

# Sur le crâne de *Propalaeotherium isselanum* (Mammalia, Perissodactyla, Palaeotheriidae) de Pépieux (Minervois, Sud de la France)

Jean A. REMY

Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés, Institut des Sciences de l'Évolution,  
Université de Montpellier 2, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)  
jean.a.remy@wanadoo.fr

Remy J. A. 2001. — Sur le crâne de *Propalaeotherium isselanum* (Mammalia, Perissodactyla, Palaeotheriidae) de Pépieux (Minervois, Sud de la France). *Geodiversitas* 23 (1) : 105-127.

## RÉSUMÉ

Un dégagement complémentaire du crâne de *Propalaeotherium* de Pépieux signalé et figuré par Filhol (1888) a été effectué. La nouvelle étude réalisée confirme son attribution à l'espèce *P. isselanum*, notamment grâce à la comparaison avec un avant-crâne provenant d'Issel. Elle a également mis en évidence que les dents de ce spécimen sont un peu plus grandes, un peu plus hautes, plus lophodontes, moins globuleuses et possèdent un émail plus fin que celles du matériel relativement abondant du Geiseltal MK rapporté jusqu'ici à *P. « isselanum »*. Le crâne de Pépieux se caractérise en outre par un degré d'encéphalisation relativement bas ; il se différencie de ceux du Geiseltal par une moindre largeur, un diastème post-canine moins allongé et une confluence des forams optiques dans un seul canal optique. L'ensemble de ces observations indique que la forme du Geiseltal MK pourrait appartenir à une espèce différente, encore non définie.

## MOTS CLÉS

Mammalia,  
Perissodactyla,  
Palaeotheriidae,  
Éocène moyen,  
Sud de la France,  
anatomie crânienne,  
moulage endocrânien.

## ABSTRACT

*About the skull of Propalaeotherium isselanum (Mammalia, Perissodactyla, Palaeotheriidae) from Pépieux (Minervois, southern France).*

The preparation of the skull of *Propalaeotherium* from Pépieux formerly described and figured by Filhol (1888) has been improved. A new study of this specimen corroborates its assignment to the species *P. isselanum*, through the comparison with a partial skull from Issel. Moreover it is brought to light that the teeth are slightly larger, slightly higher, more lophodont and less bulky, with a thinner enamel, than those of the rather rich Geiseltal MK material, up to now referred to as *P. "isselanum"*. The skull is otherwise characterized by a rather low degree of encephalization; it is narrower, has less elongate post-canine diastemata than the Geiseltal ones and contrarily presents optic foramina joining together in a single optic canal. These observations lead to the conclusion that the Geiseltal MK form might represent a new, so far undefined, species.

## KEY WORDS

Mammalia,  
Perissodactyla,  
Palaeotheriidae,  
middle Eocene,  
southern France,  
skull anatomy,  
endocranial cast.

## INTRODUCTION

Dans son travail sur les Vertébrés d'Issel, Filhol (1888) décrit et figure quelques spécimens provenant des environs de Pépieux (Aude) : deux fragments de mandibules rapportées à *Lophiodon leptorhynchum* et le crâne dont il va être question ici (MNHN EBA-508), qu'il attribue à « *Pachynolophus isselanus* (Cuvier, 1824) » (Filhol 1888 : 168-170, pl. XX, figs 12-14), mais qui a été depuis rapporté au genre *Propalaeotherium*. Pour cette espèce, c'est, à ma connaissance, le seul crâne provenant du Sud de la France et conservé dans les collections publiques. Bien que très détérioré, il mérite de ce fait une nouvelle description, pour servir de base de comparaison aux spécimens découverts dans d'autres régions et notamment à l'important matériel du Geiseltal.

Tel qu'il avait été observé par Filhol, ce crâne était très imparfaitement dégagé et nécessitait un complément de préparation. Les fosses orbito-temporales, le palais et la base du crâne étaient entièrement comblés par le sédiment. Au point de vue dentaire, seuls étaient visibles la moitié externe de la M3 gauche, le paracône de M1 droite et aux dires de Filhol, les PM3 et PM4 droites intactes, ainsi que les ectolophes de PM2 et PM1 probablement droites. Lorsque le crâne m'a été confié, les ectolophes de PM3, PM2 et PM1 avaient disparu et on apercevait une section des dents jugales gauches, de PM3 à M1 (Fig. 2A-D).

Le sédiment encaissant est un grès à ciment calcaire très consolidé et à base de grains assez grossiers, principalement de quartz. Devant les difficultés d'un dégagement mécanique, j'ai dû recourir à une attaque à l'acide acétique, en protégeant soigneusement la boîte crânienne pour éviter une détérioration du moulage endocrânien exposé du côté droit. Ces précautions m'ont interdit d'achever le dégagement des régions auditives droite et gauche.

Il s'agit donc d'un crâne mutilé, brisé dès l'époque de Filhol, en avant des prémolaires, dépourvu de la partie postérieure des arcades zygomatiques et de la totalité des articulations

squamoso-mandibulaires. Toute la surface dorsale est écaillée et ce qui reste du massif facial est un peu aplati et déporté vers la gauche.

La préparation de la pièce a achevé la mise au jour des dents jugales. Outre celles dont on a déjà noté la détérioration, les autres dents enfouies dans le sédiment étaient toutes plus ou moins abîmées, à l'exception de M3 droite, absolument intacte : la moitié externe de M2 gauche manque, M3 gauche est un peu échancrée au niveau de l'hypocône, le parastyle de M2 droite et le métacône de M1 droite sont ébréchés ; PM4 droite est restée à peu près intacte, sauf à la base du paracône et du parastyle.

L'animal était un jeune adulte. Les M3 sont en place sur l'arcade mais absolument non abrasées. L'usure des M1 n'est que modérée.

### ABRÉVIATIONS

GMH	Geiseltalmuseum, Halle (Saale) ;
MBA	Naturhistorisches Museum, Basel ;
MDA	Hessisches Landesmuseum, Darmstadt ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;

Définition des paramètres : voir Tableau 4.

### DENTITION

La dentition présente la morphologie propre au genre *Propalaeotherium* (Fig. 1). Elle se caractérise d'abord par une forte hétéroodontie (voir mesures des dents, Tableau 1) : les dents jugales ont une surface fortement et régulièrement croissante de PM1 à M3 et les prémolaires ne sont pas molariformes. La lophodontie est assez marquée, avec ectolophe et lophes transverses bien formés. Les molaires sont pourvues de mésostyles proéminents et aigus, mais s'estompant vers l'ectocingulum, et de forts parastyles. C'est une dentition brachyodonte ; toutefois l'indice de hauteur de la M3, 0,55 (Tableau 4), est relativement élevé pour un *Propalaeotherium*.

Autres particularités de la dentition jugale, il existe peut-être un certain degré de macroodontie (Annexe 2). Par ailleurs, les cuspidés sont pointues avec des parois rectilignes cervico-apicalement, peu convexes et des vallées profondes, ce qui leur

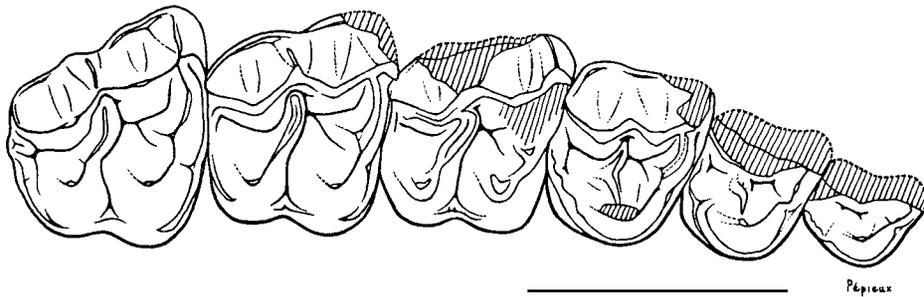


FIG. 1. — *Propalaeotherium isselanum*, crâne (MNHN EBA-508) (Pépieux), série des dents jugales droites en vue triturante. Échelle : 2 cm.

donne un aspect peu globuleux, « maigre ». L'épaisseur de l'émail visible sur les sections exposées est (corrélativement ?) assez faible : au maximum 560  $\mu\text{m}$  pour les cuspidés externes ; c'est plutôt moins que chez *P. parvulum* (Laurillard, 1849) de Lissieu, pourtant plus petit (Remy 1976) (Tableau 4). Les cingulums sont relativement bas pour un *Propalaeotherium*.

Les molaires possèdent un paraconule triangulaire, à peine séparé du protocône par un sillon peu profond ; leur métalophe, sans métaconule bien individualisé, est recourbé en crochet vers la base de la prémétacrista ; leur cingulum labial, peu débordant, surplombe assez nettement les racines ; leur cingulum lingual, affaibli de M1 à M3, est interrompu sur les cuspidés. La M3, étroite à l'arrière, est peu allongée ; elle présente un cingulum postérieur bien marqué, fendu au milieu par un profond sillon parasagittal.

Quant aux prémolaires, les figures des PM3 et PM4 données par Filhol sont peu réalistes (1888 : figs 12 ; 13). On retiendra seulement de sa description la présence de deux cuspidés externes distinctes sur PM3, presque confondues sur PM2 et d'une seule cuspidé externe sur PM1. On note que PM4 n'a pas de mésostyle, mais au contraire une concavité séparant les côtes des cuspidés labiales ; la crête distale du protocône ne porte pas trace d'hypocône ; le métaconule, parallèle au métalophe des molaires, est raccordé par une crête aiguë au protocône, ce qui lui donne un aspect trifide. La PM3 est très semblable comme structure, mais plus petite. On distingue deux cônes bien individualisés sur le

protolophe de PM2. Le cingulum lingual est continu sur les prémolaires, relativement large, notamment sur PM3, et de plus en plus surplombant de PM4 à PM2. PM1 était biradiculée.

#### ANATOMIE CRÂNIENNE

Pour la définition des paramètres crâniens, se reporter au Tableau 4.

On doit noter en premier lieu que l'état de conservation du spécimen ne permet de retrouver pratiquement aucune suture.

La description s'appuie à titre comparatif sur un avant-crâne de *Propalaeotherium* d'Issel (MNHN EBA-509), mais surtout sur le matériel du Geiseltal. Cependant, malgré la richesse des collections de Halle, on ne dispose, à ma connaissance, que de trois ou quatre spécimens crâniens rapportés par Franzen & Haubold (1986) à *P. isselanum* et susceptibles de fournir des données anatomiques, essentiellement GMH XXXVI-36, XXXVI-528 et XXII-554 ; le crâne GMH XLIII-230 est écrasé dans toutes les directions et de ce fait peu utilisable. J'ai donc cherché aussi quelques éléments de comparaison dans les restes plus abondants de *P. hassiacum* Haupt, 1925 des gisements allemands, espèce réputée ancestrale de la précédente. En dépit des différences spécifiques, ce matériel a également été mis à contribution pour tenter de donner une reconstitution de l'aspect global du crâne de Pépieux (Fig. 5).

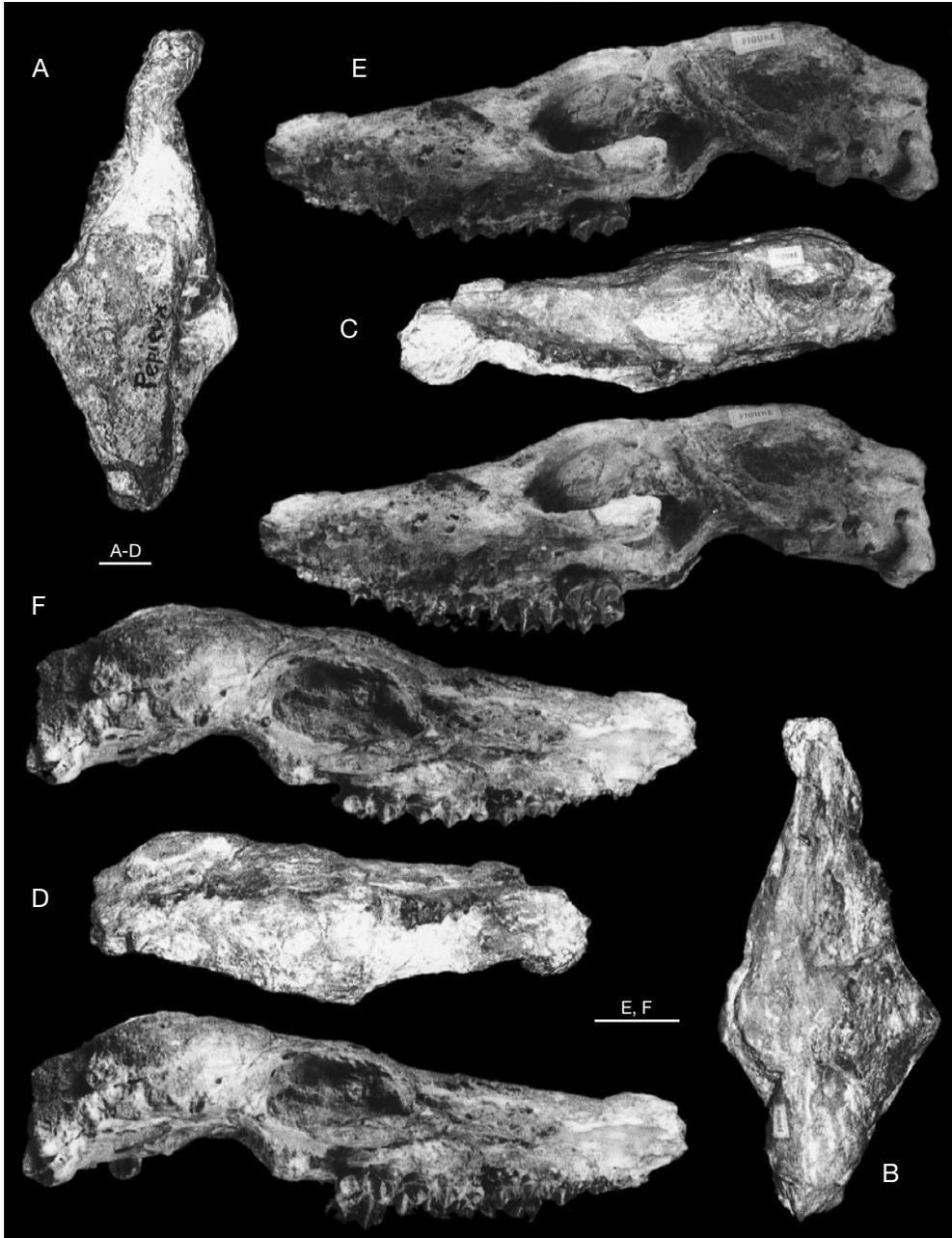


FIG. 2. — *Propalaeotherium isselanum*, crâne (MNHN EBA-508) (Pépieux) ; **A-D**, état du crâne avant dégagement ; **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale ; **C**, vue latérale gauche ; **D**, vue latérale droite ; **E-F**, état actuel, stéréophotographies ; **E**, vues latérales gauches ; **F**, vues latérales droites. Échelles : 2 cm.



FIG. 3. — *Propalaeotherium isselanum*, crâne (MNHN EBA-508) (Pépieux), état actuel. Stéréophotographies ; **A**, vues ventrales ; **B**, vues dorsales. Le moulage endocrânien est vu ici obliquement, ce qui lui donne un aspect plus élargi qu'il n'est en réalité (voir Fig. 5A). Échelle : 2 cm.

TABLEAU 1. — Mesures dentaires comparées chez *Propalaeotherium isselanum* du Midi de la France et le *Propalaeotherium « isselanum »* du Geiseltal MK ; (1), longueur de l'ectolophe ; (2), largeur ; (3), grand diamètre du paracône à l'angle postéro-interne ; (4), mesure perpendiculaire à D.

	PM2				PM3				PM4			
	L <sup>(1)</sup>	I <sup>(2)</sup>	D <sup>(3)</sup>	d <sup>(4)</sup>	L	I	D	d	L	I	D	d
<b><i>Propalaeotherium isselanum</i></b>												
<b>Pépieux</b>												
<b>MNHN EBA-508</b>		6,7			10,5	12,2			11,8	14,7	14,7	13,3
<b>Issel</b>												
MBA Iss-71												
MNHN EBA-509 (d)	9,3	10,9	11,3	10,8	10,7	13,9	13,9	13,8	11,2	15,6	15,8	15,6
N	1	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2
Moyenne	9,30	8,80	11,30	10,80	10,60	13,05	13,90	13,80	11,50	15,15	15,25	14,45
<b><i>Propalaeotherium « isselanum »</i> du Geiseltal MK</b>												
<b>Geiseltal uMK</b>												
VI-574	8,0	10,1	10,4	9,0	9,8	12,4	12,2	10,1	9,8	14,1	14,6	12,3
VI-785					7,3	8,4	8,9	7,5	7,3	11,0	11,3	9,3
VI-818									8,7	13,0	12,8	12,3
VI-138												
VI-10585												
VI-293	8,4	8,2	9,3	8,1	9,0	12,4	11,9	10,7	10,6	14,6	14,1	12,9
VI-10287												
VI-34					9,3	12,4	12,1	11,3	10,3	14,9	14,3	14,2
VI-10235					8,2	10,6	11,4	9,0	9,1	13,0	12,6	10,9
N	2	2	2	2	5	5	5	5	6	6	6	6
Moyenne	8,20	9,15	9,85	8,55	8,72	11,24	11,30	9,72	9,30	13,43	13,28	11,98
Écart-type					0,9834	1,7686	1,3766	1,5040	1,2116	1,4320	1,2703	1,6928
Coefficient variation					11,3	15,7	12,2	15,5	13,0	10,7	9,6	14,1
<b>Geiseltal oMK</b>												
XXXVI-69 s	7,7	7,0	8,4	7,5	9,5	11,7	11,8	11,0	10,0	13,5	13,5	12,1
XXXVI-528 d	9,0	8,8	9,3	8,5	10,1	12,4	12,4	12,2	11,5	13,4	13,9	13,6
XXXVI-50	8,0	7,4	9,0	7,0	10,4	11,9	13,0	11,6	10,2	13,2	13,2	12,7
XXII-554					7,8	10,6	10,1	9,8	9,3	13,2	12,5	10,8
3912									9,5	14,3	13,2	13,3
N	3	3	3	3	4	4	4	4	5	5	5	5
Moyenne	8,23	7,73	8,90	7,67	9,45	11,65	11,83	11,15	10,10	13,52	13,26	12,50
Écart-type					1,1619	0,7594	1,2500	1,0247	0,8631	0,4550	0,5128	1,1113
Coefficient variation					12,3	6,5	10,6	9,2	8,6	3,4	3,9	8,9
<b>Geiseltal uMK + oMK</b>												
N	5	5	5	5	9	9	9	9	11	11	11	11
Moyenne	8,22	8,30	9,28	8,02	9,04	11,42	11,53	10,36	9,66	13,47	13,27	12,22
Écart-type	0,5020	1,2247	0,7259	0,7918	1,0667	1,3516	1,2689	1,4466	1,0984	1,0537	0,9551	1,4141
Coefficient variation	6,1	14,8	7,8	9,9	11,8	11,8	11,0	14,0	11,4	7,8	7,2	11,6
<b>Test de comparaison Geiseltal oMK / Geiseltal uMK</b>												
t	0,0630	-1,4183	-1,7804	-1,3369	1,0232	0,4285	0,5912	1,6149	1,2338	0,1290	-0,0383	0,5831
Degrés de liberté	6	6	6	6	11	11	11	11	14	14	14	14
Signification	NS	NS	> 80	NS	NS	NS	NS	> 80	NS	NS	NS	NS
<b>Test de comparaison Geiseltal MK / <i>Propalaeotherium isselanum</i></b>												
t	-1,9640	-0,3471	-2,5401	-3,2049	-1,9765	-1,5587	-1,7695	-2,2588	-2,2642	-2,1333	-2,7354	-2,0237
Degrés de liberté	4	5	4	4	9	9	8	8	11	11	11	11
Signification	> 80	NS	> 90	> 95	> 90	> 80	> 80	> 90	> 95	> 90	> 98	> 90

	M1				M2				M3			
	L	I	D	d	L	I	D	d	L	I	D	d
<b><i>Propalaeotherium isselanum</i></b>												
<b>Pépieux</b>												
<b>MNHN EBA-508</b>	14,6	16,3	18,4	16,1	15,9	17,4	18,5	17,0	16,3	18,7	20,3	17,1
<b>Issel</b>												
MBA Iss-71					17,5	20,5	22,2	19,6	20,0	21,6	23,5	21,6
MNHN EBA-509 (d)	15,0	17,2	18,0	16,8	17,4	19,9	20,8	19,5	17,0	20,0	21,5	19,6
N	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3
Moyenne	14,80	16,75	18,20	16,45	16,93	19,27	20,50	18,70	17,77	20,10	21,77	19,43
<b><i>Propalaeotherium « isselanum » du Geiseltal</i></b>												
<b>Geiseltal uMK</b>												
VI-574	12,4	15,3	16,5	15,3	14,6	17,3	18,2	16,3	15,2	18,7	19,6	16,4
VI-785					13,0	18,6	19,5	17,4	13,7	17,3	18,6	16,4
VI-818	12,3	14,3	15,3	13,3	14,5	14,9	15,7	14,9	14,0	16,1	17,4	16,0
VI-138									14,3	17,3	18,7	16,7
VI-10585									14,2	17,9	18,5	16,4
VI-293												
VI-10287					13,7	17,5	18,5	17,6	14,6	18,4	19,0	17,2
VI-34	12,5	17,0	17,4	16,8	14,0	18,4	19,7	18,6	14,5	18,9	20,4	17,2
VI-10235	12,5	15,1	17,1	14,2	15,9	17,9	19,0	17,2	15,0	17,6	19,6	15,9
N	4	4	4	4	6	6	6	6	8	8	8	8
Moyenne	12,43	15,43	16,58	14,90	14,28	17,43	18,43	17,00	14,44	17,78	18,98	16,53
Écart-type	0,0957	1,1354	0,9287	1,5078	0,9827	1,3382	1,4556	1,2665	0,4984	0,9114	0,9051	0,4862
Coefficient variation	0,8	7,4	5,6	10,1	6,9	7,7	7,9	7,4	3,5	5,1	4,8	2,9
<b>Geiseltal oMK</b>												
XXXVI-69 s	12,5	15,8	17,1	15,8	13,7	16,9	17,7	17,2	14,0	17,2	18,7	16,3
XXXVI-528 d	13,4	15,5	17,4	15,1	15,7	17,1	19,3	17,8	16,1	17,6	19,7	17,8
XXXVI-50	13,4	15,3	17,1	15,5	15,4	16,8	19,3	16,6	15,2	17,2	19,3	16,6
XXII-554	11,6	15,8	16,3	14,9	13,8	16,6	17,9	16,1	15,3	18,1	20,2	16,1
3912	13,1	16,0	16,4	16,3	14,7	17,6	19,4	17,6	16,2	18,4	20,8	17,2
N	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Moyenne	12,80	15,68	16,86	15,52	14,66	17,00	18,72	17,06	15,36	17,70	19,74	16,80
Écart-type	0,7649	0,2775	0,4827	0,5586	0,9072	0,3808	0,8438	0,7057	0,8849	0,5385	0,8081	0,6964
Coefficient variation	6,0	1,8	2,9	3,6	6,2	2,2	4,5	4,1	5,8	3,0	4,1	4,2
<b>Geiseltal uMK + oMK</b>												
N	9	9	9	9	11	11	11	11	13	13	13	13
Moyenne	12,63	15,57	16,73	15,24	14,45	17,24	18,56	17,03	14,79	17,75	19,27	16,63
Écart-type	0,5788	0,7348	0,6801	1,0561	0,9223	1,0023	1,1690	1,0011	0,7900	0,7633	0,9196	0,5648
Coefficient variation	4,6	4,7	4,1	6,9	6,4	5,8	6,3	5,9	5,3	4,3	4,8	3,4
<b>Test de comparaison Geiseltal oMK / Geiseltal uMK</b>												
t	0,9612	0,4922	0,5992	0,8609	0,6549	-0,6953	0,3874	0,0939	2,4318	-0,1652	1,5405	0,8438
Degrés de liberté	12	12	12	12	14	14	14	14	16	16	16	16
Signification	NS	> 95	NS	> 80	NS							
<b>Test de comparaison Geiseltal MK / <i>Propalaeotherium isselanum</i></b>												
t	-5,0049	-2,0891	-2,8950	-1,5280	-4,1454	-2,7469	-2,2665	-2,3475	-4,4543	-4,1065	-3,7208	-4,3764
Degrés de liberté	9	9	9	9	12	12	12	12	14	14	14	14
Signification	> 99,9	> 90	> 98	> 80	> 99	> 98	> 95	> 95	> 99,9	> 99	> 99	> 99,9

### PROPORTIONS GÉNÉRALES

Les mesures partielles accessibles sur la pièce permettent d'estimer la longueur basale LBCT entre 200 et 210 mm (Annexe 1). On peut en déduire un poids de l'ordre de 24 à 32 kg (Annexe 2).

La largeur totale du crâne LABZ semble avoir été comprise entre 80 et 85 mm (Annexe 1). La valeur correspondante sur le crâne de *P. « isselanum »* du Geiseltal XXXVI-36 est de 100 mm environ pour un animal de taille comparable (sinon même plus petit, à en juger d'après les rangées dentaires). De même, chez *P. hassiacum*, le crâne GMH XIV-3238 mesure 103 mm de large et XIV-2175, 105,5 mm. Il est vrai que ces divers spécimens du Geiseltal, contrairement à celui de Pépieux, sont fortement aplatis, ce qui peut avoir quelque peu étalé latéralement les zygomas. Il n'en reste pas moins qu'on doit admettre avec Filhol que le crâne de Pépieux devait être relativement étroit (Fig. 5).

En hauteur, d'après la variable HAPO, mesurée à l'aplomb de l'apophyse post-orbitaire (Annexe 1), le spécimen apparaît moins haut que les bêtes de Messel et du Geiseltal, mais dans ces deux séries de gisements, les crânes visibles de profil, au contraire de ceux qui ont été cités plus haut, sont écrasés latéralement et donc peut-être un peu étirés en hauteur.

### RÉGION FACIALE

Si le palais est peu déformé à l'arrière, la partie antérieure en est resserrée et quelque peu écrasée latéralement. Le diastème post-canine n'est pas conservé dans sa totalité ; il devait être plus long que les 10 à 12 mm subsistant en avant de la PM1 gauche, mais on remarque à ce niveau l'extrémité distale de l'alvéole de la canine. L'émergence de cette dent n'était certainement pas très loin et le diastème probablement pas plus long que celui du crâne d'Issel, de taille approximativement identique, sur lequel la variable DPC (distance C-PM2) mesure 22 mm au maximum soit environ 29 % de la longueur PM2-M3. Chez les bêtes du Geiseltal, le diastème est nettement plus long : de 32 à 50 % de la rangée dentaire supérieure chez *P. hassiacum* et de 39 à 41 % chez *P. « isselanum »* (Tableau 3).

Il ne subsiste rien de l'ouverture nasale, les pré-maxillaires et les nasaux étant totalement détruits,

rien non plus de la fenêtre palatine antérieure (présente sur le crâne GMH XXXVI-36).

Le foramen infra-orbitaire s'ouvre à l'aplomb de la PM3, comme sur le maxillaire d'Issel et sur ceux du Geiseltal (cette donnée est également très stable chez *P. hassiacum*, les variations ne dépassant pas les bords antérieur et postérieur de cette dent chez les adultes). Il est situé à 8 mm au-dessus du plan du rebord alvéolaire, moins haut qu'au Geiseltal (9,5 à 13 mm). Le canal infra-orbitaire était relativement long (40 mm). Le carrefour lacrymo-naso-maxillo-frontal est illisible des deux côtés.

Les arcades zygomatiques mesurent 11,5 mm de large à l'arrière de l'orbite, mais cette donnée est sans doute peu significative, car apparemment très variable ontogéniquement sur le matériel allemand (9,5 à 17 mm) ; elles ne se rétrécissent pas notablement à leur racine antérieure sur notre spécimen. Le relief latéral de la face y est par ailleurs trop perturbé pour qu'on puisse déterminer s'il y avait une brusque rupture de pente à ce niveau dans le plan horizontal. Vers l'arrière, les arcades divergent modérément et elles semblent se redresser légèrement en direction dorsale.

Le bord antérieur de l'orbite est aligné sur le mésostyle de la M2, un peu plus en arrière que sur la pièce d'Issel (bord antérieur de M2), mais à peu près comme chez les bêtes du Geiseltal. D'après la longueur supposée du DPC, la longueur du massif facial anté-orbitaire (LCOR) semble avoir été proche de la moyenne des Equoidea. L'apophyse post-orbitaire, bien que très endommagée, est un peu préservée à gauche ; elle ne devait pas être très allongée. D'après la restitution de symétrie du crâne (Annexe 1), j'ai évalué à 26 mm la hauteur de l'ouverture orbitaire, ce qui conduit à une valeur de l'ordre de 780 mm<sup>2</sup> (30 × 26) pour la surface SOR. Par suite, la taille de l'orbite apparaît un peu en-dessous de la moyenne des Equoidea, mais au-dessus de la norme des *Palaeotherium* (Fig. 4).

La cavité orbitaire est assez profonde à l'avant. À l'intérieur de celle de gauche, à défaut d'observer la moindre suture, on reconnaît le foramen lacrymal, l'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire, le canal sphéno-palatin et le double canal

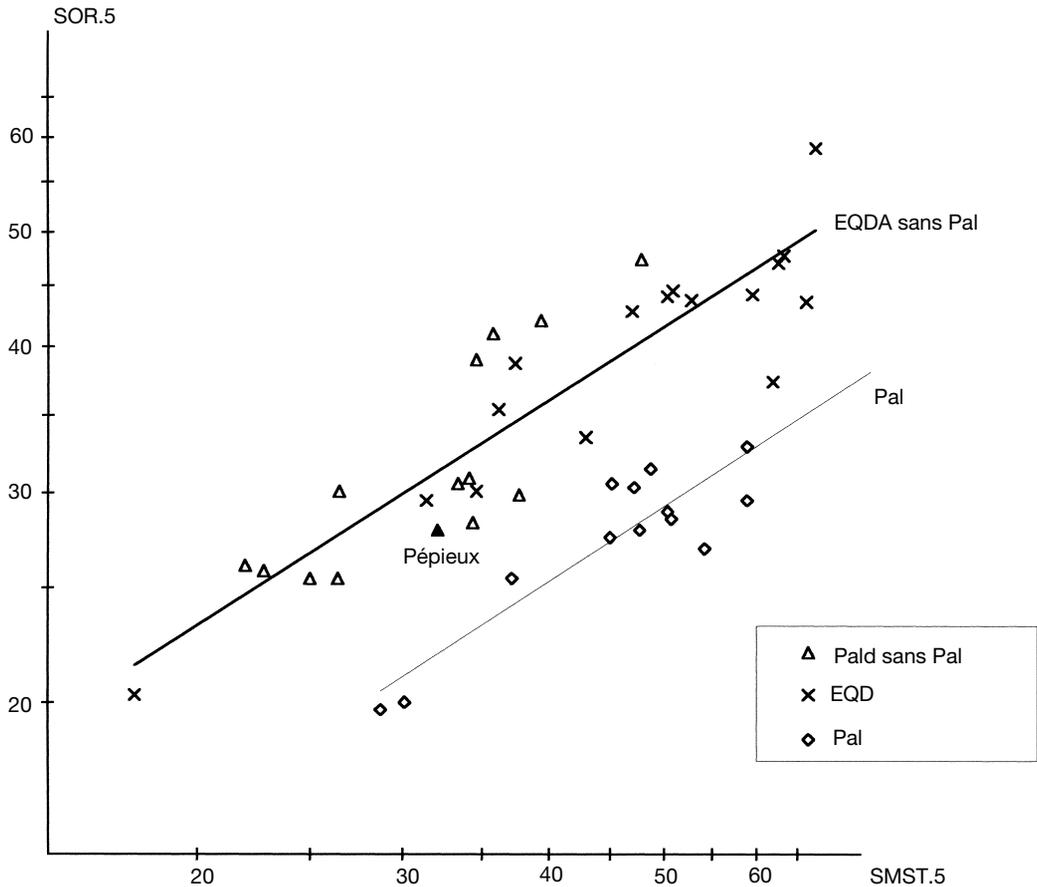


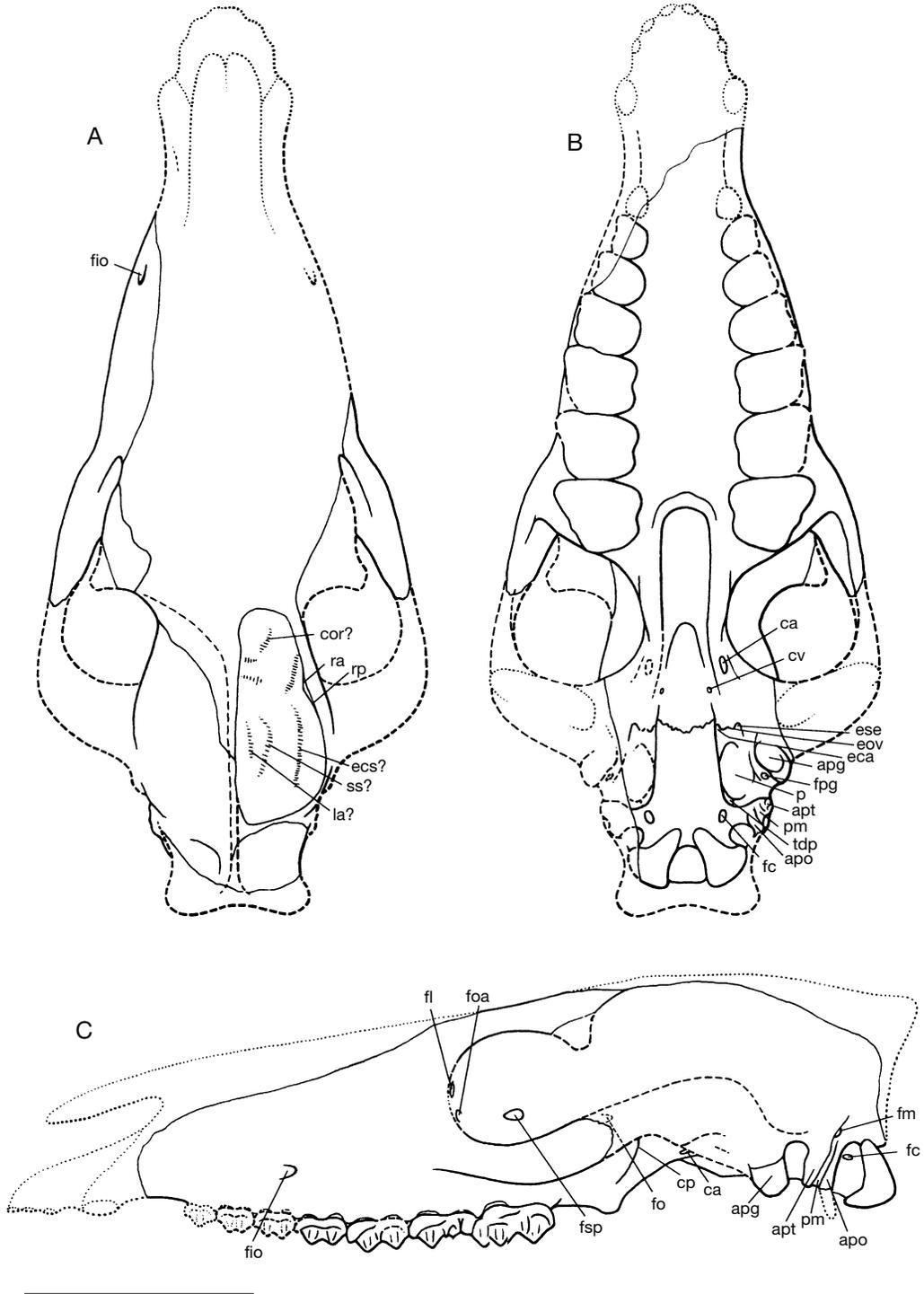
FIG. 4. — Régression de la surface orbitaire (SOR) sur la surface masticatoire SMST prise comme référence de stature chez les Equoidea, repris de Remy 1998 : fig.16. Abréviations : **Pal**, *Palaeotherium* ; **Pald sans Pal**, autres Palaeothériidés ; **EQD**, Équidés ; **EQDA sans Pal**, la droite est la courbe de tendance pour l'ensemble des Equoidea, sauf *Palaeotherium*. Pour la liste des taxons, voir Remy 1998.

palatin postérieur. Une concavité présente sous le canal lacrymal pourrait correspondre à la petite fosse connue à cet endroit chez d'autres Paléothériidés, entre autres chez les *Plagiolophus*, et qui était probablement destinée au logement du muscle petit oblique (Remy 1972). Il n'y a malheureusement pas de contrôle possible de ces observations de l'autre côté. La tubérosité maxillaire est très courte et basse, mais son épaisseur est difficilement chiffrable, car le plancher orbitaire est extrêmement accidenté et irrégulier. Y a-t-il eu un écrasement *post-mortem* ? C'est possible car cette zone est plus régulière et plus épaisse au Geiseltal.

La constriction post-orbitaire, qu'on peut considérer comme représentant la limite postérieure de la région faciale (Remy 1992), est située, comme le dit Filhol, immédiatement derrière l'apophyse post-orbitaire. La conformation du crâne à ce niveau est à peu près identique chez *P. hassiacum*.

#### BOÎTE CRÂNIENNE

À l'arrière de la fosse orbito-temporale gauche, la crête ptérygoïdienne est bien conservée, mais les orifices qu'elle dissimule n'ont pas pu être dégagés. Le foramen optique en est bien séparé ; son rebord postéro-externe se situe 9 mm en avant de cette crête. Une très mince lame osseuse l'isole de



son homologue, mais les deux canaux se rejoignent juste à l'arrière des foramens et il n'y a au-delà qu'un seul canal optique impair et médian. Sur le crâne du Geiseltal GMH XXII-554, les deux foramens optiques sont au contraire bien séparés, par une lame osseuse de 9 mm d'épaisseur. Cette différence me paraît importante. Alors que chez *Hyracotherium* les deux foramens perforent le crâne de part en part (Kitts 1956), chez les Equidae de *Mesohippus* à *Equus*, Edinger (1948) note un écartement progressif des troncs nerveux de la base du crâne. De même, chez les Equoidea européens, on observe une séparation de plus en plus grande dans le temps de ces orifices, confluent chez *Pachynolophus livinierensis*, du niveau MP 15 (Savage *et al.* 1965) et chez *Palaeotherium* (*Franzenitherium*) *lautricense*, du MP 16, mais bien séparés chez les *Palaeotherium* tardifs (Remy 1992). La plus grande séparation des canaux optiques sur la pièce du Geiseltal XXII-554 apparaît donc comme une disposition plus dérivée que celle qu'on observe sur l'animal de Pépieux, censé être pourtant plus récent (*cf. infra*).

En vue ventrale, la crête ptérygoïdienne de l'alisphénoïde est en relief par rapport au basisphénoïde. Le canal de l'alisphénoïde est par suite très superficiel et il ne semble pas qu'il ait pu y avoir l'anastomose intra-osseuse entre les deux canaux homologues observée chez *Palaeotherium* (mais absente de *Plagiolophus*, de *Leptolophus* et d'un nouveau ?*Palaeotheriidae* du Quercy ; Remy 1992, 1998, 1999). Il ne semble pas non plus y avoir d'anastomose chez *Propalaeotherium hassiacum* (GMH XIV-3125).

Pour ce qui est de la région des articulations squamoso-mandibulaires, il ne reste que la partie interne de l'apophyse post-glénoïde gauche ; son

extrémité est libre, bien arrondie mais pas très volumineuse ; un assez gros foramen post-glénoïde est présent.

Le processus jugulaire gauche, seul conservé, est brisé à son extrémité ; on y distingue trois composantes. Tout d'abord l'apophyse post-tympanique qui est longue, presque aussi longue que la post-glénoïde, dont elle se rapproche à son extrémité en canalisant légèrement le méat auditif externe. Elle affecte la forme d'une lame, légèrement oblique en avant vers l'intérieur, et qui constitue, vue de profil, la moitié de la base du processus jugulaire. L'apophyse paroccipitale, dont l'extrémité manque, présente également la forme d'une lame, en position plus médiane ; elle est aussi mince mais encore plus large que la post-tympanique qu'elle déborde caudalement ; elle semble avoir divergé à l'arrière à l'apex. Une troisième bande osseuse plus courte sépare ces deux apophyses. Elle appartient à la pars mastoïde et on y reconnaît la présence d'un foramen mastoïdien.

La structure tripartite du processus jugulaire se retrouve aussi chez les *Propalaeotherium* du Geiseltal et de Messel (*P. hassiacum*, XIV-2175, -3238, Me-97 ; *P. « isselanum »*, XXXVI-36) mais la conformation de cette région n'y est pas totalement identique à celle de Pépieux. L'apophyse post-glénoïde est plus étroite dans le sens antéro-postérieur et son apex plus fin, comme chez *Hyracotherium vasaccense* (Kitts 1956) ou les Équidés oligocènes ; mais, à l'inverse des Équidés chez qui le développement précoce du tympanique ossifié écarte les deux apophyses contiguës, l'apophyse post-tympanique a tendance chez eux à canaliser le méat auditif, davantage que sur le crâne de Pépieux. Par ailleurs, l'affleurement ventral de la pars mastoïde est plus large au Geiseltal,

◀ FIG. 5. — *Propalaeotherium isselanum*, crâne (MNHN EBA-508) (Pépieux), reconstruction schématique et partiellement hypothétique du crâne ; **A**, vue dorsale ; **B**, vue ventrale ; **C**, vue latérale gauche. Traits fins, limites de la pièce ; tirets, contours restitués par symétrie ou hautement probables ; pointillés, tracés hypothétiques (inspirés du matériel du Geiseltal et de Messel, notamment XIV-2175, XIV-3238 et Me-54a). Abréviations : **apg**, apophyse post-glénoïde ; **apo**, apophyse paroccipitale (pars occipitalis processus jugularis) ; **apt**, apophyse post-tympanique ; **ca**, canal de l'alisphénoïde (foramen alare posterius) ; **cor**, sulcus coronalis ? ; **cp**, crête ptérygoïdienne ; **cv**, canal vidien ou ptérygoïdien ; **eca**, échancrure carotidienne ; **ecs**, ectosylvia ? ; **eo**, échancrure ovale ; **ese**, échancrure sphéno-épineuse ; **fc**, foramen condylien (canalis nervi hypoglossi) ; **fo**, foramen infra-orbitaire ; **fl**, foramen lacrymal ; **fm**, foramen mastoïdien ; **fo**, foramen optique (derrière le zygoma) ; **foa**, fosse orbitaire antérieure ; **fpg**, foramen post-glénoïdien ; **fsp**, foramen sphéno-palatin ; **la**, sulcus lateralis ? ; **p**, périotique ; **pm**, pars mastoïde ; **ra**, scissure rhinale antérieure ; **rp**, scissure rhinale postérieure ; **ss**, suprasylvia ? ; **tdp**, trou déchiré postérieur (foramen lacerum posterius). Échelle : 5 cm.

provoquant une plus grande divergence de l'apophyse paroccipitale vers l'arrière. Ce type de structure du processus jugulaire existe non seulement chez les Équidés, mais aussi chez les *Pachynolophus* (de façon un peu différente : Savage *et al.* 1965 ; Remy 1972) et les *Plagiolophus*.

Le hiatus pétro-occipital est largement ouvert ; son bord antérieur est mal conservé des deux côtés, mais les échancrures carotidienne, ovale et épineuse pour l'artère méningée moyenne (qui semble avoir été particulièrement large) devaient être profondément indentées.

Le pétreux est conservé à gauche, mais il n'a pas pu être bien dégagé. Celui de droite est absent ou bien noyé dans la masse du remplissage endocrânien. La zone de contact avec le basioccipital est courte et ne concerne que la moitié postérieure du pétreux. La partie visible de celui-ci ne présente pas de particularités notables comparativement aux autres Paléothériidés. Le promontoire est un peu dissymétrique à l'avant et reste éloigné du bord antérieur du hiatus. Ni la fenêtre ovale, ni le canal facial ne sont dégagés ; seule apparaît la gouttière de sortie du nerf facial, ménagée à la base de l'apophyse jugulaire et orientée ventralement. La fenêtre ronde est dans sa position habituelle pour un paléothériidé, ouverte vers l'arrière parallèlement au plan frontal. Il n'y a pas trace d'un tympano-hyal. Le trou déchiré postérieur est presque rond et il n'est séparé du foramen condylien, qui est situé très antérieurement, que par une paroi osseuse d'à peine 3 mm.

La partie arrière du crâne est peu déformée, ni écrasée dorso-ventralement, ni aplatie latéralement, seulement un peu inclinée vers la gauche. L'absence, sans doute accidentelle, des crêtes sagittale et nuchales lui donne, de manière fallacieuse, un aspect surbaissé ; la longueur de la zone d'insertion du muscle temporal (LFT) ne peut être établie qu'approximativement à cause de cette érosion de l'arrière-crâne. La boîte crânienne est allongée et étroite, proportionnellement petite pour la stature de l'animal et le rétrécissement post-crânien est très accentué, plus important, semble-t-il, que chez les paléothériidés et que chez *Pachynolophus lavocati* (Remy 1972). Un fort rétrécissement post-crânien s'ob-

serve de même chez les *Propalaeotherium* du Geiseltal (*P. « isselanum »*, XXXVI-36 ; *P. hassiacum*, XIV-2175, XIV-3238). Le foramen magnum, partiellement préservé, fournit une autre approche du développement de l'encéphale ; les deux méthodes s'accordent pour attribuer à l'animal de Pépieux un coefficient d'encéphalisation relativement bas, compris très probablement entre 0,25 et 0,50 (Annexe 3).

Le moulage endocrânien est exposé du côté droit, mais du fait de la grossièreté du sédiment, ce moulage est peu lisible, comme le faisait déjà remarquer Filhol. Le rhinencéphale n'est que partiellement découvert. On y reconnaît seulement une empreinte vasculaire longitudinale. Les scissures rhinales antérieure et postérieure sont nettes. Elles délimitent un neopallium relativement peu bombé et dont l'écorce ne présente apparemment qu'une fissuration relativement simple.

Au-dessus de la rhinale postérieure, on distingue trois sillons longitudinaux. Le plus externe pourrait être l'ectosylvia ; il s'incurve à l'avant vers la fosse sylvienne, peu apparente. Le second a un trajet plutôt infléchi en avant vers l'intérieur, c'est probablement la suprasylvia. Enfin, près de l'axe sagittal médian une légère concavité allongée pourrait être la trace du sillon latéral.

La partie antérieure du neopallium, au-dessus de la rhinale antérieure, est étroite. On y reconnaît vaguement un court sillon légèrement déporté en avant vers l'extérieur qui pourrait être le sillon coronal. Cette zone frontale est moins large, présente moins de circonvolutions et peut donc être considérée comme moins modernisée que celle de *Plagiolophus minor* (Remy 1978). Le cervelet est également visible, mais il est complètement écaillé et aucune structure n'y apparaît. La médiocre gyrencéphalie de ce spécimen concorde avec son coefficient d'encéphalisation relativement bas, caractéristiques d'un ongulé archaïque.

## DISCUSSION

Le genre *Propalaeotherium* est rapporté ici, comme je l'ai proposé précédemment (Remy

1976), à une famille des Palaeotheriidae au sens large, qui regroupe pratiquement toute la radiation évolutive des Equoidea paléogènes de l'Europe de l'Ouest. Entre autres caractères dérivés, histologiques (Remy 1976) et morphologiques, cet ensemble partage en commun, avec un mode particulier de molarisation des prémolaires (Butler 1952a, b ; Tobien 1960), une réduction de l'apophyse nasale du prémaxillaire, synapomorphie qui ne se retrouve chez aucun Equidae. Cette conception qui reflète l'isolement paléogéographique de ce groupe, marqué par de nombreux phénomènes d'endémisme, est confirmée par des analyses cladistiques récentes (Hooker 1994 ; Froehlich 1999).

#### CONTEXTE BIOSTRATIGRAPHIQUE

L'espèce *Propalaeotherium isselanum* (Cuvier, 1824) Gervais, 1848-1852 a été définie à partir d'un spécimen provenant d'« Issel ». Ce taxon et/ou des formes affines sont signalés en outre dans d'autres gisements, typiques ou rapprochés des niveaux MP 12, Saint-Martin-de-Londres (Crochet *et al.* 1988), MP 13, le Geiseltal Mittelkohle (Franzen & Haubold 1986), Bouxwiller (Stehlin 1905 ; Jaeger 1971), La Défense (Ginsburg *et al.* 1977), ou MP 14, Lissieu (Depéret 1894 ; Mein 1969), Le Guépelle (Pomerol *et al.* 1965).

Toutefois, la position biostratigraphique du gisement-type est incertaine. Issel a été attribué lors du colloque de Mainz (Schmidt-Kittler 1987) et dans la dernière synthèse biochronologique du Paléogène (BiochroM'97) au niveau MP 14. Mais Marandat (1987) avait pourtant montré que l'appellation « Issel » utilisée au XIX<sup>e</sup> siècle était susceptible de recouvrir tout un ensemble de sites fossilifères dont les plus anciens pouvaient être rapprochés du niveau MP 10 (argiles rutilantes d'Issel, Saint-Papoul) et que les grès d'Issel eux-mêmes, plus récents, renferment des horizons fossilifères dont l'âge biochronologique pouvait aller du MP 13 au MP 15.

L'horizon d'où provient le crâne de Pépieux n'est pas sans poser, lui même, quelques interrogations. Filhol ne fournit aucun renseignement sur l'origine précise du spécimen. Cependant la

matrice est un grès dur et le village de Pépieux est relativement éloigné des niveaux gréseux inférieurs (grès d'Assignan). On peut donc considérer comme hautement probable qu'il provienne des grès supérieurs (grès d'Aigne), réputés bartoniens, qu'on rencontre à Cessero, Siran et La Livinière, au-dessus de la série marneuse dans laquelle est situé le gisement-type du niveau MP 15 (La Livinière 2). Faut-il rappeler que la faune de ce gisement se singularise par la présence simultanée d'un Cératomorpe endémique connu dès le MP 13 (*Paralophiodon leptorhynchum*) et de rongeurs et d'insectivores dont le stade évolutif est proche de ceux des faunes du Castrais (MP 16) ; remarquable est également l'absence de paléothériinés, alors qu'ils sont connus ailleurs (de l'Espagne au Languedoc, au Bassin parisien, à la Suisse et à l'Allemagne) dès le MP 13 et déjà diversifiés au niveau MP 14.

La situation biochronologique du spécimen de Pépieux par rapport aux *Propalaeotherium* d'Issel reste donc floue et incertaine. Son attribution à l'espèce *isselanum* soulève en outre un problème en raison de son âge présumé. En effet, d'après Franzen & Haubold (1986) et Franzen (1994), l'espèce devrait être cantonnée dans les niveaux 12 et 13 (Geiseltal uMK et oMK, Saint-Martin-de-Londres, La Défense, Bouxwiller), tandis qu'une espèce plus progressive, avec des prémolaires à mésostyles, *P. helveticum* Savage, Russell & Louis, 1965 caractériserait le MP 14 (Egerkingen).

#### DÉTERMINATION DU CRÂNE DE PÉPIEUX

Filhol considérait les genres *Pachynolophus* Pomel, 1847 et *Propalaeotherium* Gervais, 1849 comme synonymes ; d'où sa détermination générique du spécimen de Pépieux, pour une raison de priorité. Une grande confusion a d'ailleurs longtemps régné sur la définition de ces taxons ; c'est Depéret qui, en 1901, est parvenu le premier à faire une bonne discrimination entre les différents genres d'« Hyracothéridés ». De par la structure de ses molaires, l'animal de Pépieux se rapporte sans ambiguïté au genre *Propalaeotherium*, comme cela a été constamment reconnu par la suite.

TABLEAU 2. — Comparaison des surfaces des dents jugales supérieures chez *Propalaeotherium isselanum*, *P. helveticum* et *P. « isselanum »* du Geiseltal MK. Les surfaces considérées ici sont les surfaces réelles du grand contour des dents ; elles ont été mesurées sur agrandissements photographiques. Les PM3 et surtout PM2 du crâne de Pépieux ont été reconstituées en fonction de leur alignement supposé sur l'arcade. Le contour labial de la M1 est également un peu incertain. Pour les rapports de surface, on n'a retenu en conséquence que la PM4 et les molaires.

Surfaces	PM2	PM3	PM4	M1	M2	M3
<i>Propalaeotherium isselanum</i>						
<b>Pépieux</b>						
MNHN EBA-508 (d.)	<b>(0,453)</b>	<b>(1,029)</b>	<b>1,388</b>	<b>(1,750)</b>	<b>1,944</b>	<b>2,069</b>
<b>Issel</b>						
MNHN EBA-509	0,759	1,042	1,429	2,015	2,345	2,287
N	2	2	2	2	2	2
Moyenne	0,606	1,036	1,409	1,882	2,145	2,178
<i>Propalaeotherium « isselanum » du Geiseltal MK</i>						
GMH XXXVI-36	0,463	0,958	1,173	1,848	2,013	1,941
GMH VI-574	0,758	0,992	1,171	1,514	1,813	2,005
GMH XXXVI-69	0,460	0,914	1,127	1,836	2,059	2,204
GMH XXXVI-528	0,646	1,048	1,320	1,596	2,271	2,642
N	4	4	4	4	4	4
<b>Moyenne</b>	<b>0,582</b>	<b>0,978</b>	<b>1,198</b>	<b>1,699</b>	<b>2,039</b>	<b>2,198</b>
Écart-type	0,1463	0,0562	0,0843	0,1691	0,1879	0,3163
Variabilité	25,2	5,8	7,0	10,0	9,2	14,4
<b>Test de comparaison <i>P. isselanum</i> / Geiseltal MK</b>						
t	0,1714	1,3563	3,2717	1,2194	0,5655	-0,0816
Signification	NS	NS	> 95	NS	NS	NS
<i>Propalaeotherium helveticum</i>						
MBA Ed-1a	0,815	1,129	1,510	1,911	2,518	2,401
<hr/>						
Rapports de surface	PM4 / M3	PM4/(M2+3)		PM4 / M1 + 2 + 3		
<i>Propalaeotherium isselanum</i>						
<b>Pépieux</b>						
MNHN EBA-508 (d.)	<b>0,671</b>		<b>0,346</b>			<b>0,241</b>
<b>Issel</b>						
MNHN EBA-509	0,625		0,309			0,215
N	2		2			2
Moyenne	0,648		0,327			0,228
<i>Propalaeotherium « isselanum » du Geiseltal MK</i>						
GMH XXXVI-36	0,605		0,297			0,202
GMH VI-574	0,584		0,307			0,220
GMH XXXVI-69	0,511		0,264			0,185
GMH XXXVI-528	0,500		0,269			0,203
N	4		4			4
<b>Moyenne</b>	<b>0,550</b>		<b>0,284</b>			<b>0,202</b>
Écart-type	0,0521		0,0208			0,0142
Variabilité	9,5		7,3			7,0
<b>Test de comparaison <i>P. isselanum</i> / Geiseltal MK</b>						
t	2,3575		2,2264			1,9242
Signification	> 90		> 90			> 80
<i>Propalaeotherium helveticum</i>						
MBA Ed-1a	0,629		0,307			0,221

Quant à sa détermination spécifique, notons d'abord qu'on peut éliminer d'emblée *P. parvulum* – *P. messelense* (Haupt, 1925) d'une part et *P. argentonicum* Gervais, 1848-1852 d'autre part pour leurs dimensions respectivement nettement plus petites et plus grandes. *P. hassiacum* qui, dans le Geiseltal, appartient aux niveaux les plus anciens de la série (UK = MP 11), est plus brachyodonte et plus bunodonte, avec des prémolaires plus transverses et notamment des PM4 plus triangulaires. Ces remarques valent également pour *P. voighti* (Matthes, 1977), de taille d'ailleurs un peu plus modeste, et qui présente des PM4 particulièrement étroites.

Par ailleurs, l'animal de Pépieux se différencie bien du *P. helveticum* d'Egerkingen, caractérisé par des dents jugales plus allongées transversalement, par la présence de mésostyle sur PM4 et PM3, par la forme conique du protocône et par le faible développement du métalophe de ces dents. La dentition y est également plus brachyodonte à cause d'une plus forte inclinaison des cuspidés et les proportions des dents sont un peu différentes avec une PM4 qui ne représente que 31 % de la surface de M2 + M3 au lieu de 35 % à Pépieux.

Quant à l'espèce *Propalaeotherium isselanum*, elle est définie sur un fragment de mandibule ne comportant que m1 à m3. Aucune comparaison directe du spécimen étudié ici n'est donc possible avec cette pièce, sauf au niveau de la longueur des dents, qui paraît tout à fait compatible. Mais on possède en collection quelques autres pièces d'« Issel » et notamment l'avant-crâne avec toutes ses dents jugales, déjà mentionné (MNHN EBA-509).

La dentition de ce dernier présente quelques différences avec celle de Pépieux. Si la longueur de la rangée dentaire y est à peu près identique, la largeur des dents est un peu plus grande et leur surface répartie différemment. M2 et M3 sont plus grandes comparativement à PM4 (on ne peut bien mesurer que ces trois dents sur le crâne de Pépieux) (Tableau 2). Les cingulums sont un peu plus continus et/ou un peu plus larges à Issel (mais les M1-M3 du fragment de maxillaire de même origine, MNHN MP-25 en sont totale-

ment dépourvues du côté lingual : Savage *et al.* 1965 : fig. 26). La M3 d'Issel n'est pas rétrécie à l'arrière comme la dent correspondante de Pépieux. La PM4 est en outre un peu plus étroite et plus allongée transversalement. Par contre, les deux spécimens présentent des hauteurs de couronnes équivalentes, nettement moins brachyodontes que *P. helveticum*.

En ce qui concerne le matériel du Mittelkohle au Geiseltal, rapporté par Franzen & Haubold (1986) à *P. isselanum*, il présente une variabilité dimensionnelle (dans le secteur prémolaire ; voir Tableau 1) et morphologique importante, qui ne semble pas, *a priori*, en corrélation avec l'origine stratigraphique des spécimens (uMK ou oMK) ; les variations se répartissent en mosaïque, de manière apparemment aléatoire (Fig. 6). On arrive cependant à y distinguer deux pôles : 1) GMH Leo-3918 : dents relativement lophodontes ; mésostyles fins et pincés ; PM4 allongées transversalement et de structure simple (deux cônes externes rapprochés, lophes transverses en V, unis au protocône) ; M3 peu allongée et sans véritable hypostyle ; 2) GMH XXXVI-528 et XXXVI-259 : dents plus bunodontes, à mésostyles puissants et globuleux ; PM4 relativement molariformes (plus allongées sur l'arcade, avec paracône et métacône bien séparés, contour interne élargi avec un métalophe complexe et éventuellement un petit hypocône) ; M3 allongées avec hypostyle. Cette importante variabilité, dans un continuum morphologique et au sein de populations qu'on est amené à considérer comme appartenant à une même espèce, semble être une constante du genre *Propalaeotherium*.

En dépit du large éventail morphologique du matériel allemand et des différences observées entre les dentitions de Pépieux et d'Issel, quelques constatations s'imposent. Les dimensions linéaires des spécimens français se situent dans la partie haute des limites de variation du Geiseltal ou les dépassent, avec des écarts très significatifs (Tableau 1). Les PM4 sont également plus grandes proportionnellement aux molaires (différence de > 2 s, significative à > 90 % par rapport à M3 et à M2 + M3) (Tableau 2) bien que la longueur relative du secteur prémolaire (PMI) paraisse identique

	Hauteur des dents	Bunodontie-lophodontie	Puissance du mésostyle	Puissance du parastyle	Épaisseur des cingulums labiaux	Épaisseur et surplomb des cingulums linguaux	Allongement transverse de PM4	Complexité du métalophe de PM4	Présence d'un hypocône sur PM4	Allongement de M3	Développement du cingulum postérieur de M3
<b><i>Propalaeotherium isselanum</i></b>											
Pépieux	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Issel	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
<b>Geiseltal MK</b>											
XXII-554	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
VI-574	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
XXXVI-528	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
XXXVI-259	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
XXXVI-36	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
XXXVI-69	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Leo-3912	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Leo-3918	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■

FIG. 6. — Distribution des caractères morphologiques dentaires chez *Propalaeotherium isselanum* et quelques spécimens du Geiseltal MK. Le développement des caractères est symbolisé selon quatre niveaux, de faible ou bunodontie (trame claire) à fort ou lophodonte (noire).

(Tableau 3). Les dents sont par ailleurs moins lophodontes chez la plupart des spécimens du Geiseltal, plutôt plus brachyodontes, avec un aspect plus massif, plus arrondi ; leur émail est apparemment plus épais ; les cingulums, surtout les linguaux, sont nettement plus hauts. La forme de la PM4 de Pépieux est assez proche des plus « progressives » du Geiseltal, mais la zone du métalophe est plus simple que chez celles-ci.

Les deux spécimens d'Issel et de Pépieux offrent donc plus de ressemblance entre eux qu'avec le matériel du Geiseltal MK. Les particularités qui les différencient pourraient être portées au compte de la variabilité intra-spécifique et/ou d'un certain décalage temporel. En conséquence, l'attribution du crâne de Pépieux à *Propalaeotherium isselanum* me paraît judicieuse et doit être maintenue.

Au surplus, la comparaison des dents mandibulaires du Geiseltal MK avec la pièce-type de *P. isselanum* met en évidence chez elles une moindre hauteur de couronne, une bunodontie plus accentuée avec notamment un certain isolement de l'entoconide et un gonflement plus marqué au niveau du collet des dents ; l'hypocônulide de m3 est souvent moins crescentiforme. Si l'on ajoute à cela les différences observées au niveau ostéologique avec l'animal de Pépieux, crâne plus large au Geiseltal, DPC plus long au maxillaire, apophyse post-glénoïde plus aplatie, plus grande séparation des forams optiques, on est amené à conclure que la forme du Geiseltal MK paraît appartenir à un taxon différent, non encore décrit, dont je laisse la définition aux spécialistes ayant en charge ce matériel.

*P. isselanum* représenterait éventuellement un descendant de la lignée du Geiseltal, à condition que la différence d'âge présumée entre les gisements en question soit réelle, un descendant n'ayant pas suivi la même orientation évolutive divergente que *P. helveticum*, caractérisé par une légère augmentation de taille, un accroissement de surface des PM4 sans acquisition de mésostyles, avec au contraire une certaine simplification de structure, une accentuation de la lophodontie et un aspect moins globuleux, peut-être consécutif à un amincissement de l'émail, ces dernières caractéristiques se situant dans le prolongement des tendances observées dans la séquence *P. hassiacum*-*P. « isselanum »*. Cette hypothèse apparaît cependant invalidée par la conformation archaïque de l'émergence des nerfs optiques sur le crâne de Pépieux.

La différenciation avec les bêtes du Geiseltal serait donc plutôt de nature endémique. Dans cette alternative, on aurait affaire à deux lignées séparées. On sait effectivement l'importance des phénomènes d'endémisme en Europe au cours de l'Éocène, reconnus dans différents groupes de Mammifères. À ne considérer que les Paléothériidés, rappelons la ségrégation entre *Palaeotherium siderolithicum* et *P. duvali* (Franzen 1968), l'absence de *Paraplagiolophus* au sud et de *Leptolophus* au nord (Remy 1998), l'absence de *Pachynolophus* au Geiseltal et de *Propalaeotherium* en Espagne.

TABEAU 3. — Longueur relative du diastème post-canine et du secteur prémolaire chez *Propalaeotherium isselanum* et les espèces comparées du Geiseltal ; (1), DPC =  $L_{C-PM2}$  (Franzen 1972) ; (2), L6M =  $L_{PM2-M3}$  mesurée du côté labial ; (3), % DPC =  $100 \times DPC / L6M$  ; (4), PMI =  $100 \times L_{PM2-PM4} / L_{M1-M3}$  (Franzen 1968).

	DPC (1)	L6M (2)	% DPC (3)	$L_{PM2-PM4}$	$L_{M1-M3}$	PMI (4)
<b><i>Propalaeotherium isselanum</i></b>						
<b>Pépieux</b>						
MNHN EBA-508				(29,7)	(44,5)	(66,7)
<b>Issel</b>						
MNHN EBA-509	22,0	76,0	28,9	30,8	46,7	66,0
<b><i>Propalaeotherium hassiacum</i></b>						
<b>Geiseltal UK</b>						
XIV-3081	26,5	64,1	41,3	26,8	37,7	71,1
XIV-4174	24,5	70,0	35,0	29,1	41,8	69,6
XIV-4007	23,0	70,7	32,5	28,7	42,6	67,4
XIV-3378	33,5	67,0	50,0	26,7	41,0	65,1
XIV-2645		67,7		27,8	40,3	69,0
XIV-2606		69,0		26,6	42,8	62,1
XIV-2548	27,0	73,6	36,7	29,0	44,6	65,0
XIV-2338	28,8	72,8	39,6	28,5	44,5	64,0
XIV-799	27,0	63,4	42,6	26,2	37,6	69,7
XIV-1379		71,6		29,5	42,3	69,7
XIV-1887		61,8		25,8	38,4	67,2
XIV-701	28,5	59,5	47,9	25,2	35,7	70,6
XIV-1585	court	73,7		28,3	43,9	64,5
XIV-1311	27,0	71,0	38,0	29,0	43,3	67,0
XIV-3238	28,5	67,4	42,3	28,3	40,0	70,8
XIV-2175	30,5	66,1	46,1	26,5	40,2	65,9
<b>Messel</b>						
Me-69	28,0	59,0	47,5	25,5	36,5	69,9
Me-54a droit	26,0	76,2	34,1	28,4	48,1	59,0
Me-54a gauche	36,0	74,0	48,6	27,3	46,8	58,3
N	14	19	14	19	19	19
<b>Moyenne</b>	<b>28,2</b>	<b>68,3</b>	<b>41,6</b>	<b>27,5</b>	<b>41,5</b>	<b>66,6</b>
Écart-type	3,3693	5,0288	5,8123	1,3438	3,3863	3,8048
Coefficient de variation	11,9	7,4	14,0	4,9	8,2	5,7
<b><i>Propalaeotherium « isselanum »</i></b>						
<b>Geiseltal MK</b>						
XXXVI-528	28,5	72,7	39,2	29,8	44,4	67,1
XXXVI-36	27,5	67,3	40,9	28,2	40,0	70,5

Pour ce qui est des autres gisements où *P. isselanum* a été signalé, je n'ai pas eu accès au matériel de La Défense et n'ai pas pu revoir les pièces de Lissieu, qui ne comportent d'ailleurs, semble-t-il, que des dents isolées. Les dents jugales supérieures, peu nombreuses, de Bouxwiller (MP 13) sont plus bunodontes que celles de Pépieux, le sillon entre paraconule et protocône beaucoup plus profond sur les molaires et les conules de PM3 et PM4 mieux individualisés. Le fragment de maxillaire de Saint-Martin-de-Londres (MP 12), pourvu de

M2-M3, SMF-62 (Crochet *et al.* 1988) présente aussi des affinités avec la dentition de Pépieux : les dimensions sont voisines, mais ces dents sont plus brachyodontes, leur métaconule est mieux séparé dans le métalophe et les cingulum labiaux et linguaux sont plus marqués. Dans le contexte de variabilité supposée chez ces formes, le matériel de ces deux gisements est insuffisant pour déterminer si leurs particularités correspondent à un *P. isselanum* un peu archaïque ou si leurs affinités sont plus en direction de l'espèce du Geiseltal.

TABLEAU 4. — Mensurations du crâne de *Propalaeotherium isselanum* de Pépieux (MNHN EBA-508). Les valeurs entre parenthèses sont des valeurs estimées (notamment SMST, du fait de la disparition des ectolophes de PM2 et PM3) ; (1), longueur de l'ectolophe ; (2), hauteur du paracône mesurée parallèlement à la face labiale ; (3), hauteur rectifiée =  $H_{pa} \times \sin(\text{angle paracône} / \text{collet})$ .

Paramètres	Sigles	Mesures de EBA-508
<b>Dentition</b> (Mesures dentaires : voir Tableau 1)		
Longueur totale de la rangée dentaire maxillaire, de PM2 à M3, mesurée du côté labial	LDMX	(73)
Évaluation de la surface masticatoire des dents jugales :	SMST	(1029)
$L_{PM2-M3} \times (l_{PM2} + l_{PM3} + \dots + l_{M3}) / 6$		
Indice d'hypsodontie de M3 :	IH <sub>M3</sub>	0,55
$L^{(1)} : 16,3$ $H_{pa}^{(2)} : 9,6$ angle paracône/plan du collet : # $70^\circ \rightarrow H_{rect.}^{(3)} :$ $9,0 \rightarrow IH_{M3} : 9,0 / 16,3 = 0,55$		
<b>Ostéologie</b>		
Hauteur du crâne, à l'aplomb des apophyses orbitaires (hauteur osseuse, sans les dents)	HAPO	(47)
Hauteur du foramen infra-orbitaire : distance entre le rebord alvéolaire et le plancher de cet orifice	HFIO	8
Largeur bizygomatique maximale	LABZ	(85)
Longueur basicrânienne totale, du prosthion au bord postérieur des condyles occipitaux	LBCT	(200-210)
Longueur basale du neurocrâne, mesurée parallèlement au plan basicrânien, du foramen optique au bord postérieur des condyles occipitaux	LBNC	65
Longueur du canal infra-orbitaire	LCIO	40
Distance canine-orbite, du bord postérieur de la canine au bord antérieur de l'orbite, en projection horizontale	LCOR	(72)
Longueur faciale post-orbitaire : distance oblique du bord antérieur de l'orbite au rétrécissement post-orbitaire, en projection sagittale	LFPO	40
Longueur de la fosse temporale : distance entre le bord postérieur des apophyses post-orbitaires et l'arrière du crâne	LFT	(66)
Longueur d'insertion du masséter superficiel, du bord antérieur de l'apophyse post-glénoidé au point le plus antérieur de l'insertion du muscle	LIMS	(68)
Évaluation du bras de résistance (sur le crâne) : distance entre le bord antérieur de l'apophyse post-glénoidé et le contact PM4-M1, au niveau des faces occlusales	PGM1	90
Évaluation de la surface de l'orbite : longueur de l'orbite (mesurée parallèlement au zygoma) $\times$ diamètre perpendiculaire	SOR	(780)

Le matériel du Guépelle (MP 14) enfin a fourni seulement quelques dents, dont une seule molaire supérieure (Pomerol *et al.* 1965 : pl. 3, fig. 7) ; elles sont relativement lophodontes, mais brachyodontes et pourvues de cingulums épais. Il me paraît impossible de décider si elles sont à rapporter à *P. isselanum* plutôt qu'à *P. helveticum*. Il faut rappeler à ce propos la persistance à Egerkingen (MP 14) de dents de *Propalaeotherium* présentant des prémolaires supérieures dépourvues de mésostyle.

## CONCLUSION

Malgré son caractère fragmentaire, le crâne de Pépieux signalé jadis par Filhol n'en présente pas

moins un grand intérêt. Son dégagement fournit l'opportunité de mieux définir la dentition de *Propalaeotherium isselanum* et de mettre en évidence des particularités significatives, qui permettent de dissocier de cette espèce le matériel du Geiseltal qui lui avait été rapporté jusqu'à maintenant. Bien qu'il soit assez peu informatif sur le plan de l'ostéologie, ce spécimen a fourni aussi une première approche de l'anatomie crânienne de cette espèce, pour laquelle je propose en conséquence une nouvelle définition. On peut espérer que la reprise de fouilles dans le Minervois et dans le Golfe de Carcassonne apporteront dans un avenir proche d'autres documents susceptibles d'améliorer la connaissance de cette espèce et de fournir de nouvelles précisions sur son extension biochronologique.

## DIAGNOSE ÉMENDÉE DE *PROPALAEOTHERIUM ISSELANUM*

Espèce de *Propalaeotherium* de taille moyenne (longueur du crâne de l'ordre de 200 mm) ; le crâne est étroit et relativement allongé ; le diastème post-canin plutôt court ( $L_{C-PM2} = \# 30\%$  de  $L_{PM2-M3}$ ) ; les foramens optiques confluent dans un canal unique ; l'apophyse post-glénoïde est arrondie à son extrémité ; la boîte crânienne étroite et peu bombée, le degré d'encéphalisation assez bas ( $\leq 0,50$ ), le moulage endocrânien présente une gyrencéphalie peu avancée avec une fissuration simple et une zone frontale étroite. Les dents jugales maxillaires sont un peu plus grandes que chez la forme du Geiseltal MK, plus lophodontes, moins brachyodontes, avec des cuspidés pointues moins inclinées vers le centre de la dent ; elles sont moins globuleuses avec des cingulums plus bas ; l'émail est moins épais ; la surface de la PM4 est plus grande relativement aux molaires ; la base des couronnes des dents jugales inférieures surplombe également moins le collet et leur entoconide est un peu moins détaché. Enfin, *Propalaeotherium isselanum* se distingue essentiellement de *P. helveticum* par des dents moins transverses et plus hautes et par l'absence totale de mésostyles sur les prémolaires supérieures.

## Remerciements

Je remercie bien vivement le Dr L. Ginsburg qui m'a autorisé à emprunter le crâne de Pépieux pour le préparer et l'étudier, Dr M. Hellmund et Dr J. Erfurt pour leur accueil cordial au Geiseltalmuseum de Halle, ainsi que les rapporteurs, Dr J. Franzen (Frankfurt) et Dr J. Hooker (London). Numéro de publication ISEM : 2000-107.

## RÉFÉRENCES

- BIOCHROM'97 1997. — Synthèses et tableaux de corrélation. Actes du Congrès Biochrom'97, Montpellier, in AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et Domaines reliés. *Mémoires et Travaux de l'E.P.H.E., Institut de Montpellier* 21: 769-805.
- BUTLER P. M. 1952a. — The milk-molars of *Perissodactyla* with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society* 121 (4): 777-817.
- BUTLER P. M. 1952b. — Molarization of the premolars in the *Perissodactyla*. *Proceedings of the Zoological Society* 121 (4): 819-843.
- 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 Éocène moyen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, A. M. (107): 419-434.
- DAMUTH J. & MCFADDEN B. J. (eds) 1990. — *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge, 397 p.
- DAMUTH J. 1990. — 12 - Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements, in DAMUTH J. & MCFADDEN B. J. (eds), *Body Size in Mammalian Paleobiology: Estimation and Biological Implications*. Cambridge University Press, Cambridge: 229-253, appendix 16-9 (381-387).
- DEPÉRET C. 1894. — Sur un gisement sidérolithique de mammifères de l'Éocène moyen, à Lissieu, près Lyon. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris 118: 822-823.
- DEPÉRET C. 1901. — Révision des formes européennes de la famille des Hyacothéridés. *Bulletin de la Société géologique de France*, 4<sup>e</sup> série (1): 199-225.
- EDINGER T. 1948. — Evolution of the horse brain. *Memoirs of the Geological Society of America* 25: 1-177.
- FILHOL H. 1888. — Vertébrés fossiles d'Issel (Aude). *Mémoires de la Société géologique de France*, 3<sup>e</sup> série 5 (1): 1-188.
- FRANZEN J. L. 1968. — *Revision der Gattung Palaeotherium Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia)*. Inaugural Dissertation, Albert Ludwigs Universität, Freiburg im Breisgau Bundesrepublik Deutschlands, I: 1-181.
- FRANZEN J. L. 1972. — Die Taxonomische phylogenetische, konstruktive und funktionelle Bedeutung der relation Länge des postcaninen Diastems bei den Equoidea. *Senckenbergiana Lethaea* 53 (5): 333-352.
- FRANZEN J. L. 1980. — Das Skelett eines juvenilen *Propalaeotherium isselanum* (Mammalia, Equidae) aus dem mitteleozänen Ölschiefer der Grube Messel bei Darmstadt. *Dortmunder Beiträge zur Landeskunde, Naturwissenschaftliche Mitteilungen* (14): 85-102.
- FRANZEN J. L. 1994. — Neue Säugerfunde aus dem Eozän des Eckfelder Maars bei Manderscheid

- (Eifel). *Mainzer naturwissenschaftliche Archiv*, Mainz, Beiheft 16: 189-211.
- FRANZEN J. L. 1995. — Die Equoidea des europäischen Mitteleozäns (Geiseltalium). *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften*, Halle (Saale), B (17): 31-45.
- FRANZEN J. L. & HAUBOLD H. 1986. — Revision der Equoidea aus den eozänen Braunkohlen des Geiseltales bei Halle (DDR). *Palaeovertebrata* (16) 1: 1-34.
- FROELICH D. J. 1999. — Phylogenetic Systematics of Basal Perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19 (1): 140-159.
- GERVAIS P. 1848-1852. — *Zoologie et Paléontologie françaises*. Arthus Bertrand, Paris, 271 p.
- GINSBURG L., ARQUES J., BROIN F. DE, LE CALVEZ Y., MOUTON J., OBERT D., PRIVÉ-GILL C. & ROUCAN J.-P. 1977. — Découverte d'une faune de Mammifères dans le Lutétien supérieur de la Défense, à Puteaux, près Paris (Hauts-de-Seine). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* (6): 311-313.
- HOOKE J. J. 1994. — The beginning of the equoid radiation. *Zoological Journal of the Linnean Society* (112): 29-63.
- JAEGER J.-J. 1971. — La faune de mammifères du Lutétien de Bouxwiller (Bas-Rhin) et sa contribution à l'élaboration de l'échelle des zones biochronologiques de l'Éocène européen. *Bulletin du Service de la Carte géologique d'Alsace-Lorraine*, 24 (2-3): 93-105.
- JANIS C. M. 1990. — 13 - 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: 255-299, appendix 16-8 (377-381).
- JERISON H. J. 1973. — *Evolution of the Brain and Intelligence*. Academic Press, New York; London, 456 p.
- KITTS D. B. 1956. — American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 110 (1): 1-60.
- MARANDAT B. 1987. — La biostratigraphie mammalienne de l'Éocène continental du versant sud de la Montagne Noire. Reconsidération d'après les nouvelles données. *Münchener geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 (A): 149-158.
- MEIN P. 1969. — 3 - Le gisement lutétien de Lissieu dans le Mont d'Or lyonnais, in DEMARCQ G., LATREILLE G., MEIN P., PORTHAULT B. & TRUC G. (eds), L'Éocène du domaine rhodanien et des régions circum voisines. *Mémoires du B.R.G.M.*: 399-401.
- POMEROL C., DAMOTTE R., GINSBURG L., MONTENAT C., LORENZ J. & TOUTIN N. 1965. — Étude paléontologique et sédimentologique du Bartonien inférieur (Auversien) dans la localité-type du Guépelle (Seine-et-Oise). *Bulletin de la Société géologique de France* 7 (7): 257-267.
- RADINSKY L. B. 1967. — Relative brain size: a new measure. *Science* 3764 (155): 836-838.
- RADINSKY L. B. 1976a. — The brain of *Mesonyx*, a middle Eocene mesonychid condylarth. *Fieldiana, Geology* 33 (18): 323-337.
- RADINSKY L. B. 1976b. — Oldest horse brains: more advanced than previously reported. *Science* 4265 (194): 626-627.
- REMY J. A. 1972. — Étude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata* 5 (2): 45-78.
- REMY J. A. 1976. — *Étude comparative des structures dentaires chez les Palaeotheriidae et divers autres Périssodactyles fossiles*. Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Université de Strasbourg I, Strasbourg, France, 207 p.
- REMY J. A. 1978. — Description d'un moulage endocrânien de *Plagiolophus minor* (Palaeotheriidae, Perissodactyla). *Mémoires et Travaux de l'E.P.H.E., Institut de Montpellier* 5, 17 p.
- 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. — Un nouveau genre de *Palaeotheriidae* (Perissodactyla, Mammalia) décelé dans les Phosphorites du Quercy (Éocène supérieur ou Oligocène) d'après un arrière-crâne sans dents. *Palaeovertebrata* 28 (1): 75-87.
- SAVAGE D. E., RUSSELL D. E. & LOUIS P. 1965. — European Eocene Equidae (Perissodactyla). *University of California Publications in Geological Sciences* 56: 1-94.
- SCHMIDT-KITTLER N. 1987. — European Reference Levels and Correlation Tables. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen* 10 (A): 13-31.
- STEHLIN H. G. 1905. — Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Critischer Catalog der Materialien. 3<sup>e</sup> Teil. *Abhandlungen der schweizerischen paläontologischen Gesellschaft* 32: 447-595.
- TOBIEN H. 1960. — Zur Geschichte der pferdeartigen Unpaarhufer im Tertiär Europas. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 112: 580-581.
- WALKER E. 1968. — *Mammals of the World*. 2<sup>nd</sup> ed. John Hopkins Press, Baltimore: 2 vol., I: 1-644; II: 645-1500.

Soumis le 1<sup>er</sup> mars 2000 ;  
 accepté le 12 décembre 2000.

## ANNEXE 1

### DIMENSIONS DU CRÂNE

La longueur totale du crâne est impossible à restituer avec certitude. Même au Geiseltal et à Messel, cette longueur est d'ailleurs rarement mesurable et Franzen & Haubold (1986) ne mentionnent pas de valeurs concernant *P. « isselanum »*. On peut cependant tenter une estimation de la longueur basale totale (LBCT) du crâne de Pépieux. La plus grande dimension mesurable est la distance entre le bord antérieur de la PM2 et le bord postérieur du condyle occipital : 147 mm. Si on table par ailleurs sur un DPC correspondant à 30 % de  $L_{PM2-M3}$ , et si l'on suppose une région incisive comparable à celle des spécimens allemands, chez qui les valeurs extrêmes de ce secteur vont de 46 % (MDA Me-71) à 53 % (MDA Me-54a) de cette même longueur, on obtient pour le crâne de Pépieux une perte de longueur de 55 à 60 mm, ce qui conduit à estimer LBCT entre 200 et 210 mm. Franzen (1994) indique une longueur de 175 mm pour le crâne d'Eckfeld PW 1993/181-LS, qu'il attribue à *P. isselanum*, mais il s'agit probablement d'une mesure basale prise en deçà des condyles occipitaux ; d'après la photo, la LBCT semble en effet voisine de celle de notre spécimen.

La largeur totale (LABZ) du crâne de Pépieux est également inconnue. Compte tenu que la largeur du palais est assez bien préservée, on peut estimer cette dimension en prolongeant vers l'arrière ce qui reste des arcades zygomatiques ; il ne semble pas qu'elle puisse dépasser 80 à 85 mm.

Pour ce qui est des dimensions verticales, on note que la surface dorsale du spécimen est conservée au-dessus de l'orbite gauche. Du fait de l'absence apparente d'écrasement ou de télescopage osseux dans cette cavité et de discontinuités dans l'autre orbite, on peut supposer que la déformation latérale du crâne signalée précédemment est un simple glissement vers la gauche de sa partie supérieure, sans modifications importantes du périmètre osseux dans le plan frontal. Partant de ce postulat, j'ai essayé de restituer une section crânienne symétrique à partir d'une empreinte en élastomère et j'ai pu constater ainsi que pour aligner l'axe du sommet crânien sur le même plan sagittal que le palais, une augmentation de hauteur de l'ordre de 9 mm se produisait. On peut donc estimer, me semble-t-il, la variable HAPO à 38 (valeur actuelle) + 9, soit environ 47 mm. Il reste à noter toutefois qu'on ne dispose d'aucun autre élément pour restituer le tracé du profil supérieur en vue latérale, en raison de la disparition des nasaux en avant et de la crête sagittale en arrière de ce repère.

## ANNEXE 2

### ÉVALUATION DU POIDS DU CORPS

Diverses méthodes ont été proposées pour évaluer le poids du corps chez les Périssodactyles fossiles. Les formules données par Jerison (1973) fondées sur un ensemble de Carnivores, Périssodactyles et Artiodactyles, et celles de Radinsky (1976a, b), sur des Ongulés, se réfèrent à la longueur totale du corps. D'après les squelettes complets de *Propalaeotherium* représentés sur la fig. 7 de Franzen (1980) et les figs 6 et 12 de Franzen (1995), celle-ci mesurerait entre 4,3 et 4,5 fois environ la longueur du crâne, ce qui, pour une tête de 200 à 210 mm, donne une longueur corporelle de 860 à 945 mm. Mais les formules de Jerison et de Radinsky m'ont paru peu satisfaisantes pour les Paléothériidés, car elles concernent trop d'Artiodactyles légers. En éliminant ces espèces des mensurations données par Walker (1968), j'ai proposé (Remy 1978), entre autres, la formule  $P = 0,019 L^{3,15}$ . C'est elle qui me paraît le plus appropriée ici, compte tenu de la morphologie des *Propalaeotherium*. Elle attribue à l'animal de Pépieux un poids de 24 à 32 kg.

Plus récemment, de nombreuses équations prédictives sont présentées par Janis (1990 : appendix, tableau 16-8) qui propose différents paramètres crâniens chez les Périssodactyles + Hyracoïdes. À partir de la longueur totale de la tête (TSL), sa formule ( $\log_{10}P = 2,751 \log_{10}TSL - 1,931$ ), donne ici un poids compris entre 25 et 29 kg ; à partir de la largeur du palais (PAW) (ici 25 mm) mesurée entre les protocônes des M2 ( $\log_{10}P = 3,243 \log_{10}PAW - 0,027$ ), on obtient un poids de 32 kg.

Dans le même ouvrage, Damuth (1990 : appendix, tableau 16-9) propose un large éventail de paramètres dentaires pour un ensemble d'ongulés non sélénodontes ; pour éliminer les biais de mesures (et compte tenu que les largeurs des dents sont fallacieusement majorées chez *Propalaeotherium* par la proéminence des parastyles), je n'ai retenu que les surfaces réelles des dents bien conservées, à partir desquelles on aboutit à une fourchette de poids de 29 kg ( $\log_{10}P = 1,45 \log_{10}S_{M2} + 1,15$ ) à 36 kg ( $\log_{10}P = 1,40 \log_{10}S_{M3} + 1,32$ ). D'après la surface de la M2 la formule de Janis (1990) pour les Périssodactyles et Hyracoïdes ( $\log_{10}P = 1,456 \log_{10}SM2 + 1,270$ ) donne une valeur un peu plus élevée de 40 kg.

Les dents conduisent ainsi à des estimations un peu plus élevées que les paramètres crâniens. On peut en déduire, me semble-t-il, l'existence d'une certaine macrodontie relative de l'animal de Pépieux, comme je l'ai déjà observé par ailleurs chez le genre *Leptolophus* (Remy 1998). Il est donc probablement plus judicieux de se fier aux calculs fondés sur les caractères crâniens qui attribuent finalement à l'animal de Pépieux un poids compris entre 24 et 32 kg.

## ANNEXE 3

## ÉVALUATION DU COEFFICIENT D'ENCÉPHALISATION

Le volume de l'encéphale n'a pas pu être mesuré directement car le moulage endocrânien n'est exposé que très partiellement. Mais on retrouve assez bien ses contours en vue dorsale et en vue latérale d'après les limites de la boîte crânienne, la situation du rétrécissement post-orbitaire, la position du foramen optique et la hauteur aperçue du côté droit du plancher basicrânien. Ceci m'a permis d'obtenir deux schémas orthogonaux à partir desquels j'ai effectué une évaluation indirecte du volume de l'encéphale en utilisant la méthode du cylindre équivalent (Jerison 1973). L'estimation est fournie par la formule  $V = SS'\pi/4L$ , dans laquelle S et S' sont les surfaces latérale et dorsale et L la longueur totale du moulage endocrânien. Ce calcul donne un volume de 28,6 cm<sup>3</sup> pour la totalité de l'encéphale de l'animal de Pépieux, lobes olfactifs et cervelet compris.

Le rapport entre le poids de l'encéphale et le poids du corps, tel qu'il a été établi par Jerison (1973) pour un large éventail d'espèces actuelles (194) appartenant à cinq ordres différents, est donné par la formule  $E = 0,12 P^{2/3}$ . Le coefficient d'encéphalisation EQ (Jerison 1973) est le rapport entre le poids réel de l'encéphale et cette valeur théorique ; chez les mammifères actuels, il s'échelonne entre 0,24-0,40 pour les « insectivores » et 7,79 pour l'homme. Dans la fourchette de poids fournie par les mesures crâniennes (24 à 32 kg), ce coefficient EQ serait compris pour le spécimen de Pépieux entre 0,24 et 0,29.

Mais la méthode alternative proposée par Radinsky (1967) pour quantifier le niveau de développement cérébral en comparant le volume de l'encéphale à la surface du foramen magnum, donne ici un résultat assez différent. Le coefficient d'encéphalisation est donné dans ce cas par l'équation :  $EQA = E / (22,4 \times A^{1,48})$  ; avec un volume E de l'encéphale de 28,6 cm<sup>3</sup> et une surface A du foramen magnum de 1,76 cm<sup>2</sup> on obtient un coefficient d'encéphalisation EQA de 0,55.

Les marges d'erreur, probablement assez larges, générées par des évaluations en chaîne parfois hypothétiques, rendent compte probablement des discordances entre les mesures de l'EQ : en tout état de cause, ces divers résultats s'accordent pour attribuer au *Propalaeotherium* de Pépieux un coefficient d'encéphalisation assez faible, dans les normes des ongulés archaïques (Jerison 1973).