

ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ CHEZ *LOPHIODON LAUTRICENSE* NOULET

par

J. SUDRE

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français)	68
Introduction	69
1) Historique de l'espèce <i>Lophiodon lautricense</i> ; synonymie	70
2) Mode d'apparition des dents dans la série dentaire	72
3) Variabilité de la denture	74
Concernant la taille des dents	74
Concernant les caractères morphologiques	77
4) Variabilité morphologique des prémolaires supérieures	80
Tendances mises en évidence	86
5) Le processus de molarisation	87
Conclusions et hypothèses concernant l'origine de <i>Lophiodon lautricense</i>	90
Remerciements	93
Bibliographie	93
Planches	hors-texte

Palaeovertebrata, Montpellier, 4: 67-95, 11 fig., 4 pl.
(Accepté le 30 septembre 1970; publié le 28 février 1971)

RÉSUMÉ

La variabilité biométrique et morphologique de la denture jugale de l'espèce fin de phylum *Lophiodon lauricense* Noulet étudiée dans cette note, repose sur l'observation d'environ 800 dents. Celles-ci se révèlent assez peu variables en dimensions absolues. L'importante variabilité morphologique des prémolaires supérieures a permis d'aborder le problème du processus de molarisation. Une hypothèse concernant l'ordre d'éruption des dents jugales peut être formulée grâce à l'examen d'un grand nombre de dentitions lactéales. En conclusion nous émettons des réserves sur la valeur des caractères dentaires classiquement utilisés en systématique pour le groupe considéré.

The biometric and morphologic variability of the cheek teeth in the end-of-the-phylum species *Lophiodon lauricense* Noulet studied in this note, reposes on the observation of about 800 teeth. These were revealed to be little variable in absolute dimensions. The considerable morphologic variability in the upper premolars permitted the problem of the molarization process to be taken up. An hypothesis concerning the order of eruption of the cheek teeth is formulated based on an examination of a large number of milk dentitions. In conclusion, it is suggested that reservations be held on the value of dental characters classically used in systematics for the group under consideration.

Die biometrische und morphologische Variabilität von etwa 800 Backenzähne der letzte Art des Entwicklungstammes von *Lophiodon, L. lauricense* Noulet, ist hier beschrieben. Diese Zähne zeigen sich ziemlich wenig veränderlich in ihren absoluten Mässen. Die grosse morphologische Variabilität der oberen Premolaren hat erlaubt den Problem der Molarisationsentwicklung zu erörtern. Die Untersuchung einer hohe Zahl von Milch-bezahnungen erlaubt uns eine Hypothese die die Reihenfolge der Durchbrechung der Backenzähne betrifft zu formulieren. Als Schlussfolgerung zweifeln wir an der Wert der odontologischen Charakteren die für die Systematik dieser Gattung gewöhnlich verwendet sind.

INTRODUCTION

On sait que les Lophiodontidés sont les fossiles les plus caractéristiques de l'Eocène moyen d'Europe et qu'ils jouent en fait un rôle dominant dans la faune de ce continent dès avant la fin de l'Eocène inférieur et après le début de l'Eocène supérieur. Malgré son importance, reconnue depuis Cuvier, créateur du genre *Lophiodon*, la systématique de ce groupe demeure très incertaine. Que valent en effet les caractères de morphologie dentaire utilisés pour définir les espèces et retracer les lignées évolutives alors qu'on n'a jamais étudié leur variabilité ? Cette question n'intéresse pas que le paléontologiste. Elle intéresse aussi le stratigraphe puisque traditionnellement c'est sur les Lophiodontidés que l'on fonde la zonation de la plus grande partie de l'Eocène continental.

C'est principalement pour répondre à cette question que nous avons entrepris l'étude statistique de la denture jugale du *Lophiodon lautricense* de Robiac, seul gisement où l'on a récolté suffisamment de matériel pour connaître la véritable étendue de variation d'une espèce de Lophiodontidé.

Le résultat le plus intéressant de ce travail concerne le processus de molarisation des prémolaires. En l'abordant sous l'angle statistique nous pouvons compléter les observations de Butler sur ce phénomène. Par ailleurs, indépendamment des interprétations qu'on peut en donner, la molarisation apparaît beaucoup plus variable qu'on le supposait.

Chemin faisant, d'autres questions ont retenu notre attention. Le grand nombre des mâchoires de jeunes individus nous permet d'émettre une hypothèse concernant le processus de dentition (ordre d'éruption des dents jugales).

Comme les études de populations sur des mammifères fossiles de grande taille sont généralement impossibles par manque de matériel, il était intéressant à priori de découvrir les coefficients de variation chez *L. lautricense*. Cette espèce représentant en outre une fin de phylum, on pouvait également se demander si, conformément à certaines théories, une variabilité exagérée ne s'observait pas à l'approche de l'extinction. En fait, si *L. lautricense* manifeste pour beaucoup de caractères une variabilité considérable aux yeux du morphologiste, celle-ci n'a rien d'exceptionnel par comparaison avec les mammifères actuels petits ou grands. La taille absolue se révèle même assez peu variable.

Nous n'avons pas été conduits par cette étude à approfondir le problème phylogénique, que nous n'aborderons que brièvement en conclusion, mais seulement à émettre des réserves sur la valeur des caractères dentaires utilisés classiquement en systématique et sur les applications stratigraphiques qu'on a voulu en tirer.

1. — HISTORIQUE DE L'ESPÈCE *LOPHIODON LAUTRICENSE*A. *Synonymie.*

- 1851 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Noulet, non figuré.
- 1867-69 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Gervais, t. 1, p. 165-169, pl. XXVIII, fig. 3-7.
- 1888 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Filhol, p. 122-134, pl. XIII, fig. 1 à 7; pl. XVIII, fig. 6, pl. XIX, fig. 9-10.
- 1901 — *Lophiodon rhinoceros* RÜTIMEYER : Depéret et Carrière, non figuré.
— *Lophiodon isselense* FISCHER : Depéret et Carrière, non figuré.
- 1902 — *Lophiodon rhinoceros* RÜTIMEYER : Depéret, non figuré.
- 1903 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Stehlin, fig. IV, p. 100, fig. V, p. 104.
- 1905 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Roman, p. 25, fig. 8.
- 1905 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Stehlin, p. 565-572, fig. IV-V.
- 1910 — *Lophiodon lautricense* NOULET race *franconicum* WAGNER : Depéret, p. 575, pl. VII, Fig. 5.
- 1958 — *Lophiodon lautricense* NOULET : Viret in Piveteau, t. VI, vol. II, p. 465, fig. 105.

B. *Commentaires.*

L'espèce fut créée par Noulet en 1851 d'après une mandibule en mauvais état, trouvée sur la commune de Lautrec dans le Tarn. L'auteur qui signalait alors les caractères très variables de configuration des crêtes sur les molaires inférieures, ne donnait aucune description et les seuls caractères diagnostiques utilisables étaient la longueur de la première prémolaire (0,034 m) et de la dernière molaire (0,08 m); cette grande espèce était alors rapprochée avec réserve par cet auteur de la faune de *Lophiodon* d'Issel.

Filhol (1888) décrivait longuement cette pièce, et la figurait (pl. 13, fig. 1, 2, 4) mais ne citait aucune dent supérieure du gisement type. La prémolaire supérieure trouvée au Roc de Lunel, qui d'après cet auteur, appartenait à *Lophiodon lautricense* devait quelques années plus tard être attribuée au *Lophiodon rhinoceros*; le calcaire du Roc de Lunel étant par ailleurs plus ancien que les molasses du Castrais.

En 1901, Depéret et Carrière signalaient la découverte du gisement de Robiac et citaient alors dans la liste faunique deux espèces de *Lophiodon* : *L. rhinoceros* et *L. isselense*; cette faune appartenant d'après eux, au Lutétien supérieur. Le *Lophiodon isselense*, déterminé d'après la dentition de lait de la grande espèce, ne figurait plus sur la liste faunique publiée par Depéret en 1902.

Stehlin dans son travail sur les *Lophiodon* éocènes (1903) établissait une phylogénie des nombreuses espèces décrites auparavant et, grâce à elle, une zonation stratigraphique de l'Éocène européen précisée plus tard par Richard (1946). L'association faunique du Castrais pour laquelle on connaissait alors plusieurs gisements à *Lophiodon lautricense*, comparable à celle de Robiac, appartenait au Bartonien supérieur (Bartonien *s.s.*) ainsi qu'une partie de la faune du Mormont. L'espèce de Robiac connue dès lors par un matériel très important devenait le *Lophiodon lautricense*.

Le *Lophiodon lautricense* est alors clairement défini comme le plus récent *Lophiodon* connu, animal de grande taille dont les prémolaires sont molarisées.

C. Distinction entre *L. rhinoceros* et *L. lautricense*.

Pour Stehlin (1903, l.c.) qui place *L. rhinoceros* dans l'ascendance directe de *L. lautricense*, la distinction entre les deux espèces n'est possible qu'en présence des prémolaires supérieures. Chez *L. rhinoceros*, celles-ci ont seulement un métaconule, mais pas d'hypocône. Les P3 et P4 de *L. lautricense* présentent une division du tubercule interne en protocône et hypocône, et le métaconule se développe en métalophe. Remarquons ici que l'auteur ne parle pas des P2, dents sur lesquelles s'opère le processus de division (Pl. 1) mais qui sont nombreuses à posséder deux tubercules internes. L'hypocône et toujours moins développé que le protocône sur les prémolaires.

K. H. Fischer (1964) souligne cependant qu'entre les molaires de *L. lautricense* et celles de *L. rhinoceros* il n'existe pas grande différence. Les prémolaires supérieures de *L. lautricense* possèdent deux tubercules internes bien isolés et séparés. Le métaconule de P3 et P4 n'est pas encore un métalophe, mais seulement un plissement.

Nous allons voir que ces opinions appellent de nombreuses remarques.

La phylogénie des Lophiodontidés, d'abord relativement simple pour Stehlin et fondée essentiellement sur la taille, est en fait d'après Fischer (1964, p. 67) beaucoup plus complexe. Une preuve irréfutable est la présence à Bouxwiller (Éocène moyen) de cinq espèces de *Lophiodon* (Jaeger, diplôme; Jaeger, sous presse).

2. — MODE D'APPARITION DES DENTS DANS LA SÉRIE DENTAIRE

K. H. Fischer (1964, p. 19) a abordé ce problème à partir d'échantillons de *L. tapirotherium* du gisement du Geiseltal (Eocène moyen). Aucun spécimen ne permettait de définir clairement l'ordre d'apparition des prémolaires. Si l'on n'a aucune difficulté pour connaître celui des molaires, on ne possède malheureusement pas d'échantillons présentant une association dents de lait-prémolaires. Pour Butler (1952*a* et *b*) qui a étudié cette question d'un point de vue général dans le groupe des Périssodactyles, la dernière prémolaire à apparaître serait la P4.

Nous pouvons grâce à nos nombreux échantillons apporter quelques précisions sur ce sujet.

Un fragment de mâchoire inférieure (RBN 2615) en mauvais état, nous montre D2, D3, D4, M1 avec, dans la mâchoire, la P4 calcifiée sous D4. D2 et D3 sont très usées, alors que D4 l'est beaucoup moins et M1 très légèrement. On peut déduire, d'après les différents stades d'usure, l'ordre d'apparition de ces dents; soit d'abord le couple D3-D2, ces deux dents se mettant en place presque simultanément (D3 pourrait même apparaître légèrement avant D2), puis plus tard D4 et ensuite M1.

Peut-on déduire d'après l'ordre d'apparition des dents de lait, l'ordre de leur disparition et par là même l'ordre dans lequel s'effectue leur remplacement par les prémolaires définitives? Si cela se passait ainsi, la P4 serait, comme l'a décrit Butler la dernière prémolaire à apparaître. Il semblerait que ce ne soit pas effectivement le cas d'après les observations faites sur plusieurs mandibules de nos collections.

Bien que de mauvaise qualité, une radiographie effectuée sur la mâchoire RBN 2541 portant D2, D3 D4 paraît démontrer que la calcification de P4 est plus avancée que celle de P2. Une deuxième mandibule (RBN 7) polie latéralement, sur laquelle M1 n'est pas encore sortie de son alvéole, prouverait le même phénomène; le contour de P4 est déjà nettement défini dans la mâchoire alors que ceux de P2 et P3 sont encore très estompés.

La même expérience tentée sur un autre échantillon portant D3, D4 (RBN 2588) n'a pas été aussi convaincante; les centres de calcification sont encore trop diffus pour apporter une preuve quelconque du processus. La mandibule RBN 2615, très grêle, porte D2 et D3 très usées, D4 beaucoup moins entamée par l'abrasion. Sous la D4 se trouve la P4 parfaitement calcifiée; la partie située sous D2 et D3 absente, ne permet pas de savoir à quels stades se trouvait la calcification des prémolaires antérieures.

Le fragment mandibulaire RBN 2653 possède les P2 et P3 dans leurs alvéoles, mais situées à un même niveau dans la mâchoire. Par contre la

symphyse mandibulaire RBN 5653, déjà très robuste, porte également P2 et P3 dans leurs alvéoles, mais le lobe antérieur de P3 est plus élevé que le protoconide de P2. Il est vraisemblable que la mandibule correspondante portait déjà la P4 et non la D4, et de plus que cette dent devait être fonctionnelle.

Avec la série lactéale entre en fonction M1; à un stade ultérieur indiqué par l'usure avancée des dents de lait, apparaît au niveau de son alvéole le germe de M2.

Nous n'avons jamais rencontrés de D4 très usées, comme certaines D2 et D3 toujours en place sur des mandibules grêles (Ex. : RBN 2615). La période fonctionnelle de cette dent serait donc beaucoup plus courte que celle des dents de lait qui la précèdent. Nos échantillons nous ont aussi démontré que D4, toujours rencontrée sur des mandibules grêles, n'est jamais en présence des M1 sur une mâchoire robuste; bien que sur ce type de mandibule P2 et P3 puissent ne pas être encore fonctionnelles. Tous ces arguments paraissent plaider en faveur de la mise en place précoce de la prémolaire postérieure; le processus de remplacement s'étendrait ensuite vers l'avant.

L'ordre de calcification des dents dans la mâchoire du jeune animal est en liaison étroite avec l'état du maxillaire quand débute cette calcification (Friant 1934). Quand D2 et D3 sont fonctionnelles elles correspondent à la région moyenne de la mâchoire du jeune animal. Quand l'animal grandit celle-ci se déplace vers l'arrière, suivant en cela la croissance de la mâchoire qui s'étend vers l'arrière, par adjonction des sacs dentaires définitifs (cf. Friant, l.c.). Chez l'adulte cette région moyenne est P4-M1.

Ainsi la surface d'abrasion maximale passe successivement du couple D2-D3 au couple P4-M1, D4 ayant été remplacée avant que P2-P3 apparaissent.

REMARQUES CONCERNANT L'OSSIFICATION DE LA MANDIBULE.

A l'accroissement de la surface maximum d'abrasion, liée à l'augmentation de taille de l'animal, doit correspondre l'ossification de l'articulation mandibulaire, et la croissance des muscles masticateurs.

L'ossification de la symphyse mandibulaire paraît également subir des modifications. Sur la mandibule d'un très jeune animal portant uniquement les dents de lait, l'extrémité postérieure de la symphyse est située à l'aplomb du protoconide de D2. Sur l'échantillon RBN 5653 dont il a été question, beaucoup plus robuste, mais appartenant lui aussi à un jeune animal puisque les prémolaires définitives sont encore dans leurs alvéoles, l'extrémité postérieure de la symphyse atteint la partie médiane de P3. La longueur des dents de lait égalant approximativement celle des prémolaires, et leurs limites postérieures étant définies très tôt par M1, la limite antérieure de D2 doit correspondre à celle de P2. En conséquence, l'ossification de la symphyse s'accroît fortement vers l'arrière au cours de la croissance de l'animal.

CONSIDÉRATION SUR L'ÂGE DES INDIVIDUS DE ROBIAC.

Le dénombrement des dents lactéales (cf. tableaux 1 et 2) permet de recenser un grand nombre de très jeunes individus.

Sur les dentures complètes, nous avons pensé que l'allongement des M2 et M3 n'était que secondairement lié au problème de nourriture, ces deux dents n'étant que très peu affectées par l'usure (surtout la M3), et ceci même dans le cas où P4 M1 sont très usées.

Un examen plus approfondi nous permet de conclure que la population de Robiac devait surtout être constituée d'animaux jeunes. En effet, la couronne de M3 ne correspond sur aucun de nos échantillons au plan dans lequel se situent les couronnes des autres dents de la série. Le protolophe d'une M3 est cependant fonctionnel avant la métalophe, ce qui se concrétise par une inclinaison vers l'arrière de la couronne de cette dent. Sa croissance n'aurait pas atteint le stade optimum, celui-ci n'étant réalisé, comme chez de nombreuses autres espèces, que chez l'adulte (fig. 1).

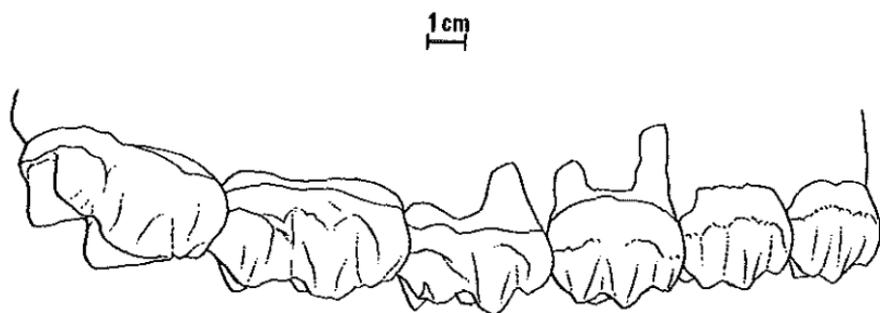


FIG. 1. — Profil labial d'un maxillaire droit de *Lophiodon lautricense*, portant P2-M3 (RBN 3344, Robiac-Nord).

3. — VARIABILITÉ DE LA DENTURE

A. Dimensions des dents.

MENSURATIONS : Celles-ci ont été prises sur les dents isolées, on trouvera ci-après la signification des abréviations employées. Les schémas de la figure 2 indiquent comment les mesures ont été prises.

— L : Plus grande longueur pour les dents inférieures; longueur de l'ectolophe sur les dents supérieures.

TABLEAU 1

Mensurations des dents supérieures de *Lophiodon lautricense*.
N : nombre d'échantillons; S : écart-type; V : coefficient de variation.

Dents supérieures

N			Valeurs limites	Moyenne	S	V
D2	L	31	310 - 390	358 ± 3,89	21,8 ± 2,77	6,09 ± 0,77
	I	30	230 - 335	278 ± 3,9	21,9 ± 2,82	7,87 ± 1,01
D3	L	36	310 - 400	357 ± 3,16	19 ± 2,2	5,32 ± 0,62
	I	34	385 - 370	318 ± 3,6	21,5 ± 2,6	6,76 ± 0,81
D4	L	33	370 - 450	414 ± 3,5	20,5 ± 2,5	4,95 ± 0,60
	I	32	325 - 405	366 ± 3,66	20,72 ± 2,59	5,66 ± 0,70
P2	L	48	288 - 340	314 ± 2,27	15,8 ± 1,61	5,03 ± 0,51
	I	48	313 - 412	363 ± 2,81	19,5 ± 19,3	5,2 ± 0,53
P3	L	51	290 - 380	347 ± 2,63	18,8 ± 1,86	5,4 ± 0,53
	I	51	370 - 500	411 ± 4,06	29 ± 2,87	7,5 ± 0,74
P4	L	44	330 - 450	378 ± 3,08	20,5 ± 2,1	5,42 ± 0,57
	I		430 - 530	471 ± 3,47	23,10 ± 2,46	4,90 ± 0,52
M1	L	62	430 - 540	483 ± 2,70	21,3 ± 1,91	4,5 ± 0,40
	I		380 - 500	451 ± 3,02	25,22 ± 2,26	5,5 ± 0,49
M2	L	58	490 - 670	581 ± 5,38	41 ± 3,8	7,05 ± 0,65
			435 - 650	534 ± 2,61	19,9 ± 1,84	3,72 ± 0,34
M3	L	53	520 - 640	565 ± 2,96	21,55 ± 2,09	3,82 ± 0,37
			500 - 632	586 ± 4,58	33,35 ± 3,23	5,6 ± 0,54

TABLEAU 2

Mensurations des dents inférieures de *Lophiodon lautricense*.
N : nombre d'échantillons; S : écart-type; V : coefficient de variation.

Dents inférieures

N			Valeurs limites	Moyenne	S	V
D2	L	15	280 - 360	317 ± 3,93	22 ± 2,79	6,94 ± 0,88
	I	12	140 - 175	150 ± 2,28	12,5 ± 3,09	8,33 ± 1,07
D3	L	28	280 - 360	323 ± 3,50	21 ± 2,47	6,50 ± 0,76
	I	26	150 - 290	191 ± 3,87	22,61 ± 2,74	11,8 ± 1,43
D4	L	34	350 - 440	385 ± 4,50	25,9 ± 3,18	6,72 ± 0,82
	I	34	195 - 250	229 ± 2,65	15 ± 1,87	6,55 ± 0,81
P2	L	53	250 - 340	292 ± 2,26	15,7 ± 1,60	6,98 ± 0,71
	I		165 - 240	188 ± 2,71	18,8 ± 1,91	10 ± 1,02
P3	L	71	300 - 370	333 ± 2,27	16,22 ± 1,60	4,87 ± 0,48
	I		210 - 345	254 ± 3,34	23,9 ± 2,36	9,40 ± 0,93
P4	L	59	340 - 410	370 ± 2,90	19,26 ± 2,05	5,2 ± 0,55
	I		240 - 230	283 ± 3,19	21,2 ± 2,26	7,49 ± 0,79
M1	L	82	380 - 480	435 ± 3,23	25,51 ± 2,28	5,86 ± 0,52
	I		230 - 320	282 ± 2,39	18,9 ± 1,69	6,70 ± 0,60
M2	L	55	460 - 600	533 ± 3,01	23 ± 2,19	4,31 ± 0,89
	I		305 - 400	338 ± 2,70	20,6 ± 1,91	6,09 ± 0,56
M3	L	50	660 - 830	717 ± 5,90	43 ± 4,17	6 ± 0,58
	I		260 - 435	367 ± 3,57	26,88 ± 2,60	7,32 ± 0,71

— *l*: Plus grande dimension transversale; mesurée sur le lophe postérieur pour les prémolaires et molaires inférieures; mesurée suivant le plan du protolophe sur les molaires supérieures.

— D.P.M.: Distance paracône métacône sur les prémolaires supérieures (cf. tableau 4).

— D.Pr.H.: Distance protocône hypocône sur les prémolaires supérieures (cf. tableau 5).

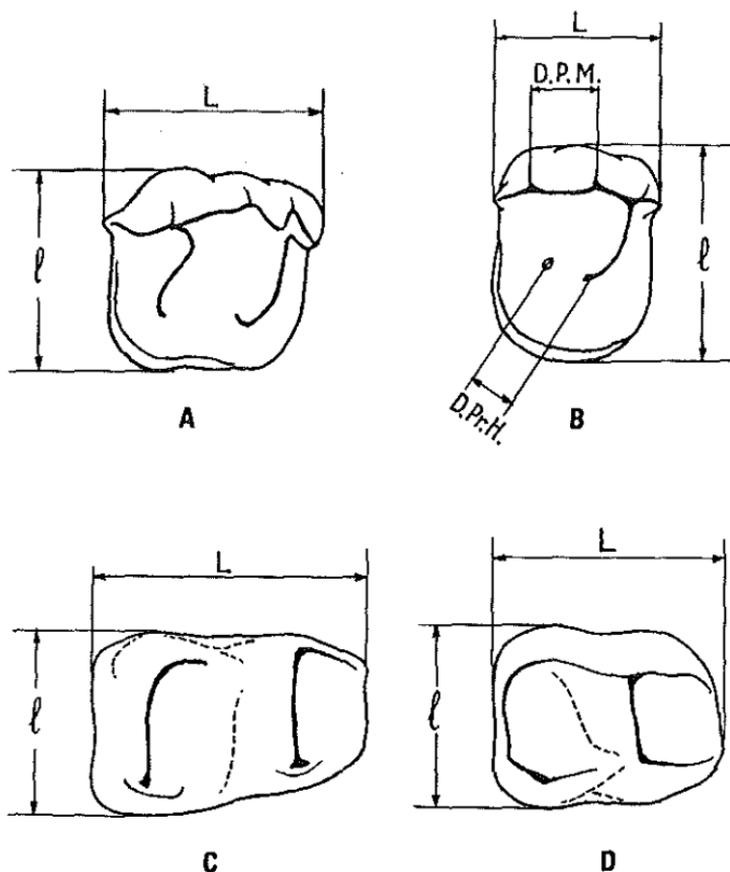


FIG. 2. — Schémas montrant comment les dimensions utilisées ont été prises.

A: sur les molaires supérieures; B: sur les prémolaires supérieures; C: sur les molaires inférieures; D: sur les prémolaires inférieures.

Dans les tableaux 1 et 2, les dimensions sont données en dixième de millimètre. Pour la moyenne (*M*), l'écart-type (*s*), et le coefficient de variation (*V*), on a aussi calculé l'erreur standard qui fixe les limites de l'amplitude de variation de chacun des paramètres.

On pouvait envisager pour cette espèce de fin de lignée des « déséquilibres génétiques » importants, entraînant par exemple de fortes variations dans

les mesures; ce que pouvaient laisser présager les variations morphologiques observées en particulier sur les prémolaires supérieures.

Or les valeurs obtenues permettent de dire que 95,45 % des mesures (pratiquement toute l'étendue de variation à l'intérieur de la population) sont incluses dans les limites fournies dans ces tableaux.

Les coefficients de variation obtenus n'ont rien d'exceptionnel (1) et sont « typiques pour des dimensions linéaires liées aux parties dures fonctionnelles des mammifères » (coefficients de variation compris entre 3 et 10, cf. Simpson 1944, trad. p. 70). Les valeurs sont surtout homogènes pour les dents supérieures. La valeur relativement élevée de V pour la largeur des P2 inférieures traduit certainement le rôle effacé de cette dent dans la mastication.

Ces résultats peuvent finalement être considérés comme significatifs d'une population homogène stable.

B. Caractères morphologiques.

La variabilité des caractères morphologiques sur les prémolaires supérieures à laquelle sont consacrées d'intéressantes observations est traité dans un paragraphe indépendant.

1) SUR LES MOLAIRES SUPÉRIEURES.

L'examen des divers maxillaires nous avait donné l'impression que les arrière molaires, M2 surtout, étaient plus allongées vers l'arrière que chez les autres espèces du genre. Différents tests mathématiques n'ont pas démontré catégoriquement ce caractère. Cette appréciation n'est due semble-t-il qu'à une disproportion entre la longueur et la largeur de cette dent. Cette disproportion ne paraît pas aussi accentuée chez les autres espèces de *Lophiodon*. Remarquons malgré tout que le coefficient de variation lié à la longueur de la M2 a une valeur relativement forte. S'il s'agit du résultat d'une réelle tendance évolutive, celui-ci ne peut être apprécié qu'en présence d'un échantillonnage important.

Nous donnons dans le tableau ci-contre les rapports de longueur de M2 et M1 sur divers maxillaires et mandibules (cf. tableau 3).

La costulation externe du métacône est plus accentuée sur M1 que sur M2; ce tubercule très étendu vers l'arrière est saillant par rapport au bord distal sur ces deux dents, alors qu'il est très réduit sur M3. La muraille externe de ces dents fut définie par A. Favre (1948) comme un type « rhino-

(1) Les coefficients de variation liés à la longueur de la rangée dentaire maxillaire pour diverses espèces actuelles sont du même ordre de grandeur (cf. Long, 1968, tableau I) : 3,29 pour *Equus hemionus*, 8,31 pour *Equus domesticus*.

TABLEAU 3

Rapports de longueur (en mm) des M2 et M1 adjacentes
sur divers maxillaires ou mandibules.

R_s est le rapport de longueur des molaires supérieures; R_i est le rapport de longueur
des molaires inférieures.

Molaires supérieures				Molaires Inférieures			
N°	L.M2	L.M1	R_s	N°	L.M2	L.M1	R_i
RBN 3 304	60	48	1,25	RBAC 28	46	39	1,17
RBN 3 336	60	48	1,25	RBAC 24	52	44	1,18
RBN 3 307	60	48	1,25	RBAC 22	51	43	1,18
RBAC 34	68	54	1,25	RBAC 14	51	44	1,15
RBN 3 349	64	50	1,28	RBAC 17	57	48	1,18
RBN 3 313	64	51	1,25	RBAC 7	51	43	1,18
RBN 3 305	63	50	1,26	RBAC 3	52	38	1,36
RBN 3 321	60	48	1,25	RBAC 6	55	45	1,22
RBN 3 333	65	54	1,20	RBN 2 505	49	40	1,22
RBN 3 302	62	50	1,24	RBN 2 506	51	44	1,15
RBN 3 342	61	51	1,20	RBN 2 516	53	42	1,26
RBN 3 317	59	49	1,20	RBN 2 538	51	42	1,21
RBN 3 319	62	51	1,21	RBN 2 504	55	41	1,34
				RBN 2 510	50	41	1,21
				RBN 2 522	51	39	1,30
				RBN 2 556	52	43	1,20
				RBN 2 540	56	45	1,24
				RBN 2 507	54	40	1,35
				RBN 2 577	54	46	1,17
				RBN 2 583	55	46,5	1,18
				RBN 2 584	52	44	1,18
				RBN 2 582	57	42	1,35
				RBN 2 587	54	44	1,22
				RBN 2 605	53	46	1,13
Moyenne $R_s = 1,23$				Moyenne $R_i = 1,22$			

cérotioïde modéré ». Il est bien évident qu'une M2 est plus « rhinocérotoïde » qu'une M1, la surface externe du métacône étant sur cette dernière beaucoup moins inclinée. Inversement, une M1 est plus « tapiroïde » qu'une M2.

Le parastyle des molaires supérieures assez éloigné du paracône sur M1 s'en rapproche de cette dent jusqu'à M3 pour prendre ici position dans le prolongement du protolophe.

2) SUR LES DENTS DE LAIT SUPÉRIEURES.

Si D3 et D4 ressemblent à des molaires, D2 est beaucoup plus allongée du côté labial en raison de l'éloignement du parastyle, et de l'écart important séparant le métacône du paracône. Ceci lui donne une forme triangulaire

caractéristique. Sur cette dent, l'hypocône et le métacône sont respectivement plus puissants que le protocône et le paracône (fig. 3 a, b).

L'hypocône se réduit progressivement de D2 jusqu'à D4, pour devenir sur cette dent l'égal du protocône. Le parastyle se rapproche du paracône pour donner sur D4 une structure comparable à celle de M1. L'émail est plus fin que celui des molaires définitives et le cingulum interne de ces dents est très épais.

Butler, considérant que les prémolaires définitives ont tendance à acquérir la structure de la dent de lait correspondante, (tendance à l'isosphyrie) interprète le tubercule interne des P2 comme un hypocône (Butler 1952 a) ou dans un cas plus général comme un deutérocône, l'hypocône étant plus important que le protocône sur D2.

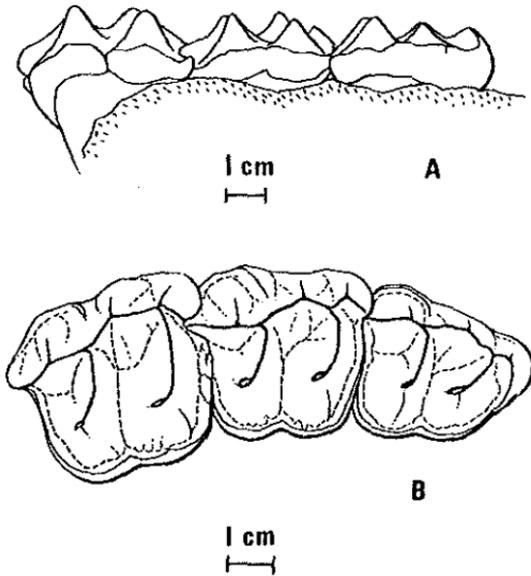


FIG. 3. — Dentition lactéale supérieure droite de *Lophiodon lautricense* avec D2-D4 (RBN 3308, Robiac-Nord).
A : profil lingual; B : vue occlusale.

3) SUR LES P2 INFÉRIEURES.

Sur ces dents le paraconide peut être très puissant, ou au contraire très estompé; quant à l'entoconide issu du cingulum, il peut être présent et toujours plus bas que l'hypoconide, ou bien franchement absent. La dépression du talonide quand l'entoconide est présent, montre souvent de nombreux plissements. Entre les cas extrêmes, existent tous les intermédiaires.

Le coefficient de variation lié à la largeur de chaque catégorie de prémolaire inférieure décroît de P2 jusqu'à P4. La valeur élevée de ce coefficient pour P2 reflète certainement la grande variabilité morphologique observée sur cette dent (fig. 4 a, b).

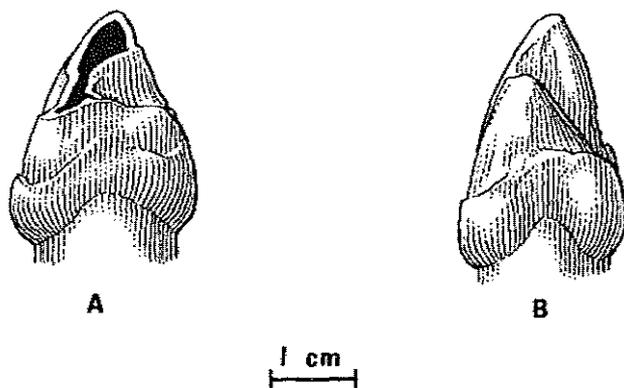


FIG. 4. — Vue distales de deux P2 inférieures gauches de *Lophiodon lauricense*.
A : RBN 723; B : RBN 278 (Robiac-Nord).

4. — ÉTUDE DE LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DES PRÉMOLAIRES SUPÉRIEURES

A. *Ecartement entre paracône et métacône* (2).

Cet écart est lié à la dimension longitudinale de chacune des prémolaires. Le problème était de savoir si cet écart était relativement plus fort sur P4 que sur P3 et *a fortiori* sur P2; autrement dit, si la molarisation de P4 était plus accentuée.

Pour cela on a calculé pour chaque catégorie de prémolaire un indice P de la façon suivante : P étant le rapport de la distance paracône-métacône (D.P.M.) par la longueur de la prémolaire, multiplié par 100.

La valeur de P plus forte sur P4 ($P = 36$) que sur P2 ($P = 27$) indique bien qu'il existe une séparation entre les deux tubercules relativement plus grande sur la prémolaire postérieure (cf. tableau 4).

(2) Ces observations, ainsi que le calcul du paramètre P, ont été faites par J. M. Leinders, étudiant de l'université d'Utrecht, au cours d'un stage de D.E.A. effectué au Laboratoire de Paléontologie de la Faculté des Sciences de Montpellier.

TABLEAU 4

Ecarts entre paracône et métacône (en mm) sur les prémolaires supérieures.
L'indice P est le rapport de la distance paracône-métacône (D.P.M.) par la longueur (L)
de la prémolaire correspondante, multiplié par 100.

P2				P3				P4			
N°	L	D.P.M	P	N°	L	D.P.M	P	N°	L	D.P.M	P
RBN 1054	31	9	29	RBN 315	33	10	30	RBN 308	40	14	35
RBN 328	33	10	30	RBN 3328	36	12	33	RBN 311	39	15	38
RBN 1053	33	7	21	RBN 3329	35	10	28	RBN 208	38	15	39
RBN 1002	34	10	29	RBN 209	33	9	21	RBN 222	40	14	35
RBN 1095	30	8	26	RBN 205	38	12	31	RBN 224	40	14	35
RBN 339	32	9	28	RBN 317	34	10	29	RBN 318	36	14	38
RBN 216	33	8	24	RBN 219	33	11	33	RBN 34	40	15	37
RBN 1056	31	7	22	RBN 312	36	9	25	RBN 3307	36	12	33
RBN 1060	32	10	31	RBN 220	39	13	33	RBN 3304	39	15	38
RBN 1011	34	9	26	RBN 307	38	11	28	RBN 3319	39	14	35
RBN 1061	30	9	30	RBN 332	35	12	34	RBN 372	37	13	35
RBN 1059	32	10	31	RBN 325	35	10	28				
RBN 1057	32	9	28	RBN 324	34	10	29				
RBN 1014	31	9	29	RBN 3307	32	10	31				
RBN 334	31	8	26	RBN 34	36	13	36				
RBN 1010	30	9	30	RBN 3337	35	11	31				
RBN 1012	30	8	26	RBN 3304	31	13	41				
RBN 1016	33	9	27	RBN 3336	35	11	31				
RBN 329	33	10	30	RBN 3319	36	11	30				
RBN 331	34	8	23	RBN 207	34	11	32				
RBN 3307	30	8	26								
RBN 3337	33	9	27								
RBN 221	32	10	31								
Moyenne $\bar{P} = 27$				Moyenne $\bar{P} = 30$				Moyenne $\bar{P} = 36$			

B. Développement de l'hypocône et son importance.

1) SUR LES P2 (voir Pl. 1) :

On voit se réaliser le processus de division du deutérocone en protocone et hypocone. 10 % environ de ces dents n'ont qu'un seul tubercule interne sur lequel n'est même pas amorcé le phénomène (ex. : RBN 320, 1054, 338, 1010, fig. 5 a, b, c). Environ 20% des dents montrent un tubercule interne allongé mésiodistalement, sur lequel le processus de division est engagé (RBN 1011, 1053, fig. 5 d). Toutefois la majorité de ces dents possèdent deux tubercules isolés et franchement développés (RBN 366, fig. 5 e). On passe graduellement du type primitif au type « molarisé ». Dans l'angle postéro-interne, le cingulum est souvent épaissi avec de nombreux plissements; dans certains cas même, ce cingulum peut s'élever jusqu'à donner un début

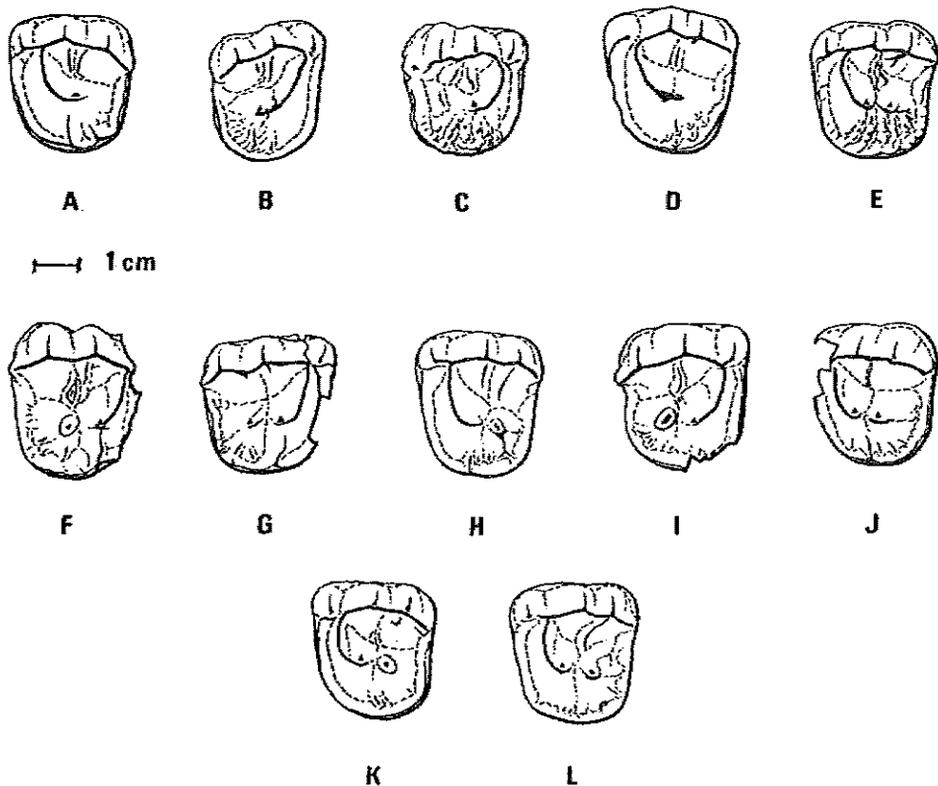


Fig. 5. — P2 supérieures de *Lophiodon lauricense*.

A : P2 g. (RBN 1054); B : P2 dr. (RBN 1010); C : P2 dr. (RBN 320); D : P2 g. (RBN 1053);
 E : P2 g. (RBN 366); F : P2 dr. (RBN 321); G : P2 dr. (RBN 1002); H : P2 g. (RBN 1057);
 I : P2 dr. (RBN 1065); J : P2 g. (RBN 1063); K : P2 g. (RBN 221); L : P2 g. (RBN 1056);
 (Robiac-Nord).

de vrai hypocône, sans qu'il y ait trace de division du deutérocone (RBN 3303 avec la série P2-M1, fig. 11).

2) SUR LES P3. (voir Pl. 2) :

L'absence d'hypocône est moins fréquente sur ce type de dent; 4 % seulement ont un unique tubercule interne (RBN 318; RBN 202 fig. 6 a, b). Ces deux dents aux caractères parfaitement symétriques devaient appartenir au même animal. Comme pour les P2, nous passons progressivement de cette structure simple à deux tubercules internes parfaitement dissociés, mais dans le stade ultime, l'hypocône est moins élevé que sur P2. Le cingulum est sujet aux mêmes variations que sur la prémolaire antérieure. Il peut être épais ou au contraire interrompu sur le flanc lingual du protocône.

La dent RBN 312 (fig. 6 c) représente un type particulier. Bien que son hypocône soit fort, cette dent possède un tubercule réel issu du cingulum, dans le plan de l'hypothétique métalophe.

La P3 RBN 220 (fig. 6 d) est remarquable par sa forme quadrangulaire et l'alignement du métaconule avec l'hypocône. Cette structure rappelle de très près celle d'une molaire.

Beaucoup moins de P3 que de P2 nous montrent un deutéroconé en cours de division (RBN 315, 314, 317; fig. 6 e).

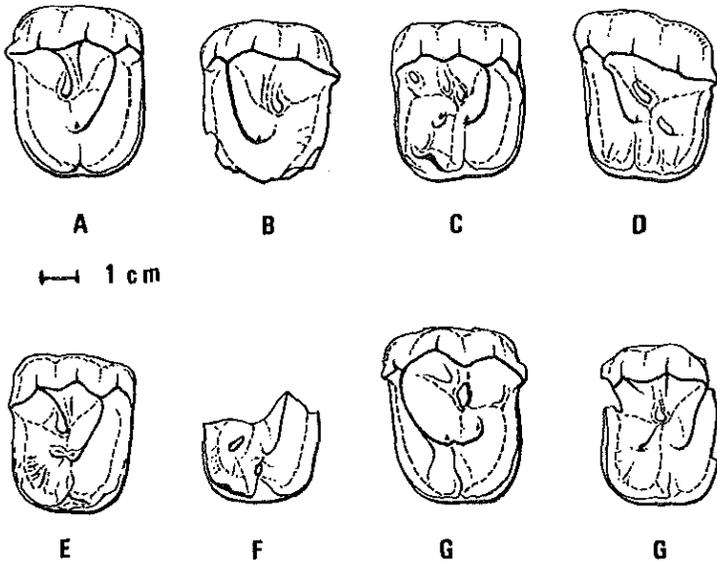


FIG. 6. — P3 supérieures de *Lophiodon lautricense*.

A : P3 dr. (RBN 318); B : P3 g. (RBN 202); C : P3 dr. (RBN 312); D : P3 g. (RBN 220); E : P3 dr. (RBN 317); F : P3 dr. (RBN 327); G : P3 g. (RBN 208); H : P3 dr. (RBN 316); (Robiac-Nord).

3) SUR LES P4 (voir Pl. 3) :

Les structures de ce type de prémolaire ne font que répéter les structures observées sur les P3. Remarquons que seulement 3 % de ces dents n'ont qu'un seul tubercule interne (RBN 309, fig. 7 a).

L'hypocône, quand il existe, est toujours plus éloigné du protocône et plus petit que celui des P3.

Sur un moulage d'une dent de Robiac (fig. 7 b) des Collections d'Utrecht l'hypocône ne s'est pas exprimé. Sur le protolophe, curviligne s'est développé un protoconule, séparé du protocône central, par une petite vallée. Le métaconule allongé et sinusoidal relie la partie interne de l'ectolophe au protocône.

De la courbure du métaconule s'échappent de nombreuses boursoufflures qui relient l'angle postéro-interne de la dent.

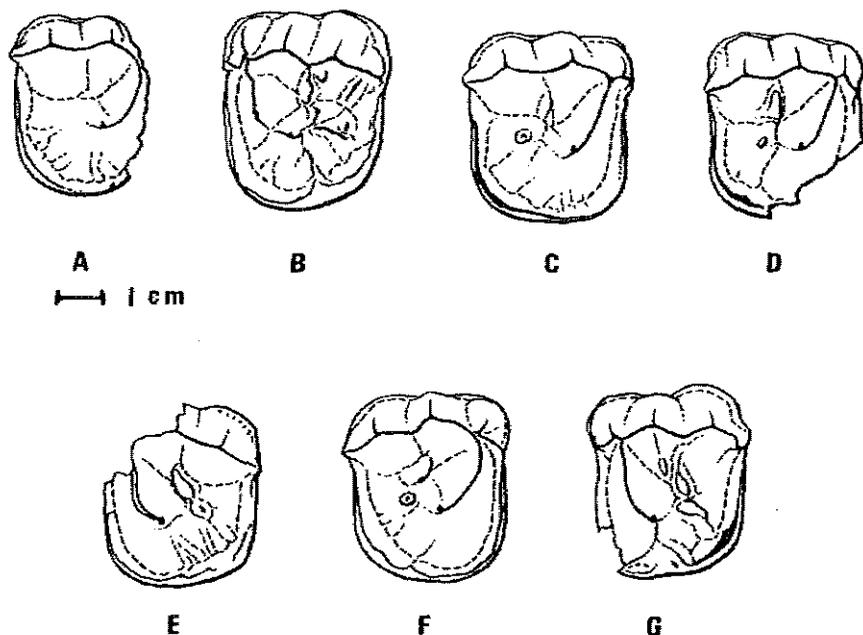


FIG. 7. — P4 supérieures de *Lophiodon lautricense*.

A : P4 dr. (RBN 309); B : P4 g. (Robiac ?, Moulage des collections de l'Institut de géologie d'Utrecht); C : P4 dr. (RBN 311); D : P4 dr. (RBN 344); E : P4 g. (RBN 215); F : P4 dr. (RBN 308); g : P4 g. (RBN 222); (Robiac-Nord).

Sur la P4 du maxillaire RBN 3337 (fig. 8 b) la jonction du métaconule bien développé avec l'hypocône n'a pu être réalisée; l'hypocône s'est développé longitudinalement en arrière du métaconule. Le maxillaire RBN 3336 avec P3-M2 (fig. 8 a) présente une P4 sur laquelle s'est formé un tubercule accessoire important, en arrière du métaconule, celui-ci joignant normalement l'hypocône. Ces deux échantillons, l'un droit, l'autre gauche, pourraient appartenir au même animal. Ils constitueraient dans ce cas, une preuve de l'asymétrie des caractères entre les deux côtés de la mâchoire.

C. Variation du métaconule sur les prémolaires.

Avant d'aborder le problème du métaconule proprement dit, il convient de signaler qu'il existe toujours un repli plus ou moins important du côté lingual de l'ectolophe, entre paracône et métacône. Ce repli, quand il est

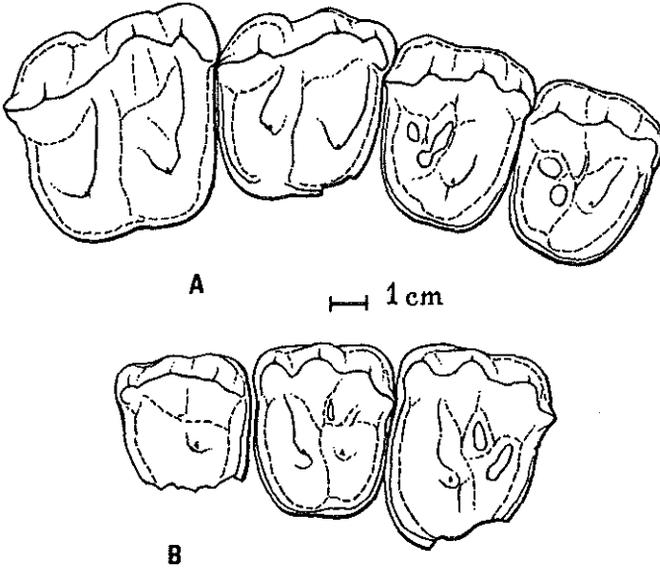


FIG. 8. — Fragments de maxillaires de *Lophiodon lautricense*.
A : fragment de maxillaire dr. (RBN 3336 portant P3-M2); B : fragment de maxillaire g.
(RBN 3337 portant P2-P4); (Robiac-nord).

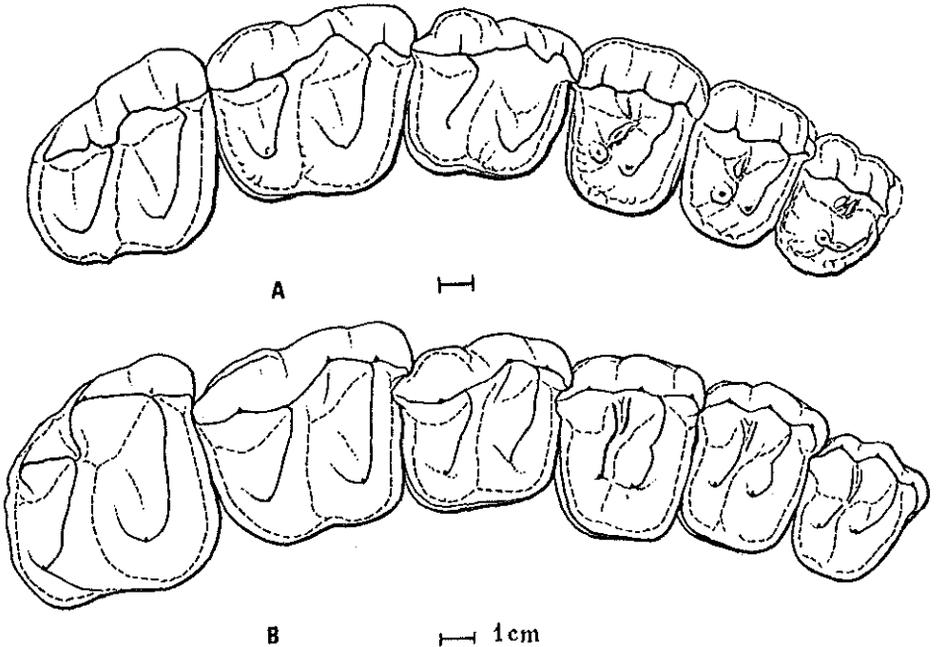


FIG. 9. — Maxillaires dr. de *Lophiodon lautricense*.
A : RBAC : 34 (Anciennes Collections); B : RBN 3344 (Robiac-Nord).

réduit n'atteint pas le métaconule. Ce dernier tubercule peut être absent (12 % des dents de chaque catégorie); il peut aussi être arrondi et isolé dans quelques rares cas, mais le plus souvent allongé et rejoignant le repli interne de l'ectolophe; dans certains cas, il peut garder son individualité, sans être relié, ni à cette structure, ni à l'hypocône. C'est le cas le plus fréquent sur les P4; ce qui a fait dire à P. Butler (1952 l.c.) que *Lophiodon* est exceptionnel, le métaconule restant isolé de l'hypocône. Il peut cependant dans quelques cas devenir un lophe caractéristique (RBN 3344, fig. 9 b, pl. 4 a).

Le développement du métaconule qui décroît de P4 à P2 est en tout cas régi par un processus indépendant de celui de l'hypocône, et peut se développer même en l'absence de ce dernier. Ces deux structures peuvent malgré ceci interférer quand elles sont suffisamment puissantes. Nous aborderons ce problème dans les paragraphes suivants.

5. — TENDANCES

MISES EN ÉVIDENCE SUR LES PRÉMOLAIRES SUPÉRIEURES

Les fragments de maxillaires possédant les prémolaires en série nous permettent de mettre en évidence les diverses tendances qui ont pu se manifester :

— Division progressive du tubercule interne des P2, jusqu'à formation sur P3 et P4 d'un protocône et d'un hypocône distincts. Deux tubercules jointifs peuvent encore être observés sur P3 mais jamais sur P4;

— Affaiblissement de l'hypocône de P2 (quand il existe) jusqu'à P4, alors qu'il s'écarte progressivement du protocône;

— Affaiblissement du métaconule de P4 jusqu'à P2. Le maxillaire RBN 3307, peut paraître un cas exceptionnel. Le métaconule plus fort sur P2, s'est développé uniquement parce que l'hypocône puissant et bien séparé du protocône a réussi à capter ce tubercule. Sur la P4, l'hypocône trop faible n'a pas permis au métaconule de se développer;

— Épaississement du cingulum dans la partie postéro-interne des prémolaires qui s'accroît de P2 jusqu'à P4;

— Migration de l'hypocône vers la partie médiane de la couronne de P2 jusqu'à P4;

— Existence d'un plan structural X2, approximativement parallèle au plan X1 contenant le protolophe, dans lequel apparaissent en premier lieu un hypocône (issu du deutérocône) et un métaconule; ensuite mais accessoirement, de nombreuses structures secondaires: épaississement du cingulum (jusqu'à donner un hypocône vrai) boursouffures de l'émail, crête sur le flanc du tubercule interne, etc... Ce plan X2 (ou plan de molarisation) est originellement déterminé par le repli interne de l'ectolophe, entre paracône et métaconé.

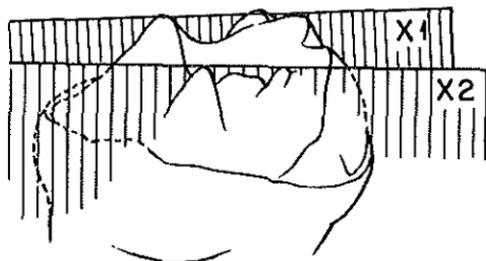


FIG. 10. — Schéma montrant les deux plans structuraux X1 et X2 dans lesquels apparaissent les différentes structures observées sur les prémolaires supérieures.

Y a-t-il symétrie des caractères entre prémolaires droites et gauches ?

Nous ne possédons pas de palais complet avec les séries prémolaires droites et gauches. Tout récemment fut découverte une rangée maxillaire comprenant la série P2-M3, et dans son voisinage immédiat, mais isolées, une P2, une P3, une P4. Ce maxillaire très caractéristique est, dans nos collections, l'échantillon dont les prémolaires présentent le plus haut degré de molarisation. Les trois dents isolées, présentent les mêmes dimensions et les mêmes caractéristiques que leurs homologues du maxillaire; il ne fait aucun doute qu'elles appartiennent au même individu.

Doit-on conclure d'après ceci que les caractères de l'hypocône et du métaconule étaient semblables des deux côtés dans tous les cas ? Nous ne saurions l'affirmer car, parmi environ 120 dents isolées, le rapprochement entre dents droites et dents gauches n'a pu être fait que pour 3 ou 4 paires de spécimens. Ceci ne paraît pas assez représentatif pour confirmer la symétrie des caractères.

6. — LE PROCESSUS DE MOLARISATION

Pour Butler (1952 b), la molarisation des prémolaires n'est qu'une prolongation de l'effet molarisant agissant sur les molaires de lait (tendance des prémolaires à devenir isosphyriques). Selon cet auteur, l'atténuation du champ morphogénétique (ou ses modifications) provoque un retard dans le développement de l'hypocône sur P3 et *a fortiori* sur P4. A notre avis la modification des facteurs régissant le développement de ce tubercule, au cours du développement de la mâchoire ne peut à elle seule expliquer son extrême variabilité.

Voyons tout d'abord les fluctuations de l'écart entre protocône et hypocône dans chaque série de prémolaires (cf. Tableau 5).

On remarque que parmi les coefficients de variation obtenus, tous de valeur très élevée, celui de P2 ($V = 61,9$) est beaucoup plus fort que ceux de P3 ($V = 22,4$) et de P4 ($V = 27,6$).

TABLEAU 5

Ecart entre protocône et hypocône (en mm) sur les prémolaires supérieures (D. Pr. H.).
 f: fréquence de la mesure; N: nombre d'échantillons; S²: variance; V: coefficient de variation.

P2		P3		P4	
D. Pr. H.	f	D. Pr. H.	f	D. Pr. H.	f
0	9	2	0	0	1
1	0	3	0	5	0
2	0	4	1	6	2
3	2	5	3	7	3
4	1	6	2	8	3
5	2	7	3	9	6
6	7	8	8	10	6
7	8	9	9	11	7
8	6	10	9	12	2
9	3	11	3	13	2
10	2	12	2	14	1
11	0	13	0	15	0
N	: 40	N	: 40	N	: 33
Moy. D. Pr. H.	: 5,3	Moy. D. Pr. H.	: 8,5	Moy. D. Pr. H.	: 9,54
S ²	: 10,79	S ²	: 3,7	S ²	: 6,79
V	: 61,9	V	: 22,4	V	: 27,6

Sur les P2, il est normal, compte tenu de la faible distance séparant les deux plans structuraux X1 et X2 que les fluctuations du plan X2 aient eu pour conséquence, dans de nombreux cas, la présence d'un seul tubercule interne, les deux plans X1 et X2 se chevauchant alors sur ce tubercule (ex.: RBN 1054, fig. 5 a).

Sur les P3, l'écart séparant ces deux plans étant plus important, leur chevauchement, même en tenant compte des fluctuations du plan X2, est beaucoup plus rare. Ceci permet d'expliquer le pourcentage moins élevé de P3 à un seul tubercule interne.

Quant aux P4, l'écartement entre les deux plans étant trop important, leur chevauchement sur un unique tubercule interne ne peut se produire.

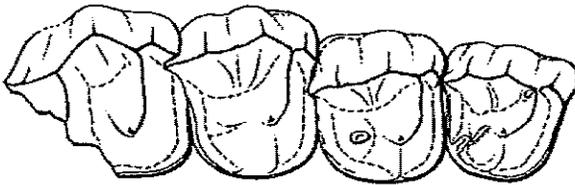
Dans le cas général, les P4 ont donc deux tubercules internes bien séparés, mais si la position de l'hypocône est à peu près stabilisée, sa puissance est très variable.

Cette interprétation des prémolaires à un seul tubercule interne n'est valable que si aucune autre structure de la couronne (métaconule, boursoufflures de l'émail, épaissement du cingulum) ne suggère une orientation différente du plan X2.

Ainsi la morphologie de la P4 RBN 309 (Fig. 7 a) qui a un tubercule interne unique mais aucune structure préfigurant le plan X2, peut être due soit à l'annihilation du champ morphogénétique de molarisation, soit à une fluctuation maximale du plan X2 qui n'aurait laissé aucune trace sur le

cingulum; nous ne savons pas comment se présentaient les autres prémolaires de cet animal; il est possible qu'aucune d'entre elles ne présente le caractère molarisé.

Le maxillaire RBN 3303 portant P2-M1 (fig. 11, pl. 4 b) représente un cas extrême; alors que sur la P3 l'hypocône est semblable à celui de la majorité des autres P3, la P2 possède un tout petit hypocône cingulaire (vrai hypocône); sur cette dent, ce tubercule est la conséquence d'une fluctuation maximale du plan X2, signalée d'ailleurs par un repli orienté sur la face postérieure du protocône. L'écart entre le protocône et les structures du plan X2 est le même sur chacune des prémolaires de ce maxillaire.



— 1 cm

FIG. 11. — Fragment de maxillaire dr. de *Lophiodon lauricense* portant P2-M1 (RBN 3303, Robiac-Nord).

Le développement de l'hypocône paraît subir secondairement un « captage » de la part du protocône, contrairement à la tendance générale à la séparation observée sur la majorité des échantillons. Ce « captage » est d'autant plus fort que l'écart protocône hypocône est réduit, donc plus fort sur la P2 que sur les prémolaires suivantes. Sur la P4, le processus est très atténué ou même inexistant, c'est-à-dire que l'hypocône acquiert ici son individualité en dehors de la sphère d'induction du protocône.

On peut interpréter ce phénomène de « captage » comme une réponse au fait que P2 et P3 ne peuvent se comporter comme de véritables prémolaires molarisées (comme celles de *Chasmothorium cartieri* par exemple). La P4 qui aurait dû être la dent la mieux molarisée, n'a toujours été que faiblement affectée. *La pression des caractères molarisants, affectant à notre avis de façon homogène toutes les dents de la série prémolaire, a toujours été trop faible pour concrétiser une structure véritablement molarisée.*

Le développement de l'hypocône paraît aussi lié à l'importance du métaconule. Comme le soupçonnait Butler (1952 b), celui-ci est régi par des facteurs totalement indépendants, puisqu'il décroît de taille depuis P4 jusqu'à P2 dans la plupart des échantillons rencontrés. Il y a interférence entre ces deux ensembles de facteurs, un métaconule fort ne pouvant en principe se développer que si l'hypocône correspondant est suffisamment puissant pour provoquer une attraction sur le métaconule sans qu'il y ait nécessairement une liaison entre eux. Le maxillaire RBN 3307 présente une particularité; contrairement

à la majorité des échantillons, le métaconule est plus fort sur P2 que sur P4. L'hypocône très fort et bien isolé du protocône sur la P2 a réussi à capter le métaconule, alors que sur P4, l'hypocône pratiquement inexistant n'a pu jouer ce rôle.

Les auteurs, Stehlin puis Butler, ont remarqué que la P3 paraissait la dent la mieux molarisée. C'est nettement le cas sur l'échantillon précédent. En effet, généralement sur la P4, l'hypocône est trop faible pour constituer un pôle d'attraction pour le métaconule; sur la P2, c'est le métaconule qui est trop faible pour joindre l'hypocône. *Sur les P3, il y a une sorte d'équilibre optimal entre les facteurs régissant ces deux structures.*

Nous avons vu dans le tableau précédent que le coefficient de variation correspondant à l'écart protocône hypocône très élevé sur P2, l'est beaucoup moins pour P4 et minimum sur P3. On pouvait intuitivement s'attendre à ce que les structures liées au plan X2 soient plus stables sur la P4. *Les tests quantitatifs, au contraire, démontrent clairement que l'équilibre est réalisé sur P3* (cf. tableau 5).

Toutefois, sur le maxillaire très bien molarisé (RBN 3344, fig. 9 b, pl. 4 a) le processus de molarisation est allé beaucoup plus loin; le métaconule continu joint l'ectolophe à l'hypocône sur toutes les prémolaires. Quant à l'écart séparant ce tubercule de protocône, il ne croît que très faiblement de P2 à P4. L'équilibre entre les deux structures (métaconule, et hypocône) s'est trouvé réalisé sur chacune des prémolaires. Les tendances mises en évidence d'après les autres échantillons, bien que non contredites, sont fortement estompées.

On peut en définitive admettre que l'action des processus molarisants devait être à peu près homogène dans la population des *Lophiodon* de Robiac. Les caractères que nous observons ne sont que le reflet général de l'interaction de plusieurs facteurs fluctuant individuellement, et intéressant chacun directement une structure particulière de la dent.

CONCLUSIONS ET HYPOTHÈSE CONCERNANT L'ORIGINE DE *L. LAUTRICENSE*

Les seules espèces de *Lophiodon* que l'on a coutume de considérer comme ayant des prémolaires molarisées sont : *Lophiodon* sp. du Guépelle (Auversien inférieur), *Lophiodon thomasi* Depéret de Sergy. (Niveau de Duey, Marinésien inférieur, cf. Rat (1965, p. 253), et le *Lophiodon lautricense* Noulet du Mormont, du Castrais et de Robiac. On peut associer à cette espèce la race septentrionale *franconicum* WAGNER créée par Depéret (1910, p. 575) dont les dents ont des dimensions comparables aux plus faibles valeurs de leurs homologues de Robiac.

Le seul maxillaire connu de *Lophiodon thomasi* a une P4 dont l'hypocône, très éloigné du protocône, semble indiquer un stade de molarisation aussi avancé que sur *Lophiodon lautricense* pourtant plus récent.

La P4 supérieure du *Lophiodon* sp. du Guépelle dont nous avons pu observer un moulage (3) présente des caractéristiques spéciales, qui en principe devraient exclure tout rapprochement avec le *Lophiodon lautricense* contrairement à l'opinion que nous avons émise précédemment (Sudre 1969, p. 142).

En fait les espèces précédemment décrites ne sont pas les seules à avoir été affectées par la molarisation. Dès le Lutétien et même peut-être antérieurement (4) la pression de sélection des caractères de modernisation a agi sur plusieurs autres espèces appartenant à différentes lignées (*L. filholi*; *L. cuvieri*; *L. buchswillanum*). Cette pression fut malgré tout toujours trop faible pour que les caractères aient eu le temps de saturer la population la plus tardive.

Certains échantillons de Robiac, comme la P2 (RBN 339), les P3 (RBN 318, 341), la P4 (RBN 309) n'ayant toutes qu'un tubercule interne unique, permettraient dans un gisement dont on ne connaîtrait pas l'âge de déterminer sans ambiguïté *Lophiodon rhinoceros*, et de lui attribuer un âge Lutétien supérieur. On comprend alors les confusions que peuvent entraîner de telles erreurs dans les diagnoses (bien entendu, si celles-ci ne sont établies qu'à partir d'un échantillonnage restreint). On a pourtant souligné le temps considérable séparant les gisements du Lutétien supérieur et celui de Robiac (Sudre 1969, p. 142; Hartenberger 1969, tableau 1, p. 58). Ainsi, comme à Robiac il existe des prémolaires supérieures sans traces de molarisation, il n'est pas étonnant de rencontrer dans la population du *Lophiodon rhinoceros* d'Egerkingen une prémolaire molarisée, telle celle déterminée ? *Lophiodon rhinoceros* (Stehlin 1903), pl. 3, fig. 3).

Quel peut être l'ancêtre de l'espèce de Robiac ?

L. lautricense a d'abord été rapproché par Stehlin (1903 l.c.) de *L. rhinoceros*; Fischer (1964, p. 65) a pensé le rattacher au *L. filholi* d'Issel (5). La forme de la muraille externe des molaires supérieures de *L. rhinoceros* ainsi que les dimensions de la dentition (Fischer 1969, p. 69) sont à notre avis

(3) Moulage aimablement communiqué par L. Ginsburg.

(4) Nous avons en effet dans nos collections deux P3 supérieures de *L. tapirotherium* provenant du Mas de Gimel (Cappetta et al., 1968) possédant un métaconule parfaitement individualisé.

(5) Filhol (1888, l.c.), puis Astre (1960) ont souligné la grande variabilité des *Lophiodons* d'Issel. Alors que K. H. Fisher (1964, l.c.) conçoit qu'à Issel existe un mélange de deux espèces (*L. filholi* et *L. buchswillanum*), J.-J. Jaeger (à paraître) pense plutôt qu'il s'agit d'une seule espèce qui pourrait être issue de *L. buchswillanum*. Ceci justifierait alors le maintien de l'espèce *L. isselense*, espèce qui d'après cet auteur ne pourrait être rapprochée de *L. tapiroides*.

Si comme l'indique l'étiquette, le fragment de maxillaire de nos collections portant P2 et P4 provient réellement d'Issel, il y aurait manifestement deux espèces de *Lophiodon* dans ce gisement. Cette pièce est de façon certaine, différente par la disproportion de ses prémolaires, de plusieurs échantillons d'Issel des Collections de la Faculté des Sciences de Lyon; les différences ne sont en aucun cas attribuables à la seule variabilité intra spécifique. Dans l'attente de documents plus précis, nous ne prendrons pas position sur ce problème.

suffisantes pour exclure cette espèce de l'ascendance du *L. lautricense*. De même le seul cingulum des dents de *L. filholi* ne peut suffire pour rapprocher celui-ci de l'espèce de Robiac; le métacône des molaires supérieures est aussi nettement différent (plus rhinocérotoïde) chez *Lophiodon filholi*. Le cingulum des molaires de *L. lautricense*, est du côté externe, seulement présent au pied du métacône, alors qu'il est continu ceinturant même le parastyle chez *L. rhinocerodes* et *L. filholi*; un tel caractère ne se rencontre également pas chez le *Lophiodon* de Heidenheim (cf. fig. in Maack 1865, pl. 6-11).

Seul *L. cuvieri* présente un début de molarisation identique au *L. lautricense*. Nous possédons deux prémolaires de cette espèce (6), une P2 et vraisemblablement une P3 montrant parfaitement le processus de division du deutérocône et le développement du métaconule. Alors que P2 a un deutérocône en cours de division, mais pas de métaconule, la P3 n'a qu'un tubercule interne mais possède un métaconule. Deux prémolaires de Jouy en collection au Naturhistorisches Museum de Bâle sont analogues mais P2 possède déjà un hypocône individualisé.

Nous avons comparé un fragment de maxillaire portant M2-M3 de *L. cuvieri* provenant de Bouxwiller, ainsi qu'une M3 supérieure identique provenant de Parny (6). Les molaires de cette espèce définie habituellement comme typiquement tapiroïde (Stehlin 1903; Fischer 1964; Jaeger, diplôme) ne présentent aucune différence structurale dans la forme de leur ectoloppe par rapport à leurs homologues de Robiac. Elles n'ont pas de cingulum du côté externe; quant à celui ceinturant le parastyle, il est très atténué et pratiquement en voie de disparition; le cingulum lingual est presque absent alors qu'il est pratiquement continu sur les molaires de l'espèce de Robiac. Nous avons vu au cours des remarques concernant les molaires (p. 80) le peu d'intérêt que pouvait présenter la position du parastyle, utilisée également pour définir le *Lophiodon cuvieri*.

Un caractère intéressant à noter, commun aux espèces *L. cuvieri* et *L. lautricense*, est la présence d'un repli correspondant à la vallée transversale médiane sur la face interne du paracône. Ce repli est beaucoup plus atténué ou même inexistant sur les autres espèces. En raison de ces caractéristiques nous sommes disposés à rapprocher de *L. lautricense*, plutôt *L. cuvieri* que *L. filholi*.

La phylogénie, tout d'abord simple et fondée sur la taille (7), fut ensuite établie, d'après les caractéristiques rhinocéroïdes et tapiroïdes des dents jugales

(6) Nous remercions MM. R. Dughi et F. Sirugue, Conservateurs du Musée d'histoire naturelle d'Aix-en-Provence, qui nous ont permis d'emprunter ces échantillons. L'étiquette signalant la provenance de ces pièces indiquait Parny (Seine et Oise). Nous n'avons pas retrouvé cette localité dans l'index géographique. Avec ces restes de *Lophiodon cuvieri*, étaient associés des dents de *Lophiodon leptorhynchum*, ainsi que des dents de *Chasmothorium cartieri*. Cette association paraît indiquer un Lutétien assez élevé. D'après C. Montenat (*in litt.*), le gisement de Pargny (Aisne) aurait livré des restes de *L. cuvieri*. Sans doute s'agit-il de la même localité.

(7) Il est maintenant clairement démontré (Fisher, 1964, l.c.; Jaeger, à paraître) que *L. tapirotherium* (= *L. remense*), qui est un *Lophiodon* de petite taille, est connu du Cuisien au Lutétien supérieur, associé souvent à d'autres espèces, parfois de taille très voisine comme *L. leptorhynchum*.

(Favre 1948). Il est vain, dans un but de simplification, de vouloir utiliser ces termes, qui trop subjectifs et sources de confusion, devraient être exclus des diagnoses.

Cette étude de la variabilité ne fait que souligner la difficulté d'établir une phylogénie précise, fondée uniquement sur la morphologie dentaire.

La comparaison de l'anatomie crânienne ou de la structure des pattes permettrait peut-être, comme pour les rhinocérotylides, de meilleurs rapprochements. Mais nous ne connaissons partiellement ces éléments que pour *L. leptorhynchum* et *buchsowillanum*, espèces qui appartiennent sans ambiguïté à des lignées tout à fait indépendantes de celle de *L. lautricense* (8).

REMERCIEMENTS

Je remercie particulièrement Monsieur Louis Thaler, qui m'a encouragé à faire cette étude, et qui m'a conseillé et critiqué au cours de sa réalisation.

Je voudrais également exprimer toute mon amitié à mon camarade J. M. Leinders de l'Université d'Utrecht, qui, au cours d'un stage de D.E.A. au Laboratoire de Paléontologie de la Faculté des Sciences de Montpellier s'est penché sur les problèmes de molarisation et de la variabilité dentaire chez le *Lophiodon lautricense*. Nos inlassables discussions ont été très stimulantes.

Je ne saurais oublier mes camarades du Laboratoire qui m'ont toujours fait part de leurs idées sur cette question.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTRE G., 1969. — Quelques variants extrêmes chez *Lophiodon*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1960, 95, fasc. 3-4.
- BLAINVILLE H.-M.-D. de, 1864. — Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des Mammifères récents et fossiles, etc. Paris, Baillière (1839-1864).
- BUTLER P.-M., 1952a. — The milk-molars of *Perissodactyla*, with remarks on molar occlusion. *Proc. Zool. Soc. London*, 121 (4) : 777-817, 16 fig.
- BUTLER P.-M., 1952b. — Molarisation of the premolars in the *Perissodactyla*. *Proc. Zool. Soc. London*, 121 (4) : 819-843, 93 fig.

(8) Certains éléments des pattes antérieure et postérieure du *Lophiodon lautricense* de Robiac existent dans les Collections Lyonnaises; ils ont été l'objet de diverses observations (Favre, 1948), mais mériteraient d'être comparés aux éléments de *Lophiodon leptorhynchum* que Deperet (1903) nous fit connaître.

- CAPPETTA H., HARTENBERGER J.-L., SIGÉ B., SUDRE J., 1968. — Une faune de Vertébrés de la zone de Cuis dans l'Eocène continental du Bas-Languedoc (gisement du Mas de Gimel, Grabels, Hérault). *Bull. B.R.G.M.*, 2^e sér., n^o 3, 45-48, 1 fig.
- CUVIER G., 1812. — Recherches sur les ossements fossiles, etc. 1^{re} édit., Paris.
- DEPÉRET Ch. et CARRIÈRE G., 1901. — Sur un nouveau gisement de Mammifères de l'Eocène moyen à Robiac près Saint-Mamert (Gard). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 133 : 616-618.
- DEPÉRET Ch., 1902a. — Sur les caractères crâniens des Lophiodons. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) 2 : 323-324.
- DEPÉRET Ch., 1902b. — Sur la patte antérieure des Lophiodons. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) 2 : 344.
- DEPÉRET Ch., 1902c. — Sur les caractères crâniens et les affinités des Lophiodons. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 134 : 1278-1281, 2 fig.
- DEPÉRET Ch., 1902d. — Sur un nouveau gisement de Mammifères de l'Eocène moyen à Robiac près St-Mamert (Gard). *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) 2 : 343.
- DEPÉRET Ch., 1904. — Sur les caractères et les affinités du genre *Chasmothorium* RÜTIMEYER. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) 4 : 569-587, fig., pl. 16.
- DEPÉRET Ch., 1910. — Etudes sur la famille des Lophiodontidés. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) 10 : 558-577, pl. VII, fig. 1-5.
- FAVRE A., 1948. — La faune des Mammifères du gisement de Robiac (Gard). Diplôme d'Etudes sup. — Fac. Sci. Lyon (*non publié, photocopié*).
- FILHOL H., 1888. — Etude sur les Vertébrés fossiles d'Issel (Aude). *Mém. Soc. géol. Fr.*, (3) 5 : 1-188, pl. 1-21.
- FISCHER K. H., 1964. — Die tapiroiden Perissodactylen aus der eozanen Braunkohle des Geiseltales. *Akademik-Verlag, Berlin*, 45, 102 p., 22 fig., 10 pl.
- FRIANT M., 1934. — L'évolution de la dentition des Mammifères. *Revue de Stomatologie*, 36, n^o 9, 607-617, 14 fig. Masson.
- GERVAIS P., 1852. — Zoologie et Paléontologie française (animaux vertébrés), 1^{re} éd., Paris, Bertrand. (1848-1852).
- GERVAIS P., 1859. — *Id.*, 2^e édit., Paris, Bertrand.
- GINSBURG L., MONTENAT Ch. et POMEROL Ch., 1965. — Découverte d'une faune de Mammifères terrestres dans les couches marines de l'Auverisien (Bartonian inférieur) du Guépelle (Seine et Oise). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 260, 3445-3446.
- HARTENBERGER J.-L. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu. *Palaeovertebrata*, 3 (2) : 27-61, 6 fig., 4 pl.
- JAEGER J.-J., 1967. — Révision de la faune de Mammifères de Bouxwiller (Bas-Rhin). Dipl. Et. Sup. Strasbourg, 62 p., 5 pl. (*non publié, photocopié*).
- JAEGER J.-J. (à paraître). — La faune de Mammifères lutétiens de Bouxwiller (Bas-Rhin) et sa contribution à l'élaboration d'une échelle de zones biochronologiques de l'Eocène européen. *Bull. Serv. Carte Géol. Alsace et Lorraine*.
- LAMOTTE M., 1967. — Initiation aux méthodes statistique en biologie, 1-141, 2^e éd., Masson, Paris.
- LONG Ch. A., 1968. — An Analysis of patterns of variation in some representative Mammalia. P. Art. 1, A Review of estimates of variability in selected measurements. *Trans. of the Kansas Acad. of Sc.*, 71 : 201-227, 1 tableau.

- MAACK G. A., 1865. — Palaeontologische Untersuchungen über Noch unbekannte. lophiodonfossilien von Heidenheim am Hahnen Kosnine in Mittelfranken, etc., 1-76, 14 pl.
- NOUËT J.-B., 1851. — Note sur une nouvelle espèce de *Lophiodon* (*Lophiodon lauricense*). *Mém. Acad. Sc. Toulouse*, (4) 1 : 245-250.
- PICTET F.-J. et HUMBERT A., 1869. — Mémoire sur les animaux vertébrés trouvés dans le terrain sidérolithique du canton de Vaud et appartenant à la faune éocène. *Nat. Pal. Suisse*, (5) 2 : 121-197, pl. 14-28.
- RAT P., 1965. — La succession stratigraphique des Mammifères dans l'Eocène du Bassin de Paris. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7) 7 : 248-256.
- RICHARD M., 1946. — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine; les gisements de Mammifères tertiaires. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n. sér., n° 52, 1-380.
- ROMAN F., 1910. — Excursions de la Société géologique aux environs d'Alais et de Nîmes, et Monographie de la faune lacustre du Sannoisien du Gard. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) 10 : 899-927, 3 pl.
- SIMPSON G.-G., 1944. — Tempo and Mode in evolution. 18 : 237 p. Columbia University Press, New York. Traduct. française, Ed. Albin Michel, Paris.
- STEHLIN H.-G., 1904. — Sur les Mammifères des sables bartoniens du Castrais. *Bull. Soc. géol. Fr.*, (4) : 445-475, pl. 11-12.
- STEHLIN H.-G., 1903-1916. — Die Sängetiere des Schweizerischen Eocaens, Cristischer Catalog. der Materialien. *Abh. Schweiz. pal. Ges.*, 30-41 : 1-1552, pl. 32.
- SUDRE J., 1969. — Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères *Palaeovertebrata*, Montpellier, 1969, 2 : 95-156, 21 fig.
- THALER L., 1965. — Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. *C. R. somm. Soc. géol. Fr.*, 1965 (4) : 118.
- THALER L., 1966. — Les Rongeurs du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. nat. n.*, Sér. 17 : 295 p., 25 fig., 27 pl.
- VIRET J., 1958. — *Perissodactyla* in Piveteau J., *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, 6 (2) : 368-491.

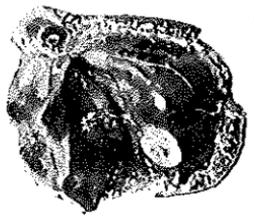
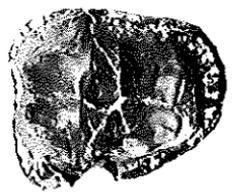
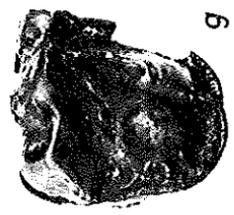
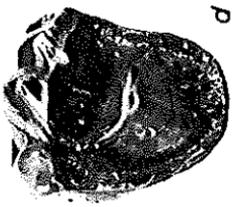
PLANCHES

PLANCHE 1

P2 supérieures de *Lophiodon lautricense* NOULET

a : RBN 1054; b : RBN 1010; c : RBN 320; d : RBN 1054; e : RBN 366;
f : RBN 321; g : RBN 1002; h : RBN 1057; i : RBN 1065; j : RBN 1063;
k : RBN 221; l : RBN 1056.

(Robiac-Nord).



1 cm

PLANCHE 2

P3 supérieures de *Lophiodon lautricense* NOUËT

a : RBN 318; b : RBN 202; c : RBN 312; d : RBN 220; e : RBN 317;

f : RBN 327; g : RBN 228; h : RBN 316.

(Robiac-Nord)

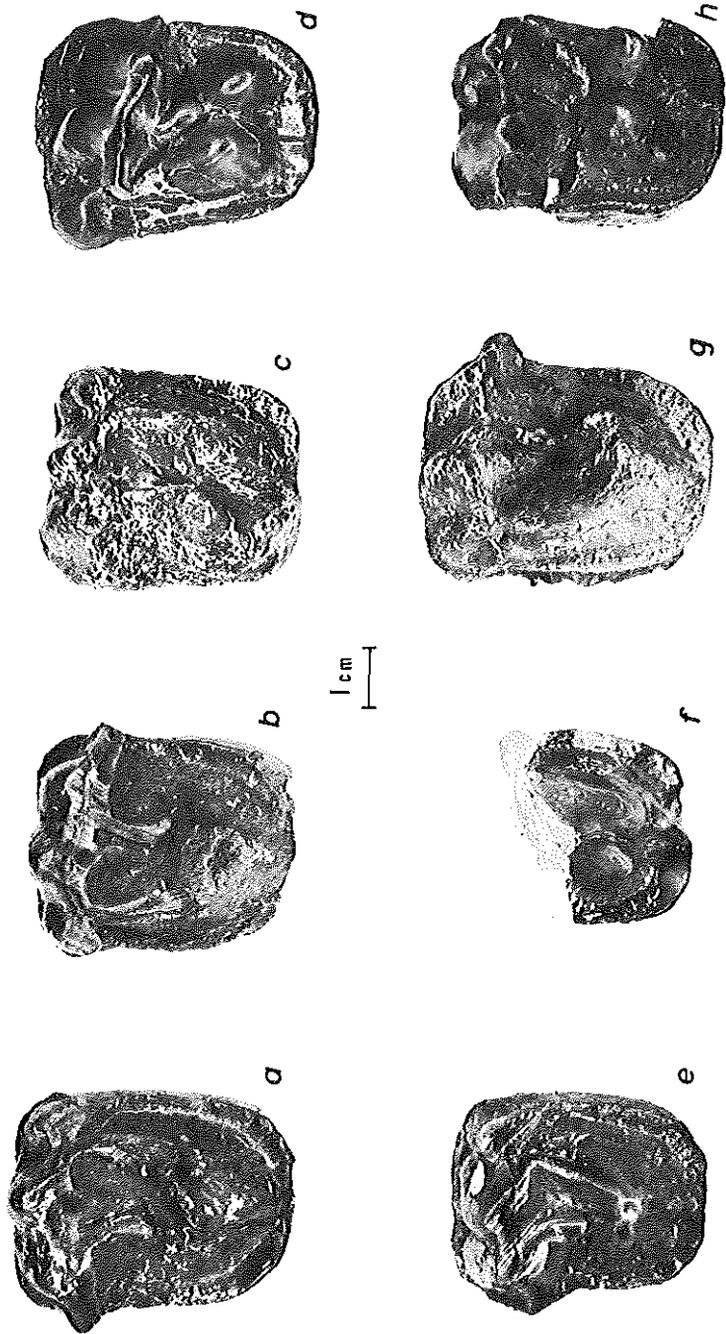
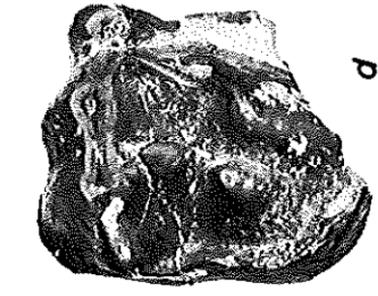


PLANCHE 3

P4 supérieures de *Lophiodon lauricense* NOULET

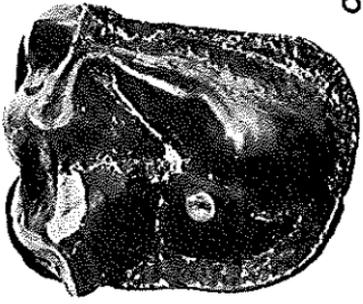
a : RBN 309; b : moulage d'une dent des collections de l'Institut de Paléontologie d'Utrecht; c : RBN 311; d : RBN 344; e : RBN 315; f : RBN 308; g : RBN 222.
(Robiac-Nord).



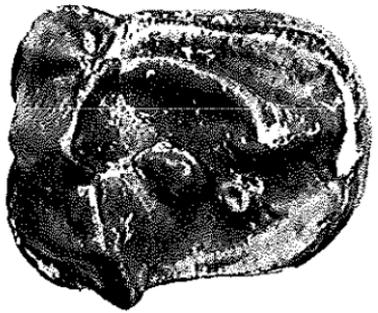
d



g



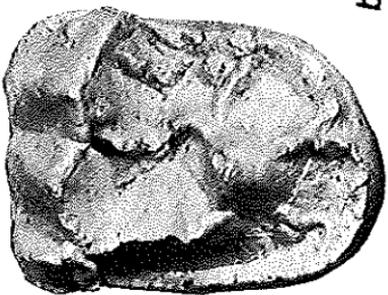
c



f



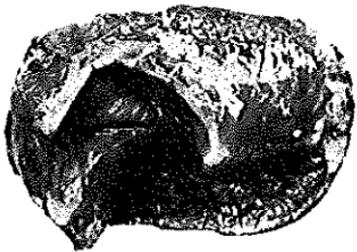
1 cm



b



e



a

PLANCHE 4

Dentitions supérieures de *Lophiodon lauricense* NOULET

a : RBN 3344; maxillaire dr. avec P2-P3;

b : RBN 3303; fragment de maxillaire dr. avec P2-M1
(Robiac-Nord).

