, 197-236.
- Danilo, L., 2012. Évolution des structures neurocrâniennes des Equoidea (Perissodactyla, Mammalia) européens paléogènes. Thèse, Université Montpellier II.
- Danilo, L., Remy, J. A., Vianey-Liaud, M., Marandat, B., Sudre, J., Lihoreau, F., 2013. A new Eocene locality in southern France sheds light on the basal radiation of Palaeotheriidae (Mammalia, Perissodactyla, Equoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33, 195-215.
- De Bonis, L., 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 11. Perissodactyla : Chalicotherioidea. *Palaeontographica A*, 236, 191-204.
- De Bonis, L., Brunet, M., 1995. Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocène, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de Vertébrés. 10. Perissodactyla : Allocerapinae et Rhinocerotidae. *Palaeontographica A*, 236, 177-190.
- Dedieu, P., 1977. Sur la Systématique des Tapiroidea (Mammalia) de l'Éocène européen. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie D* 284, 2219-2222.
- Depéret, C., 1901. Révision des formes européennes de la famille des Hyracothéridés. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4ème sér. (1), 199-225.
- Depéret, C., 1902. Sur un nouveau gisement de mammifères de l'Eocène moyen à Robiac, près Saint-Mamert (Gard). *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (2), 343.
- Depéret, C., 1904. Sur les caractères et les affinités du genre *Chasmothorium* RÜTIMEYER. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (4), 569-587.
- Depéret, C., 1906. Sur une nouvelle espèce de *Lophiodon* (*L. thomasi*) du Bartonien de Sergy (Aisne). *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (6), 688-692.
- Depéret, C., 1907. Études paléontologiques sur les *Lophiodon* du Minervois. *Archives du Muséum des Sciences naturelles de Lyon*, 9, 1-46.
- Depéret, C., 1910. Études sur la famille des Lophiodontidés. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, 558-577.
- Depéret, C., 1912. Sur un nouveau genre d'Ongulés éocènes, le *Lophiaspis*, de la famille des Lophiodontidés. *Proceedings of the VIlth International Congress of Zoology*, Boston, 769-770.
- Depéret, C., 1917. Monographie de la faune de mammifères fossiles du Ludien inférieur d'Euzet-les-Bains (Gard). *Annales de l'Université de Lyon*, (n. sér., 1 Sciences, Médecine), 40, 1-228.
- Depéret, C., Carrière, G., 1901. Sur un nouveau gisement de mammifères de l'Eocène moyen à Robiac, près Saint-Mamert (Gard). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences*, 133, 616-618.
- Doria, G., Royer, D. L., Wolfé, A. P., Fox, A., Westgate, J. A., Beerling, D. J., 2011. Declining Atmospheric CO2 during the Late Middle Eocene Climate Transition. *American Journal of Science*, 311, 63-75.
- Escarguel, G., Marandat, B., Legendre, S., 1997. Sur l'âge numérique des faunes de mammifères du Paléogène d'Europe occidentale, en particulier celles de l'Eocène inférieur et moyen. In : Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès BioChroM97. Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier*, Montpellier, 443-460.
- Favre, A., 1948. La faune de Mammifères du gisement de Robiac. *Diplôme d'Etudes Supérieures, Faculté des Sciences de Lyon*. (non publié, polycopié).
- Filhol, H., 1888. Vertébrés fossiles d'Issel (Aude). *Mémoires de la Société Géologique de France*, 3ème sér., 5, 1-188.
- Fortelius, M., 1985. Ungulate cheek teeth : developmental, functional, and evolutionary interrelations. *Acta Zoologica Fennica*, 180, 1-76.
- Franzen, J. L., 1968. Revision der Gattung *Palaeotherium* CUVIER, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). *Inaugural-Dissertation, Albert-Ludwigs Universität zu Freiburg i. Br.*
- Franzen, J. L., 1972. Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relativen Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senckenbergiana Lethaea*, 53, 333-352.
- Franzen, J. L., 1985. Exceptional Preservation of Eocene Vertebrates in the Lake Deposit of Grube Messel (West Germany) *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 311, 181-186.
- Franzen, J. L., 1989. 7. Origin and systematic position of the Palaeotheriidae. In : *The Evolution of Perissodactyls*. Prothero, D.R. & Schoch, R.M. eds., New York, 102-108.
- Franzen, J. L., 1990. *Hallensia* (Mammalia, Perissodactyla) aus Messel und dem Pariser Becken sowie Nachträge aus dem Geiseltal. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique (Sciences de la Terre)*, 60, 175-201.
- Franzen, J. L., 1993. Die biostratigraphische Alter der Fossilagerstätte

- Eckfelder Maar bei Manderscheid (Eifel). Mainzer naturwissenschaftliche Archiv, 31, 201-214.
- Franzen, J. L., 1995. Die Equoidea des europäischen Mittelozäns (Geiseltales). Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften, Reihe B, 17, 31-45.
- Franzen, J. L., 1999. *Lophiotherium sondaari* n.sp. (Mammalia, Perissodactyla, Equidae) aus der oberen Unterkohle des Geiseltales bei Halle (Saale). In : Reumer, J.W.F., De Vos, J. (Eds.), Elephants have a Snorkel! Papers in honour of Paul Y. Sondaar. DEINSEA, 7, 187-194.
- Franzen, J. L., 2003. Mammalian faunal turnover in the Eocene of central Europe. In : Wing, S.L. (Ed.), Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene. Geological Society of America, Special Paper 369, 455-461.
- Franzen, J. L., 2005. The implications of the numerical dating of the Messel fossil deposit (Eocene, Germany) for mammalian biochronology. Annales de Paléontologie, 91, 329-335.
- Franzen, J. L., 2006. *Eurohippus* n. g., a new genus of horses from the Middle to Late Eocene of Europe. Senckenbergiana Lethaea, 86, 97-102.
- Franzen, J. L., Haubold, H., 1986. Revision der Equoidea aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). Palaeovertebrata, 16 (1), 1-34.
- Franzen, J. L., Mörs, T., 2007. Das nördlichste Vorkommen paläogener Säugetiere in Europa. Paläontologische Zeitschrift, 81, 447-456.
- Froehlich, D. J., 1999. Phylogenetic Systematics of Basal Perissodactyls. Journal of Vertebrate Paleontology, 19, 140-159.
- Garimond, S., Remy, J. A., Sudre, J., 1975. Nouvelles données sur le renouvellement des faunes de Mammifères à l'Eocène supérieur d'après les gisements de Fons (Gard). Colloque international du C.N.R.S. 218, (4-9 juin 1973), Paris, 611-625.
- Gaudry, A., 1865. Remarques sur les *Paloplotherium*. Nouvelles Archives du Museum 1, 15-24.
- Gervais, P., 1848-1852. Zoologie et Paléontologie françaises (animaux vertébrés) ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France. Arthus Bertrand, Paris.
- Gervais, P., 1849. Recherches sur les Mammifères fossiles des genres *Palaeotherium* et *Lophiodon*, et sur les autres animaux de la même classe que l'on a trouvés avec eux dans le midi de la France. Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences, 29, 381-384.
- Gervais, P., 1859. Zoologie et Paléontologie françaises ou nouvelles recherches sur les animaux vertébrés dont on trouve les ossements enfouis dans le sol de la France et sur leur comparaison avec les espèces propres aux autres régions du globe. Arthus Bertrand, Paris.
- Gingerich, P. D., 1981. Variation, sexual dimorphism and social structure in the early Eocene horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). Paleobiology, 7 (4), 443-455.
- Ginsburg, L., Lapiere, F., Montenat, C., 1968. Une faunule de Mammifères principalement remaniée dans le Lutétien de Damery (Marne). Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, 2ème sér., 39, 1003-1006.
- Ginsburg, L., Montenat, C., Pomerol, C., 1965. Découverte d'une faune de Mammifères terrestres dans les couches marines de l'Auverisien (Bartonien inférieur) du Guépelle (Seine-et-Oise) : Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences 260 (22 mars 1965), 3445-3446.
- Ginsburg, L., Zbyszewski, G., 1965. Découverte de vertébrés paléogènes dans la falaise de Felgueira Grande entre S. Pedro de Muel et Nazaré. Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal, 97-108.
- Godinot, M., 1981. Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence). Palaeovertebrata, 10, 43-126.
- Godinot, M., Crochet, J.-Y., Hartenberger, J.-L., Lange-Badré, B., Russell, D. E., Sigé, B., 1987. Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A, 273-288.
- Grambast, L., 1962. Aperçu sur les Charophytes tertiaires du Languedoc et leur signification stratigraphique. Comptes-rendus sommaires de la Société Géologique de France, 1962 (10), 313-314.
- Hartenberger, J.-L., 1970. Les Mammifères d'Egerkingen et l'histoire des faunes de l'Eocène d'Europe. Bulletin de la Société géologique de France, 7ème sér. XII, 886-893.
- Hartenberger, J.-L., 1987. Modalités des extinctions et apparitions chez les Mammifères du Paléogène d'Europe. Mémoires de la Société Géologique de France, N.Sér. 150, 133-143.
- Haupt, O., 1925. Die Paläohippiden der eocänen Süßwasserablagerungen von Messel bei Darmstadt. Abhandlungen der hessischen geologischen Landesanstalt, 6 (4), 1-159.
- Hellmund, M., 2000. Erstnachweis von *Plagiolophus cartieri* STEHLIN (Palaeotheriidae, Perissodactyla) in der unteren Mittelkohle (uMK, MP 12) des Geiseltales bei Halle (Sachsen-Anhalt, Deutschland). Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Paläontologie, 205-216.
- Hooker, J. J., 1984. A primitive ceratomorph (Perissodactyla, Mammalia) from the early Tertiary of Europe. Zoological Journal of the Linnean Society, 229-244.
- Hooker, J. J., 1986. Mammals from the Bartonian (middle/late Eocene) of the Hampshire Basin, southern England. Bulletin of the British Museum (Natural History) (Geology), 39, 191-478.
- Hooker, J. J., 1989. Character polarities in early Perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In : Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.). The Evolution of Perissodactyls, New York, 79-101.
- Hooker, J. J., 1991. The sequence of Mammals in the Thanetian and Ypresian of the London and Belgian Basins. Location of the Paleocene-Eocene Boundary : Newsletters on Stratigraphy, 25 (2), 75-90.
- Hooker, J. J., 1992. British Mammalian Paleocommunities across the Eocene-Oligocene Transition and their Environmental Implications. In : Prothero, D.R., Berggren, W.A. (Eds.), Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution. Princeton University Press, 494-515.
- Hooker, J. J., 1994. The beginning of the equoid radiation. Zoological Journal of the Linnean Society, 112, 29-63.
- Hooker, J.J., Dashzeveg, D., 2003. Evidence for direct mammalian faunal interchange between Europe and Asia near the Paleocene-Eocene boundary. In : Wing, S.L., Gingerich, P.D., Schmitz, B., Thomas, E. (Eds.), Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene. Geological Society of America Special Paper 369, 479-500.
- Hooker, J. J., Weidmann, M., 2000. The Eocene mammal faunas of Mormont, Switzerland. Systematic revision and resolution of dating problems. Schweizerische Paläontologische Abhandlungen, 120, 1-143.
- 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. Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology, Paris 1986, Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, 367-387.
- Janis, C. M., 1990. Correlation of cranial and dental variables with body size in ungulates and macropodoids. In : Damuth, J., Macfadden, B.J. (Eds.), Body size in mammalian paleobiology : Estimation and biological implications. Cambridge University Press, Cambridge, New York, 255-299 + appendices 16-8 to 16-10.
- Janis, C. M., 1997. Ungulate teeth, diets, and climatic changes at the Eocene/Oligocene boundary. Zoology, 100, 203-220.
- Joomun, S., Hooker, J., Collinson, M., 2008. Dental wear variation and implications for diet: An example from Eocene perissodactyls (Mammalia). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 263, 92-106.
- Laurillard, C. L., 1849. Various articles on fossil vertebrates. In : d'Orbigny, Dictionnaire universel d'histoire naturelle, Charles (Éd.), Paris, vol. 7, 438.
- Legendre, S., 1985. Liste révisée de quelques riches gisements du Paléogène moyen et supérieur du sud de la France. Géologie de la France, 3, 287-292.

- Legendre, S., 1986. Analysis of mammalian communities from the late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata*, 16 (4), 191-212.
- Legendre, S., 1987. Les communautés de mammifères d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur et Oligocène : structures et milieux. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A*, 10, 301-312.
- Legendre, S., 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. IX. Paléoécologie. *Palaeontographica A*, 205, 173-182.
- Legendre, S., Bachelet, B., 1993. The numerical ages : A new method of dating applied to Paleogene mammalian localities from southern France. *Newsletters on Stratigraphy*, 29, 137-158.
- Legendre, S., Crochet, J.-Y., Godinot, M., Hartenberger, J.-L., Marandat, B., Remy, J. A., Sigé, B., Sudre, J., Vianey-Liaud, M., 1991. Evolution de la diversité des faunes de mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP 11 à MP 30). *Bulletin de la Société géologique de France*, 162 (5), 867-874.
- Legendre, S., Hartenberger, J.-L., 1992. Evolution of Mammalian Faunas in Europe during the Eocene and Oligocene. *In* : Prothero, D.R.B., William A. (Eds.), *Eocene-Oligocene Climatic and Biotic Evolution*. Princeton University Press, 516-528.
- Legendre, S., Lévêque, F., 1997. Etalonnage de l'échelle biochronologique mammalienne du Paléogène d'Europe occidentale : vers une intégration à l'échelle globale. *In* : Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès BioChrono97*. Mémoires et Travaux de l'École Pratique des Hautes Études, Institut de Montpellier, 461-473.
- Legendre, S., Sudre, J., 1984. La communauté de mammifères de Robiac (Eocène supérieur). 10ème réunion annuelle des Sciences de la Terre, Bordeaux, 352.
- Lemoine, V., 1891. Étude d'ensemble sur les dents des mammifères fossiles des environs de Reims. *Bulletin de la Société géologique de France*, 19, 263-290.
- Lihoreau, F., Boisserie, J.-R., MacKaye, H. T., Vignaud, P., Brunet, M., 2009. The Anthracotheriidae (Cetartiodactyla, Mammalia) from Toros-Menalla (Northern Chad) and the Neogene Saharan Paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29, 134A-135A.
- Louis, P., Laurain, M., Bolin, C., Barta, L., 1983. Nouveau gisement de Vertébrés dans le Cuisien supérieur de saint-Agnan (Aisne). Ses relations stratigraphiques avec les autres gisements yprésiens du Bassin Parisien. *Bulletin d'Information des Géologues du Bassin de Paris*, 20, 3-20.
- McKenna, M. M., Bell, S. K., 1997. *Classification of Mammals Above the Specific Level*. Columbia University Press, New York.
- Maitre-Rigaud, É., 2008. Les chiroptères paléokarstiques d'Europe occidentale, de l'Eocène moyen à l'Oligocène inférieur, d'après les nouveaux matériaux du Quercy (SW France) : systématique, phylogénie, paléobiologie, Thèse de doctorat, Université Claude Bernard, Lyon 1.
- Marandat, B., 1991. Mammifères de l'Ilerdien moyen (Eocène inférieur) des Corbières et du Minervois (Bas-Languedoc, France). *Systématique, Biostratigraphie, Corrélations*. *Palaeovertebrata*, 20, 55-144.
- Ménouret, B., Guérin, C., 2009. *Diaceratherium massilae* n. sp. des argiles oligocènes de Saint-André et Saint-Henri à Marseille et de Les Milles près d'Aix-en-Provence (SE de la France), premier grand Rhinocerotidae brachypode européen. *Géobios*, 42, 293-327.
- Montenat, C., 1963. Découverte de Mammifères dans l'Eocène d'Eygalayes (Drome). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, groupe 9*, (256), 4942-4943.
- Noulet, J.-B., 1851. Note sur une nouvelle espèce de pachyderme fossile du genre *Lophiodon* (*Lophiodon lautricense*). *Mémoires de l'Académie des Sciences, Inscriptions et Belles-Lettres de Toulouse I*, 245-250.
- Owen, R., 1841. Description of the fossil remains of a mammal (*Hyracotherium leporinum*) and of a bird (*Lithornis vulturinus*) from the London Clay. *Transactions of the Geological Society of London*, 203-208.
- Owen, R., 1848. On the fossil remains of Mammalia referable to the genus *Palaeotherium*, and to two genera, *Paloplotherium* and *Dichodon*, hitherto undefined from the Eocene sand at Hordle, Hampshire. *Quarterly Journal of the Geological Society*, IV, 17-42.
- Palazzesi, L., Barreda, V., 2012. Fossil pollen records reveal a late rise of open-habitat ecosystems in Patagonia. *Nature Communications*, 3, 1294.
- Petit, L., 1987. Le gisement de Vertébrés continentaux de Fontliasmès (Eocène supérieur du Poitou). Thèse de 3ème Cycle, Université de Poitiers.
- Pictet, F.-J., 1857. Description des ossements fossiles trouvés au Mauremont. Seconde Partie. *In* : Pictet, F.-J., Gaudin, C., Harpe, de la P., 1855-1857 (Éds.), *Mémoire sur les Animaux Vertébrés trouvés dans le terrain sidérolithique du canton de Vaud et appartenant à la faune éocène*. *Matériaux pour la Paléontologie Suisse* (1), 27-120.
- Pictet, F.-J., Humbert, A., 1869. Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolithique du canton de Vaud et appartenant à la faune éocène. *Matériaux pour la Paléontologie Suisse* 5 (2), Supplément, 121-197.
- Piperno, D. R., 1989. The occurrence of phytoliths in the reproductive structures of selected tropical angiosperms and their significance in tropical paleoecology, paleoethnobotany and systematics. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 61 (1-2), 147-173.
- Pomel, A., 1847. Notes sur les mammifères et reptiles fossiles des terrains éocènes de Paris, inférieurs au dépôt gypseux. *Archives des Sciences Physiques et Naturelles de Genève*, 4, 326-330.
- Radinsky, L. B., 1967. *Hyrachyus*, *Chasmotherium*, and the Early Evolution of Helaletid Tapiroids. *American Museum Novitates*, 2313, 1-23.
- Rage, J.-C., 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de Vertébrés de l'Eocène supérieur. X. Conclusions générales. *Palaeontographica A*, 205, 183-189.
- Remy, J. A., 1965. Un nouveau genre de Paléothériidé (Perissodactyla) de l'Eocène supérieur du Midi de la France. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Sciences de la vie*, 9, 4362-4364.
- Remy, J. A., 1967. Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur). *Palaeovertebrata*, 1 (1), 1-46.
- Remy, J. A., 1972. Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata*, 5 (2), 45-78.
- Remy, J. A., 1976. Etude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Périssodactyles fossiles. Thèse 3ème cycle, Université Strasbourg I.
- Remy, J. A., 1985. Nouveaux gisements de Mammifères et Reptiles dans les Grès de Célas (Eocène sup. du Gard). Etude des Palaeothériidés (Perissodactyla, Mammalia). *Palaeontographica A*, 189, 171-225.
- 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 A*, 205, 155-172.
- Remy, J. A., 1992. Observations sur l'anatomie crânienne du genre *Palaeotherium* (Perissodactyla, Mammalia) ; mise en évidence d'un nouveau sous-genre, *Franzenitherium*. *Palaeovertebrata*, 21 (3-4), 103-224.
- Remy, J. A., 1998. Le genre *Leptolophus* (Perissodactyla, Mammalia) : morphologie et histologie dentaires, anatomie crânienne, implications fonctionnelles. *Palaeovertebrata*, 27 (1-2), 45-108.
- Remy, J. A., 1999. Deux nouveaux gisements de Vertébrés fossiles dans la formation de Célas (Eocène supérieur du Gard). *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Nîmes et du Gard*, 62, 16-22.

- Remy, J. A., 2000. *Plagiolophus huerzeleri*, une nouvelle espèce de Palaeotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) de l'Oligocène inférieur (Rupélien, MP 23), à Murs (Vaucluse, France). *Géobios*, 33, 489-503.
- Remy, J. A., 2001. Sur le crâne de *Propalaeotherium isselanum* (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) de Pépieux (Minervois, Sud de la France). *Geodiversitas*, 23, 105-127.
- Remy, J. A., 2004. Le genre *Plagiolophus* (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) : Révision systématique, morphologie et histologie dentaires, anatomie crânienne, essai d'interprétation fonctionnelle. *Palaeovertebrata*, 33 (1-4), 17-281.
- Remy, J. A., 2012. Révision systématique des Anchilophini (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia). *Palaeovertebrata*, 37 (1-3), 1-165.
- Remy, J. A., Crochet, J.-Y., Sigé, B., Sudre, J., Bonis, L. de, Vianey-Liaud, M., Godinot, M., Hartenberger, J.-L., Lange-Badré, B., Comte, B., 1987. Biochronologie des phosphorites du Quercy : Mise à jour des listes fauniques et nouveaux gisements de mammifères fossiles. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A*, 10, 169-188.
- Richard, M., 1946. Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société Géologique de France n. sér.*, 34, 1-380.
- Riveline, J., Cavelier, C., 1987. Les charophytes du passage Eocène moyen - Eocène supérieur en Europe occidentale. Implications stratigraphiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, 8, 307-315.
- Roman, F., 1903. Contribution à l'étude des bassins lacustres de l'Eocène et de l'Oligocène du Languedoc. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, 546-616.
- Roman, F., 1905. La géologie des environs de Nîmes. *Bulletin de la Société d'Etude des Sciences Naturelles de Nîmes*, 33, 1-64.
- Rütimeyer, L., 1862. Eocaene Säugethiere aus dem Gebiet des Schweizerischen Jura. *Neue Denkschrift der Schweizerischer Gesellschaft für die Naturwissenschaften*, 19, 1-98.
- Savage, D. E., Russell, D. E., Louis, P., 1965. European Eocene Equidae (Perissodactyla). University of California Publications in Geological Sciences, 56, 1-94.
- Savage, D. E., Russell, D. E., Louis, P., 1966. Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) from the Lower Eocene Paris Basin, France. University of California Publications in Geological Sciences, 66, 1-38.
- Savage, D. E., Russell, D. E., 1983. Mammalian paleofaunas of the world. Addison-Wesley Reading (Mass, USA), xvii + 432 p.
- Schmidt-Kittler N. (coord.), 1987. European Reference Levels and Correlation Tables. In : Schmidt-Kittler N. (Ed.), International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleocology of the European Paleogene. *Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A*, (10), 13-31.
- Scherler, L., Mennecart, B., Hiard, F., Becker, D., 2013. Evolutionary history of hoofed mammals during the Oligocene-Miocene transition in Western Europe. *Swiss Journal of Geosciences*, 106, 349-369.
- Sigé, B., 1975. Insectivores primitifs de l'Eocène supérieur et Oligocène inférieur d'Europe occidentale : Apatemyidés et Leptictidés. Colloque international du C.N.R.S. 218, (4-9 juin 1973), Paris, 653-673.
- Sittler, C., 1969. L'Eocène dans la fosse Rhénan, Colloque sur l'éocène. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, 3 (69), 371-383.
- Stehlin, H. G., 1903. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. *Critischer Catalog der Materialien*. 1er Teil. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, 30, VI + 153 p.
- Stehlin, H. G., 1904a. Sur les mammifères des Sables bartoniens du Castrais. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4, 445-475.
- Stehlin, H. G., 1904b. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. *Critischer Catalog der Materialien*. 2er Teil. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, 31, 154-445.
- Stehlin, H. G., 1905. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. *Critischer Catalog der Materialien*. 3er Teil. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft*, 32, 447-595.
- Stehlin, H. G., 1909. Remarques sur les faunes de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du Bassin de Paris. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4 (9), 488-520.
- Steininger, F. F., 1999. Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene "European land mammal mega-zones" (ELMMZ) and the Miocene "Mammal-zones" (MN-zones)". In : Rossner, G. E., Heissig, K. (Eds), *The Miocene land mammals of Europe*, 9-24.
- Sudre, J., 1969. Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères. *Palaeovertebrata*, 2 (3), 95-156.
- Sudre, J., 1971. Etude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* NOULET. *Palaeovertebrata*, 4 (3), 67-95.
- Sudre, J., 1972. Révision des Artiodactyles de l'Eocène moyen de Lissieu (Rhône). *Palaeovertebrata*, 5 (4), 111-156.
- Sudre, J., Ginsburg, L., 1993. La faune de mammifères de La Défense (Calcaire grossier ; Lutétien supérieur) à Puteaux près Paris ; artiodactyles et *Lophiodon parisiense* Gervais, 1848-1852. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris*, 4è sér., 15, 155-181.
- Sudre, J., Legendre, S., 1992. Ungulates from Paleogene of Western Europe : relationships between their evolution and environmental changes during that period. In : Janeau, G., Spitz, F., Gonzalez, G., Aulagnier, S. (Eds.), *Proceedings of the International Symposium "Ongulés/Ungulates 91"*. Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères - Institut de Recherches Géologiques et Minières, Toulouse, 15-25.
- Thaler, L., 1966. Les rongeurs du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mémoires du Museum National d'Histoire Naturelle sér. 6, Sciences de la Terre*, 226 p.
- Turnbull, W. D., 1970. Mammalian Masticatory Apparatus, *Fieldiana Geology*, 18 (2), 149-356.
- Uhlig, U. 1999. Die Rhinoceroidea (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge*, 170, 1-254.
- Vandenbergh, N., Hilgen, F. J., Speijer, R. P., 2012. The Paleogene Period. In : Gradstein F. M., Ogg J. G., Schmitz M., Ogg G. (Eds), *The Geologic Time Scale*, 855-921.
- Vianey-Liaud, M., 1991. Les rongeurs de l'Eocène terminal et de l'Oligocène d'Europe comme indicateurs de leur environnement. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 85, 15-28.
- Vianey-Liaud, M., Ringeade, M., 1993. La radiation des Theridomyidae (Rodentia) hypsodontes à l'Eocène supérieur. *Géobios*, 26 (4), 455-495.
- Viret, J., 1958. Perissodactyla. In : Piveteau, J. (Ed.), *Traité de Paléontologie*. Masson, Paris, 6 (2), 368-475.
- Webb, S. D., Hulbert, R. C., 1986. Systematics and evolution of *Pseudhipparion* (Mammalia, Equidae) from the late Neogene of the Gulf Coastal Plain and the Great Plains. *Rocky Mountain Geology*, 24 (special paper 3), 237-272.
- Wilcox, C. D., Dove, S. B., McDavid, W. D., Greer, D. B., 2002. UTHSCSA Image tool. IT, Version, 3.
- Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., Billups, K., 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292, 686-693.