Dynamique évolutive des faunes de mammifères du Sud-Ouest européen durant les réchauffements climatiques intenses de l'Eocène, entre 56 Ma et 45 Ma : le cas des Lophiodontidae

Quentin Vautrin

▶ **To cite this version:**

Quentin Vautrin. Dynamique évolutive des faunes de mammifères du Sud-Ouest européen durant les réchauffements climatiques intenses de l'Eocène, entre 56 Ma et 45 Ma : le cas des Lophiodontidae. Evolution [q-bio.PE]. Université Montpellier, 2019. Français. NNT : 2019MONTG057 . tel-02576204

HAL Id: tel-02576204
https://theses.hal.science/tel-02576204

Submitted on 14 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Discipline : Paléobiologie
Filière : Écologie, Évolution, Ressources Génétiques, Paléobiologie

École doctorale GAIA

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier

Dynamique évolutive des faunes de mammifères du Sud-Ouest européen durant les réchauffements climatiques intenses de l'Éocène, entre 56 Ma et 45 Ma : Le cas des Lophiodontidae

Présentée par Quentin Vautrin
Le 21 Novembre 2019

Sous la direction de Rodolphe Tabuce et Fabrice Lihoreau

Devant le jury composé de

Luke HOLBROOK, Professor, Rowan University	Rapporteur
Thierry SMITH, Directeur de recherche, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique	Rapporteur
Pierre-Olivier ANTOINE, Professeur, Université de Montpellier.	Examinateur, Président du Jury
Monique VIANEY-LIAUD, Professeur émérite, Université de Montpellier	Examinatrice
Alexandra HOUSSAYE, Chargée de recherche au CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle	Examinatrice
Judit MARIGÓ, Investigadora, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont	Examinatrice
Rodolphe TABUCE, Chargé de recherche au CNRS, Université de Montpellier	Directeur de thèse
Fabrice LIHOREAU, Maître de conférences, Université de Montpellier	Co-directeur de thèse

UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

Remerciements

J’aimerais tout d’abord remercier mes deux encadrants, Rodolphe et Fabrice pour toute l’aide et le soutien qu’ils m’ont apporté pendant ces trois années de thèse. Merci pour votre confiance, et pour vos conseils inestimables. Je voudrais aussi remercier tous les membres du jury qui ont accepté de relire mes travaux de thèses.

Je tiens à remercier toute l’équipe de Paléontologie de l’ISEM pour m’avoir accueilli pendant trois ans dans les meilleures conditions que l’on puisse rêver. Je remercie en particulier Suzanne Jiquel et Anne-Lise Charruault pour leur travail exceptionnel sur la préparation du matériel étudié dans cette thèse, pour l’aide qu’elles m’ont apporté, pour leur patience infinie à mon égard et pour leur extrême gentillesse. Merci aussi à Renaud LeBrun pour tous les petits coups de pouce concernant l’utilisation de la plate forme MRI.

Merci à S. Rasolonarivo pour sa patience et son aide monumentale dans toutes les petites taches administratives qui ont émaillé ces trois années.

Je tenais à remercier C. Argot du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris, L. Costeur du Naturhistorisches Museum à Bâle, J. Galindo de l'Institut Catala de Paleontologia Miquel Crusafont de Sabadell, E. Robert de la Faculté des Sciences de Lyon et O. Wings du GeiseltalMuseum à Halle de m'avoir ouvert les portes de leurs institutions et m'ont permis d'étudier les innombrables spécimens présent dans leur collections. Je remercie tout particulièrement Yves Laurent du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse de m'avoir donné accès au matériel exceptionnel, et visiblement inépuisable de La Borie (et aussi pour la bonne cuisine du Sud-Ouest qui fait toujours plaisir après une journée de fouille).

J'aimerais remercier tous les membres de l'APSO pour leur bonne humeur lors des fouilles à Saint Papoul.

Merci à Guillaume Billet, Constance Bronnert, Emmanuel Gheerbrand, Marc Godinot, Grégoire Métais du MNHN, Johan Yans de l'Université de Namur et l'équipe du Muséum d'Aix en Provence, particulièrement Yves Dutour et Nicolas Vialle pour leur aide qu'ils m'ont apportée lors des fouilles et lors de la rédaction du travail concernant le matériel de Palette. Merci aussi à la famille Rougier qui a accepté de nous laisser fouiller sur leur domaine.

Je tenais aussi à remercier les membres de mes comités de thèse; B. Meyer-Berthaud, M. Godinot et P-O. Antoine pour leur retours et leurs conseils qui m'ont permis d'améliorer mon travail de thèse.

Je voudrais remercier tout les paléontologues indépendants qui m'ont généreusement ouvert leurs collections et prêté leur matériel inestimable. Merci à B. Soumeille, D. Vidalenc, E. Lopèz, D. Teodori et R. Liria. Sans leur générosité, jamais cette thèse n'aurait été possible. J'ai une pensée tout particulière pour Henri-Pierre Labarrère, grand passionné des Lophiodon du Minervois et de la Paléontologie en général, qui nous a fait confiance et qui a été le trait d'union entre l'équipe de Montpellier et tous les paléontologues indépendants cités ci-dessus, et avec qui la collaboration s'est malheureusement achevée brutalement. Merci Henri pour ton enthousiasme débordant et ta passion communicative, merci pour les nombreuses discussions sur les *Lophiodon*, les périssodactyles, Depéret, Cuvier et Filhol et bien d'autres sujets.

Merci à X. Valentin et G. Garcia de l'Université de Poitiers pour leur collaboration lors des fouilles effectué aux Théron.

Merci à B. Marandat, J. Sudre et J. Rémy pour leur discussion sur les *Lophiodon*, les périssodactyles et l'évolution des faunes du Minervois, à J. Yans, C. Noiret pour leur introduction au monde obscur de la chimiostratigraphie ,et à J. MacLarren pour son expertise sur la locomotion des périssodactyles.

J'aimerais remercier Florian pour son travail effectué lors de son master sur la micro-structure de l'émail des lophiodontidés

Merci à toute l'équipe des doctorants de l'ISEM. Merci Mick de m'avoir supporté pendant ces trois ans, camarade de bureau jusqu'au bout. Ces trois années auraient semblé bien plus longues sans toi. Merci à Myriam et Sam d'avoir ouvert la voie et placé la barre très haut. Merci à Manon (et au Tristan frisée par la même occasion) qui quoique l'on puisse dire est une vraie Paléontologue (mais sans marteau). Bon courage à Jacob et Romain le duo infernal et à Alexandre, nouveau doctorant, mais pas nouveau au labo. Merci à tous les autres doctorants des autres bureaux qui vivent la même galère.

Merci à Constance pour toutes les discussions sur la paléontologie, mais pas que, et grande critique de documentaires. Merci à Céline, exilée Outre Atlantique pour nos discussions sur les *Lophiodon* (un peu) et pour nos délires de rôliste (beaucoup). Surtout merci à Eliora, Garwic, Thibaut et Aeren ou devrais je dire Amandine, Chris, Rémy et David, amis infaillibles de Cazedarnes et de Montpellier. Merci aussi aux Wooper devenus maintenant omniprésents.

Merci à S. Spielberg, M. Crichton, Phil Tippet, Sam Winston, Don Bluth et T. Haines d'avoir créé plusieurs des œuvres fondatrices qui ont été le point de départ d'une passion qui n'a jamais faibli depuis. Merci à Dédarwinisez vous pour avoir aiguisé mon esprit critique, ma rhétorique et confirmé que la lutte contre l'ignorance et l'obscurantisme en valait toujours la peine. Par ricochet merci à Redarwinisez vous de m'avoir accueilli dans leur équipe. Je tenais aussi à remercier toute l'équipe de 2HDP et culture 2000 qui ont accompagné mes très longues heures de mesures et mes sessions d'illustration.

Un grand merci à mes parents qui ont encouragé ma passion de la paléontologie depuis tout petit.

Merci à mes grands-parents qui ont nourri cette passion depuis mon enfance et emmené si souvent sur la trace de nos ancêtres. Merci à Chacha et Grégoire, enthousiastes pour toutes mes anecdotes et aux six filles Doré. Merci Tib et Flora de m'avoir sorti la tête de ma grotte pendant leur visite Montpelliéraines. Merci à tous les autres qui ont toujours été là.

Merci à Paul, qui m'a accompagné lors de mes premières fouilles dans les craies de champagne et qui m'a montré ma première ammonite que je garde précieusement.

Merci à Claire que j'aime de tout mon cœur, et qui me supporte depuis la L1, qui m'a apporté un soutien et une aide inestimable pendant ces trois ans de thèse, et même bien avant. Sans toi je ne serais vraisemblablement pas arrivé jusque là.

Enfin, merci au lophiodons de s'être éteints et de s'être fossilisés en si grand nombre et de m'avoir donné du fil à retordre pendant ces trois ans

Sommaire

Remerciements.....

Sommaire .....….. 1

Introduction.....… 4

1. Les grands changements climatiques du début de l'Éocène.....…. 4

2. État de l'art sur les Lophiodontidae.....… 9

3. Problématiques et objectifs.....…..18

Matériel et méthodes.....……..... 21

1. Matériel.....…..21

2. Méthodes.....…..23

2.1 Nomenclature dentaire.....…. 23

2.2 Mesures.....….. 25

2.3 Ct-scan/Méthode d'imagerie...…….....….. 27

2.4 Estimation de la masse corporelle.....…….....…..27

3. Stratigraphie.....…..28

4. Sites étudiés.....….. 29

4.1 Localités de Provence.....… 29

4.2 Localités des Corbières.....….... 31

4.3 Localités du Lauraguais.....… 32

4.4 Localités du Minervois.....…35

4.5 Localités du Montpelliérain.....…….....40

5. Abréviations institutionnelles…….....45

Chapitre 1. Étude de la variabilité intraspécifique des lophiodontidés……..…… 46

1. Étude de la variabilité intraspécifique de *E. laboriense* et *L. lautricense* …….. 46

2. Addendum…….……..…….60

Chapitre 2. *Lophiaspis maurettei* et l'origine des lophiodontidés……...67

Chapitre 3. *Eolophiodon*, une radiation endémique du Sud de l'Europe……. 126

1. Description de deux nouvelles espèces d'*Eolophiodon*…….. 126

2. Étude du squelette post-crânien d'*Eolophiodon*…….…….. 175

2.1 Description comparée du matériel post-crânien d'*Eolophiodon*…….. .175

2.2 Variabilité intra et interspécifique du squelette post-crânien d'Eolophiodon…… 206

2.3 Morphologie post-crânienne d'*Eolophiodon* et *Lophiodon* et locomotion des lophiodontidés……..… 208

2.4 Conclusion…….....…….. 214
Chapitre 4. Révision des lophiodontidés fini Yprésien-début Lutétien de la région Occitanie… 216
1. Les *Lophiaspis* de la région Occitanie……. 218
2. L'*Eolophiodon laboriense* de Saint-Pierre..... 226
3. Le *Lophiodon leptorhynchum* du Minervois et du Montpelliérain..... 230
3.1 Étude de la variabilité intraspécifique de *L. leptorhynchum* de La Livinière..... 233
3.2 Nouvelles descriptions de *Lophiodon leptorhynchum* du Minervois et du Montpelliérain 237
3.3 Le *Lophiodon* cf. *leptorhynchum* 1 des Grès d'Aignes..... 254
3.4 Le petit *Lophiodon* cf. *leptorhynchum* 2 du MP10..... 267
4. Le *Lophiodon tapirotherium* de Saint Martin de Londres 277
5. Les lophiodontidés indéterminés du sud de la France..... 288
5.1 Les lophiodontidés indéterminés du Minervois..... 288
5.2 Les lophiodontidés indéterminés du Montpelliérain..... 294
6. Diversité des lophiodontidés du Minervois au MP10-13..... 297
Chapitre 5. Analyses phylogénétiques..... 306
1. Matériel et méthodes..... 306
1.1 Choix des spécimens et taxons..... 306
1.2 Choix des caractères..... 311
1.3 Liste illustrée des caractères..... 312
1.4 Traitement des données..... 349
2. Résultats..... 349
2.1 Analyse de la matrice principale..... 349
2.2 Analyse de la matrice additive..... 356
3. Discussion..... 360
3.1 Position des lophiodontidés au sein des périssodactyles..... 360
3.2 Relations intrafamiliales des lophiodontidés..... 363
3.3 Robustesse des analyses et effet du codage du polymorphisme..... 367
Chapitre 6. Discussion générale..... 371
1. Questions systématiques..... 371
1.1 *Paralophiodon* est il un genre valide ?..... 371
1.2 Statut de *L. glandicus* et *L. compactus*..... 375
1.3 Perspectives sur la systématique de *L. remense* et *L. leptorhynchum*..... 378
2. Intérêt biostratigraphique des lophiodontidés..... 380
2.1 Apport de l'étude des lophiodontidés à la datation des grès d'Aigne..... 380

2.2 Corrélations biostratigraphiques des localités à lophiodontidés..... 382
3. Tendances évolutives des lophiodontidés..... 390
3.1 Evolution du patron dentaire des lophiodontidés..... 390
3.1.1 Evolution des dents définitives..... 390
3.1.2 Molarisation des dents déciduales..... 393
3.2 Évolution de la masse corporelle des lophiodontidés au cours de l'Éocène..... 396
4. Histoire évolutive des lophiodontidés au regard des changements climatiques du début de l'Éocène..... 402
4.1 Radiation basale et évènements hyperthermaux..... 402
4.2 Radiation de *Lophiodon* et diversification lors de l'EECO..... 405
4.3 La radiation des grands lophiodontidés lors du refroidissement post-EECO..... 408
4.4 Le déclin des lophiodontidés..... 410
Conclusions..... 412
Bibliographie..... 419
Planches..... 437
Annexe 1- Liste des taxons identifiés par localités avant cette étude..... 503
Annexe 2- Liste des spécimens étudiés par localités..... 508
Annexe 3- Mesures des spécimens étudiés (en mm)..... 529
Annexe 4- Supplementary data : Phylogénie 538
1. Matrice principale..... 538
2. Liste des spécimens codés..... 540
3. Buffer de l'analyse principale..... 551
4. Buffer de l'analyse additive..... 572
Annexe 5- Supplementary data de Vautrin, Q., R. Tabuce, F. Lihoreau, C. Bronnert, E. Gheerbrant, M. Godinot, G. Métais, J. Yans, Y. Dutour, N. Vialle, G. Billet. New remains of *Lophiaspis maurettei* (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of France and the implications for the origin of the Lophiodontidae…….. 592
Annexe 6- Supplementary data Vautrin, Q. R. Tabuce, D. Vidalenc, E. Lopez, D. Teodori, Y. Laurent, F. Lihoreau. Two new species of *Eolophiodon* (Mammalia, Perissodactyla): Evidence of surprising diversity of early lophiodontids in the Middle Ypresian of Southern France…… 615

Introduction

1. Les grands changements climatiques du début de l'Éocène

Le début de l'Éocène (55,8-33,9 Ma) est caractérisé par une série de courts réchauffements climatiques intenses ayant profondément bouleversé les écosystèmes de cette époque. La limite entre le Paléocène et l'Éocène (~55,8Ma ; Vandenberghe et al., 2012) est marquée par une très forte incursion négative du carbone isotopique (C^{13}) dans l'atmosphère, de l'ordre de 2 à $3^{0}/_{00}$ (Fig 1), appelée le CIE (Carbon Isotope Excursion; Kennett et Stott, 1991; Schmitz et al., 2001). Une des hypothèses avancées les plus soutenues pour expliquer cet important pic du $\delta C_{13,}$ serait un rejet massif d'hydrate de méthane océanique, un gaz à effet de serre important, précédemment stocké sous forme sédimentaire dans des clathrates au niveau des marges océaniques (Dickens et al., 1997). Les causes de ce relargage restent à ce jour encore débattues, avec comme hypothèses possibles un réchauffement des eaux de surface ayant entraîné la dissolution des clathrates (Sluijs et al., 2008), ou un impact d'un bolide extraterrestre ayant remanié le méthane stocké dans les sédiments (Cramer et Kent, 2005). Le CIE est corrélé avec un pic de réchauffement climatique important appelé le PETM (Paleocène Eocene Thermal Maximum ; Fig 1). Bien que de courte durée, environ 250 000 ans, ce réchauffement fut intense, avec une augmentation de 5 à 8°C dans les océans (Fricke et Wing, 2004; McInerney et Wing, 2011) et jusqu'à 4-5°C en milieu continental (Wing et al., 2005). Le PETM fut suivi par une série d'autres réchauffements courts d'intensité légèrement moindre (Fig 1). Le PETM et l'ensemble de ces autres réchauffements sont communément désignés sous le nom d' « événements hyperthermaux ». Le deuxième pic de réchauffement le plus important, l'ETM2, parfois appelé événement H1 (Vandenberghe et al., 2012), eut lieu 2 Ma après le PETM, à la base de la zone Nanoplancton NP11 (D'Haenens et al., 2014) et fut caractérisé par une hausse des températures globale d'environ 3°C (Lourens et al., 2005).

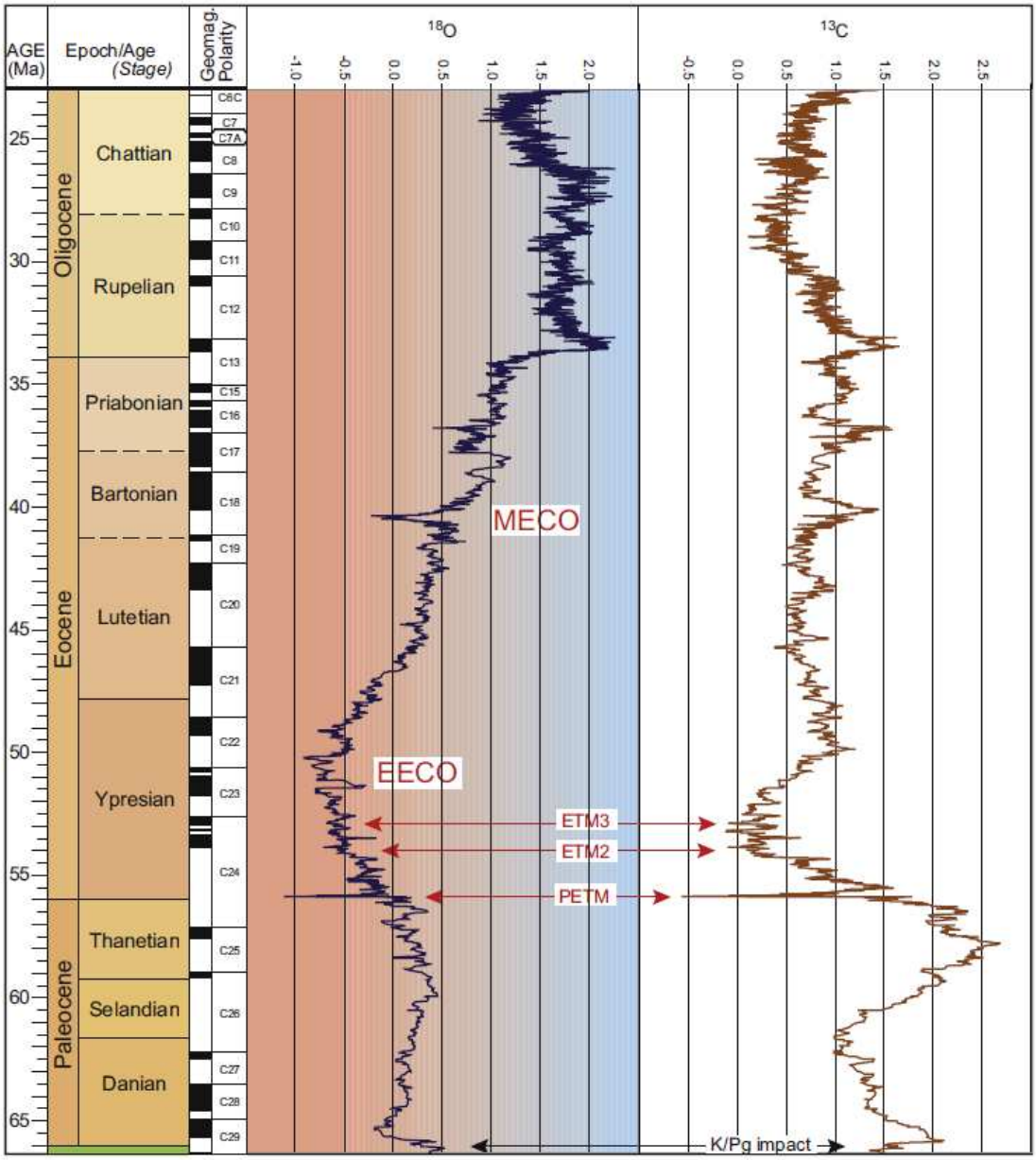


Figure 1. Courbes isotopiques du carbone et de l'oxygène au cours du Paléogène corrélées aux événements climatiques majeurs de l'Éocène. Courbes isotopiques modifiées à partir de Cramer et al., 2009 et Vandenberghe et al. (2012).

Figure 1. Isotopic curves of carbon and oxygen during the Paleogen correlated to major climatic events in the Eocene. Isotopic curves modified from Cramer et al. (2009) and Vandenberghe et al. (2012).

Il fut suivi par un autre événement de moindre intensité, l'ETM3 (Agnini et al., 2009) à la transition NP11-NP12 (Pirkenseer et al., 2013). Cette succession d'événements brefs fut suivie par une période d'optimum climatique au cours de l'Éocène inférieur (l'EECO ; Early Eocene Climatic Optimum; ~53-50 Ma ; (Zachos et al., 2008), qui vit la plus forte température des océans enregistrée de tout le Cénozoïque (Zachos et al., 2001, 2008). Un lent refroidissement succède

ensuite à cet optimum climatique pendant tout l'Éocène moyen. De par leur forte intensité et leur courte durée, ces événements hyperthermaux sont considérés comme les meilleurs analogues au réchauffement climatique actuel (Gingerich, 2006).

Ces événements hyperthermaux ont eu un impact important sur les écosystèmes du Paléogène. Le grand influx de roches sédimentaires due à l'érosion, dont des roches riches en kaolinites, documente une augmentation des précipitations et de la saisonnalité pendant le PETM et l'ETM2, avec la mise en place de saisons sèches marquées succédant à des saisons humides aux précipitations intenses (Bornemann et al., 2014). Au niveau des flores, ces brusques changements climatiques ont entraîné un renouvellement des taxons avec la mise en place de flores subtropicales et tropicales et complexes remplaçant les forêts tempérées chaudes de la fin du Paléocène (McInerney et Wing, 2011; Wing et al., 2005). Les faunes marines et terrestres ont aussi été fortement impactées lors de ces événements hyperthermaux, en particulier les mammifères. Outre des phénomènes de nanisme importants (Gingerich, 2006; Secord et al., 2012), le PETM coïncide surtout avec l'apparition brutale dans le registre fossile de plusieurs grands groupes de mammifères modernes : les artiodactyles, les primates et les périssodactyles (APP). Ces trois ordres se diversifient rapidement et se dispersent sur tous les continents de l'hémisphère nord lors du MDE (Mammalian Dispersion Event), concomitant avec le PETM (Bowen et al., 2002, voir toutefois Hooker, 2015). Ces échanges entre l'Amérique du Nord, l'Asie et l'Europe ont été facilités au début de l'Éocène par les températures élevées et le climat tempéré/subtropical présent même aux hautes latitudes (Harrington et al., 2012; Schoon et al., 2009; Sluijs et al., 2008; Smith et al., 2006). Trois grandes routes transcontinentales de dispersion des mammifères ont été identifiées au début de l'Éocène : le détroit de Béring entre l'Asie et l'Amérique du Nord (Beard et Dawson, 1999), le détroit de Turgaï entre l'Asie et l'Europe (Godinot et Lapparent De Broin, 2003; Hooker et Dashzeveg, 2003) et le pont Groenland-Atlantique Nord entre l'Amérique du Nord et l'Europe du

Nord (Hooker et Dashzeveg, 2003; Smith et al., 2006).

Au début de l'Éocène, l'Europe est un archipel séparé de l'Asie par la mer d'Obik (Fig 2) et dominé par un climat chaud et tropical (Badiola et al., 2009). De fortes disparités de faunes existent entre le nord et le sud de l'Europe entre le MP7 et le MP8+9 et contemporaines des événements hyperthermaux. Les faunes de mammifères d'Europe du Nord du MP7 et MP8+9 présentent une composition plus proche de celle d'Amérique du Nord que de celle d'Europe du Sud (Marandat, 1997; Marandat et al., 2012; Solé et al., 2019, 2014). Ce très fort endémisme des faunes d'Europe du Sud a amené à la création de deux bio-provinces en Europe au début de l'Éocène (province Mésogéenne et province Nord Européenne, Fig 2). Les deux provinces n'étant pas séparées par des barrières physiques, une hypothèse climatique a été avancée pour justifier cet endémisme des faunes du sud (Marandat et al., 2012). Notamment, l'absence de certains groupes de mammifères inféodés aux climats humides tels que les plésiadapiformes ou certains « ongulés » archaïques (arctocyonidés) et les analyses palynologiques suggèrent que le sud de l'Europe était alors plus chaud et sec que la province Nord Européenne (Gruas-Cavagnetto, 1991; Marandat et al., 2012). L'orogenèse pyrénéenne et la transgression marine de la mer d'Aquitaine pourraient avoir joué un rôle important dans la mise en place de cette barrière climatique (Solé et al., 2014). Les faunes de mammifères du nord et du sud de l'Europe entament un début d'homogénéisation en amont du MP8+9 entre les biozones PEIII et PEIV établis par Hooker (1996), avec des migrations de taxons entre les deux provinces (Noiret et al., 2016; Solé et al., 2019).

Cependant, le rôle des hyperthermaux dans ce phénomène reste mal compris. Contrairement aux séries sédimentaires continues du Wasatchian (Étage continental de l'Yprésien nord-américain), les localités d'Europe sont souvent discontinues, et stratigraphiquement difficiles à corréler (Schmidt-Kittler, 1987), rendant complexe l'étude d'événements aussi courts que les hyperthermaux.

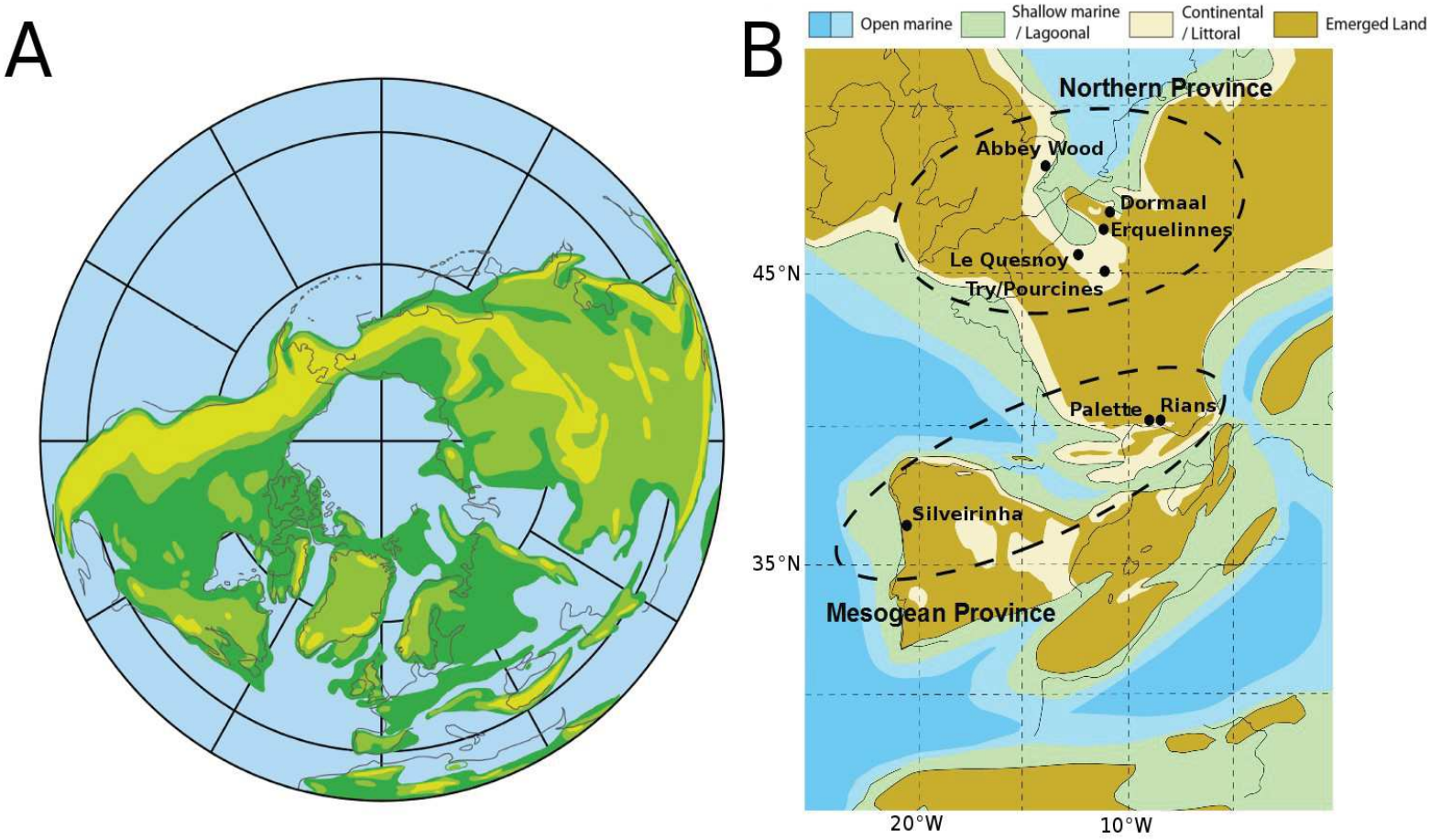


Figure 2. Contexte géographique de l'Europe au début de l'Éocène. A : Carte de l'hémisphère Nord au début de l'Éocène (modifiée d'après Marwick (2007)); B : Carte paléogéographique de l'Europe de l'Ouest et des principaux sites des deux provinces biogéographiques au MP7 (modifiée d'après Marandat et al. (2012).

Figure 2: Geographical context of Europe at the early Eocene. A: Map of the Northern Hemisphere at the early Eocene (modified from Marwick (2007)); B: Paleogeographic map of Western Europe and the main localities of the two biogeographic provinces at the MP7 (modified from Marandat et al. (2012)).

Au sein des localités européennes contemporaines des hyperthermaux et des phénomènes d'homogénéisation des faunes d'Europe (MP7-MP13), les périssodactyles sont parmi les taxons les plus représentés dans le registre fossile (Blondel, 2001). Une famille de périssodactyles, les Lophiodontidae, est notamment très intéressante car particulièrement abondante dans cette partie du monde et à cette époque (Crochet et al., 1997; Remy, 2015). Les lophiodontidés sont connus par de très nombreux restes provenant de près d'une centaine de localités dans toute l'Europe depuis leur apparition au MP7 jusqu'au MP16, avec un pic de diversité au MP10 (Blondel, 2001). Ainsi, les lophiodontidés traversent tous les changements climatiques majeurs du début de l'Éocène après le

PETM. De plus, les lophiodontidés, d'abord endémiques de la province Mesogéenne (Robinet et al., 2015) se dispersent dans toute l'Europe pendant les phases d'homogénisation des faunes. Cette forte abondance du matériel et leur histoire évolutive jalonnée par les grands événements climatiques de l'Éocène font des lophiodontidés un candidat idéal pour comprendre quels ont été les impacts des changements climatiques sur l'histoire évolutive des mammifères en Europe.

2. Etat de l'art sur les Lophiodontidae

Les lophiodontidés font partie de l'ordre des Perissodactyla. Cet ordre comprend actuellement les super-familles Equoidea, Tapiroidea et Rhinocerotoidea ainsi que deux super-familles éteintes, les Chalicotheroidea et les Brontotheroidea (Radinsky, 1969). Les périssodactyles sont caractérisés par leurs membres mésaxoniques (Owen, 1848), et par une facette de contact entre l'astragale et le naviculaire en forme de "selle à cheval" qui est une synapomorphie non ambiguë de l'ordre (Froehlich, 1999). À l'instar des deux autres ordres de mammifères apparaissant à la limite Paléocène-Éocène (primates et artiodactyles), l'origine des périssodactyles reste mal connue (Gingerich, 2006). Les périssodactyles sont traditionnellement rapprochés des condylarthres phénacodontidés (Radinsky, 1966), ou plus récemment d'un autre groupe de condylarthres, les cambaythères (Rose et al., 2014). L'hypothèse d'une origine géographique asiatique ou indienne est aujourd'hui favorisée (Bai et al., 2018; Rose et al., 2014; Smith et al., 2015). Les périssodactyles se diversifient rapidement au début de l'Éocène avec des représentants de quatre des cinq super-familles sur tous les continent de l'hémisphère Nord dès le début de l'Éocène inférieur (Bai et al., 2018; Radinsky, 1969; Rose, 1996). Au début de l'Éocène européen, les faunes de périssodactyles sont dominées par les hippomorphes (équoïdes et stem-équoïdes ; Godinot et al., 1987; Blondel, 2001; Bronnert et al., 2018) et quelques taxons rapprochés des cératomorphes (tapiroïdes et rhinocérotoïdes ; Savage et al., 1966; Radinsky, 1967), des taxons au statut débattu comme les

isectolophidés (Bronnert et al., 2018a) ainsi que par les emblématiques lophiodontidés (Blondel, 2001; Remy, 2015).

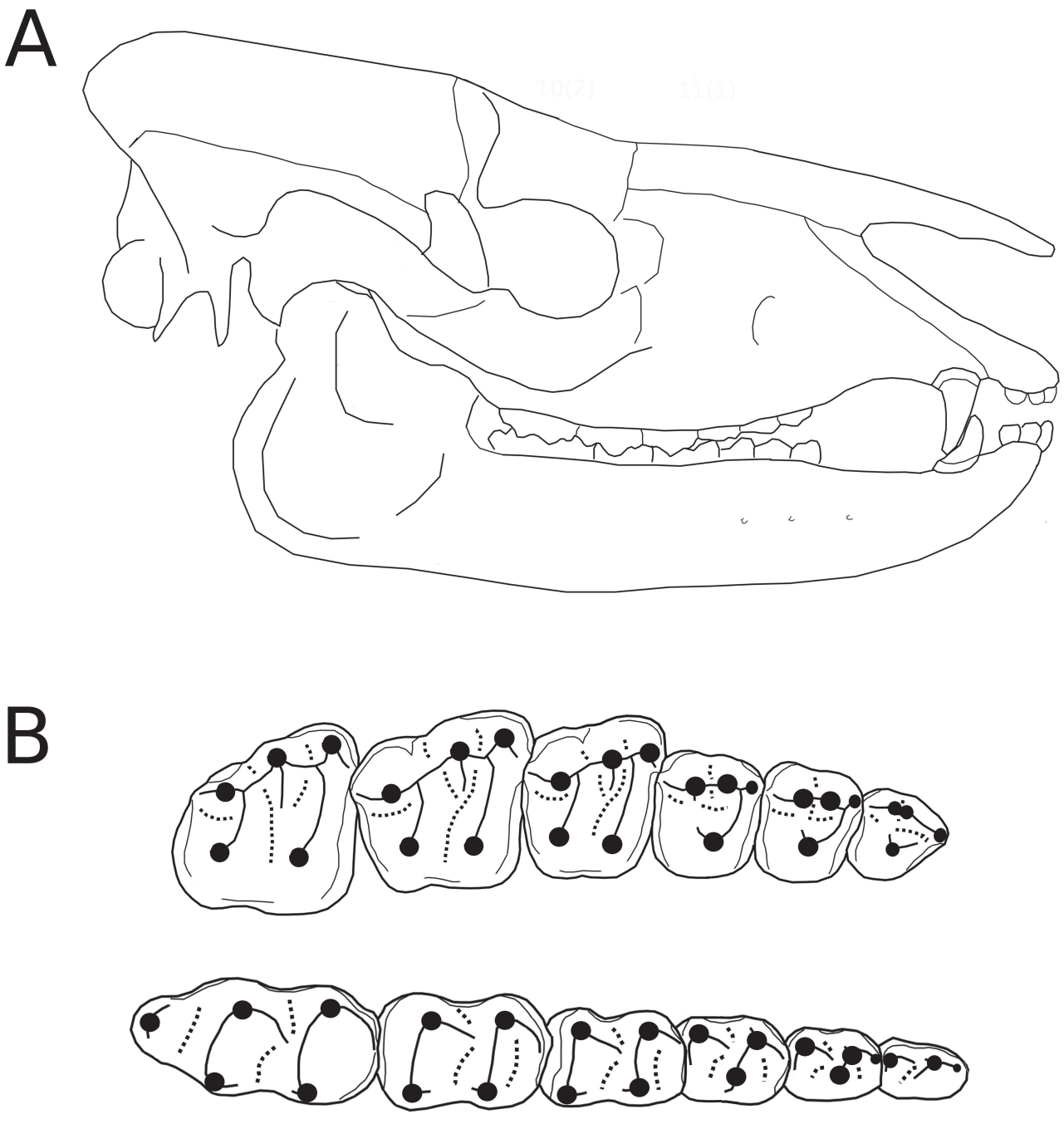


Figure 3. Représentation schématique de la morphologie crânio-mandibulaire et dentaire des lophiodontidés. A : Schéma de la morphologie crânienne B : Schéma de la morphologie dentaire

Figure 3: Schematic representation of the cranio-mandibular and dental morphology of lophiodontidae. A: Schematic of cranial morphology B: Schematic of dental morphology

Les lophiodontidés sont exclusivement européens. Ils apparaissent au début de l'Éocène dans la province Mésogéenne, avec *Lophiaspis maurettei* Depéret, 1910 présent dans le registre fossile peu de temps après le MP7 (~56Ma). Les lophiodontidés se diversifient pendant tout le début de l'Éocène dans toute l'Europe (Blondel, 2001) et perdurent jusqu'au MP16 (~39Ma ; Escarguel et al., 1997; Vandenberghe et al., 2012) avec des formes géantes tels *L. lautricense* et *L. sanmoralense* (Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994; Remy, 2015; Sudre, 1971), avant de s'éteindre brutalement après le « Mid Eocene Climatic Optimim » (MECO, Bohaty and Zachos, 2003). Les lophiodontidés sont les plus grands mammifères d'Europe connus à l'Éocène inférieur dès le MP8+9, ce qui suggère un rôle important dans les écosystèmes similaire à celui tenu par les grands herbivores actuels.

L'anatomie des représentants de cette famille a surtout été étudiée d'un point de vue de la denture. Ainsi les lophiodontidés se reconnaissent par les caractères suivants : des canines larges séparées des prémolaires par un long diastème (excepté sur *P. buchsowillanum* ; Fischer, 1964), un couple P1/p1 absent, des prémolaires non molariformes à submolariformes; des molaires avec un parastyle proéminent, un paracône large et convexe présentant souvent une endoparacrista et un métacône légèrement plus lingual avec parfois un ectostyle entre les deux cuspides; des M3 similaires aux M2 avec un métacône plus court et un parastyle plus labial (Fischer, 1964; Radinsky, 1969 ; Fig 3). Sur les dents inférieures les lophiodontidés présentent une p2 comprimée labio-lingualement avec une cuspide centrale et un petit talonide, des molaires inférieures bilophodontes et une m3 présentant un large hypoconulide (Radinsky, 1969, Fig 3).

Les caractères crânio-mandibulaires les plus distinctifs des lophiodontidés sont leur crâne « en dôme » formé par un angle prononcé entre le rostre relativement long et étroit et leur haute boite crânienne, l'absence de contact entre l'os lacrymal et le nasal, leurs processus supra-orbitaires sans foramen et l'orientation rostro-latérale de leurs processus post-glénoïdes (Holbrook, 2009; Robinet et al., 2015). Bien que souvent illustrés avec une trompe, aucun caractère lié à la présence de proboscis n'a été trouvé sur les crânes de lophiodontidés (Holbrook, 2009). La présence de

bulles tympaniques similaires à celles des chalicothères ou des hippomorphes n'a jamais pu être mis en évidence malgré la découverte de plusieurs crânes, du fait de la mauvaise préservation de cette région (Holbrook, 2009).

Le squelette post-crânien des lophiodontidés est relativement moins bien connu que leur anatomie cranio-mandibulaire et dentaire. Peu de restes post-crâniens ont été étudiés, hormis pour quelques taxons, et la morphologie du squelette reste inconnue pour la majorité des espèces, en particulier les formes les plus anciennes et basales. Cependant, le matériel plus complet du Geiseltal (Saxe Anhalt, Allemagne), gisements types des niveaux repères du Lutétien,MP11, 12 et 13, montre que *Lophiodon* présentait une stature robuste (Fischer, 1964), avec des os arborant des insertions musculaires développées (Holbrook, 2009). Il est intéressant de remarquer ici que les caractères post-crâniens de *Lophiodon* rappellent par certains aspects les rhinocérotoïdes avec leur large crête deltopectorale sur l'humérus, leur scapula présentant un acromion distinct et une épine longue et saillante et leur astragale avec une trochlée oblique, mais rappellent par d'autres caractères les chalicothéroïdes (Holbrook, 2009). On peut citer ainsi un capitulum de l'humérus faiblement bombé et sans « lateral articular shelf », une *fovea capitis* centrale sur la tête fémorale ou encore un grand trochanter du fémur plus distal que la tête fémorale (Holbrook, 2009).

Les lophiodontidés tiennent une place particulière dans l'histoire de la paléontologie française et font notamment partie des premiers mammifères fossiles décris par Cuvier. La première mention des lophiodontidés remonte à 1799 dans le « magasin encyclopédique » (Tome V, page 257) comme « première ou petite espèce de tapir ». Il faudra cependant attendre la seconde édition des "Recherche sur les ossemens fossiles" pour que Cuvier érige le genre *Lophiodon* en 1822 en y intégrant *L. tapiroides*, l'espèce type du genre, et *L. buchsowillanum* précédemment classés dans le genre *Palaeotherium.* Dans ce nouveau genre, Cuvier regroupe aussi plusieurs espèces de *Lophiodontidés* non nommées*,* tels les *Lophiodon* en provenance d'Issel (Aude, France). La même

année, ce matériel sera décrit par Desmaret (1822) sous le nom de *Lophiodon tapirotherium*.

De par leur très grande abondance dans les gisements européens, les lophiodontidés ont été l'objet de nombreuses études depuis le milieu du XIX^{ème} siècle jusqu'au début du XX^{ème} siècle. La multiplicité des études réalisées par des auteurs différents, couplée à la grande variabilité dentaire des lophiodontidés, a amené à la création d'un grand nombre de taxons, pour la plupart mis en synonymie ultérieurement et/ou considérés comme non-valides tels *L. isselense* Fischer 1829, *L. minutum* Fischer 1829, *L. heberti* Lemoine 1878, *L. cesserassicum* Filhol 1888, *L. larteti* Filhol 1888, *L. munieri* Filhol 1888, *L. sezannense* Filhol 1888, *L. subpyrenaicum* Filhol 1888, *L. rhinocerodes* var *franconica* Depéret et Carrière 1901, *L. germanicus* Schertz 1938, *L. parvum* Scherzt 1938 ou encore *L. filholi* Fischer 1964.

De plus, faisant partie des premiers genres de mammifères fossiles décrits, de nombreuses espèces ont été regroupées sous le terme *Lophiodon* avant d'être décrites comme des nouveaux genres à part entière. C'est le cas d'*Hyrachyus minimus, Hyrachyus affinis* et *Hyrachyus modestus* (Cuvier, 1822; Leidy, 1871; Marsh, 1871), ou encore *Eurohippus parvulus* (Laurillard, 1849), rajoutant un degré de complexité supplémentaire pour identifier des taxons toujours valides dans la littérature ancienne. De même, plusieurs genres ont été intégrés au fil des études dans la famille des lophiodontidés puis écartés comme *Lophiodochoerus*, mis ensuite en synonymie avec *Hyracotherium* (McKenna et Bell, 1997), *Anatelodon* (Dial Paz, 1929) mais dont le statut est ambigu dû au caractère fragmentaire du seul spécimen juvénile décrit (Radinsky 1964) et depuis rapproché des hélalétidés (Fischer, 1964; Radinsky, 1967), ou encore *Chasmotherium* rapproché depuis lui aussi des hélalétidés (Fischer, 1964)

La grande variabilité dentaire des lophiodontidés a été mise en avant très tôt dans la littérature. La première étude de la variabilité intraspécifique des lophiodontidés d'Issel par Filhol (1888) a montré les grandes variations de tailles existantes au sein d'un même assemblage, ainsi que

les caractères polymorphes, principalement des crêtes et des conules supplémentaires, que l'on retrouve au sein des populations de *L. tapirotherium*. Plus récemment, Sudre (1971) a étudié la variabilité de *L. lautricense* et a mis en évidence la forte variabilité des prémolaires avec au sein d'une même espèce des prémolaires non molarisées et molarisées. Cependant, si le fort polymorphisme dentaire des lophiodontidés a été évoqué de nombreuses fois (Astre, 1960; Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994; Filhol, 1888; Godinot et al., 2018; Sudre, 1971), son étendue reste peu connue sur la vaste majorité des taxons, particulièrement sur les espèces les plus proches de la radiation basale du groupe. Or, ce polymorphisme peut toucher des caractères couramment utilisés pour discriminer les différentes espèces de *Lophiodon* (Checa Soler, 1997; Godinot et al., 2018), créant ainsi de nombreux problèmes de détermination. A cela s'ajoute un fort dimorphisme sexuel sur les canines et les crânes, accompagné d'une différence de taille (Depéret, 1907) qui renforce encore plus la variabilité intraspécifique observée chez les lophiodontidés.

Ses variations morphologiques, mal décrites, ont entraîné la multiplication des taxons et des synonymies (Astre, 1960). Ainsi Fischer dans ses études sur les lophiodontidés du Geiseltal, a mis en synonymie presque tous les lophiodontidés de tailles moyennes avec *L. tapirotherium* (Fischer, 1977a, 1977b). Cette désignation fut un temps acceptée (Marandat, 1987), mais n'est plus suivie aujourd'hui par la majorité des auteurs (Checa Soler, 1997; Godinot et al., 2018; Holbrook, 2009; Labarrère et Montenat, 2011).

De même, la distinction entre le genre *Lophiodon* et *Paralophiodon* émise par Dedieu (1977) reste débattue, et les deux genres sont parfois considérés comme synonymes par les auteurs (Godinot et al., 2018; Holbrook, 2009).

La systématique des lophiodontidés s'en retrouve extrêmement confuse, basée sur des caractères ambiguës, souvent polymorphes, avec de nombreuses synonymies et des taxons aux diagnoses souvent obsolètes. Il peut en résulter une multiplication de taxons au sein même des localités, avec parfois jusqu'à cinq espèces morphologiquement proches décrites dans un seul

gisement (par exemple à Bouxwiller, voir Jaeger, 1971). Le besoin d'une révision complète des lophiodontidés a déjà été souligné depuis des décennies (Radinsky, 1969) sans jamais être entreprise. À ce jour, les lophiodontidés sont représentés par quatre genres :

- *Lophiaspis* Depéret, 1910, le genre le plus ancien (MP7-MP11) caractérisé par sa petite taille et ses molaires supérieures présentant un fort paraconule (Depéret, 1910). Le genre *Lophiaspis* est représenté par les espèces suivantes :
  - *Ls. baicheri* Depéret, 1910.
  - *Ls. maurettei* Depéret, 1910.
  - *Ls. occitanicus* (Cuvier, 1812)
- *Lophiodon* Cuvier, 1822, trouvé du MP10 au MP16, caractérisé par des molaires sans paraconule et présentant un parastyle proéminent, des prémolaires à tendance submolariforme, et des espèces de moyenne à grande taille (Dedieu, 1977). Le genre *Lophiodon* regroupe actuellement 14 espèces considérées comme valides:
  - *L. baroensis* Checa Soler, 1997.
  - *L. corsaensis* Checa Soler, 1997.
  - *L. cuvieri* Watelet, 1864.
  - *L. eygalayense* Labarrère et Montenat, 2011.
  - *L. glandicus* Astre, 1960.
  - *L. lautricense* Noulet, 1851.
  - *L. medium* Fischer, 1829.
  - *L. parisiense* Gervais, 1848-1852.
  - *L. sanmoralense* Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994
  - *L. remense* Lemoine, 1878.
  - *L. rhinocerodes* Rütimeyer, 1862.

- *L. tapiroides* (Cuvier, 1812)
- *L. tapirotherium* Desmaret, 1822.
- *L. thomasi* Depéret, 1906.

- *Paralophiodon* Dedieu, 1977, potentiellement présent dès le MP10 jusqu'au MP15, caractérisé par des prémolaires supérieures présentant une postprotocrista, des molaires supérieures sans paraconule, avec une endoparacrista et des métacônes plats, des molaires inférieures avec des préhypocristides rentrant toujours en contact avec le protolophide, une incisure nasale à l'aplomb de la canine, et un pied tridactyle (Dedieu, 1977). Le genre contient 4 espèces :
  - *P. buchsowillanum* (Cuvier, 1812).
  - *P. compactus* (Astre, 1960)
  - *P. leptorhynchum* (Filhol, 1888).
  - *P. sardus* (Bosco, 1902).
- *Eolophiodon* Robinet et al., 2015, le dernier genre récemment créé et représenté par une seule espèce avant cette étude, *E. laboriense,* connu uniquement d'un site rapproché du MP8+9 dans le sud de l'Europe. Le genre est caractérisé, entre autre, par sa petite taille, ses molaires présentant un paraconule de taille modéré, une symphyse mandibulaire se terminant au niveau de la p2 et par la présence d'un foramen post-glénoïde (Robinet et al., 2015).

La liste des taxons identifiés par localité dans les travaux précédents cette étude est disponible dans le tableau 1 de l'Annexe 1.

La position phylogénétique des lophiodontidés reste incertaine. Les lophiodontidés les plus anciens et les plus basaux sont peu connus et souvent représentés par du matériel fragmentaire. À cela s'ajoute la grande similarité de la morphologie dentaire observée entre les premiers

représentants des principaux groupes de périssodactyles basaux (Bai et al., 2018; Holbrook et Lapergola, 2011; Radinsky, 1969). Au fil des analyses, trois grandes hypothèses sur la position taxonomique des lophiodontidés ont émergé.

- Les lophiodontidés sont des cératomorphes, ou des stem-cératomorphes (Fig 4A). Cette position suit l'attribution traditionnelle des lophiodontidés comme des taxons proches des tapirs (Cuvier 1822) et des cératomorphes en général (Fischer, 1977a). Cette position a notamment été retrouvée lors de l'analyse phylogénétique de Holbrook (2009) incluant de nombreux caractères crâniens et post-crâniens.
- Les lophiodontidés sont paraphylétiques et ne sont pas regroupés dans la même super-famille (Fig 4B). Lors de sa révision des chalicothères basaux, Radinsky (1964) note la grande ressemblance entre *Lophiaspis maurettei* et *Paleomoropus jepseni*, et regroupe ces deux taxons au sein des Eomoropidae, une famille de chalicothères basaux, tout en conservant *Lophiodon* comme un tapiroïde. Bai et al (2010) retrouvent cette position éclatée des lophiodontidés dans leur analyse phylogénétique, avec *Ls*. *maurettei* profondément enraciné au sein des chalicothères basaux et *Lophiodon* associé à *Heptodon* et *Hyrachyus* au sein des cératomorphes.

  De plus, lors de la création du genre *Paralophiodon*, Dedieu (1977) regroupe ce dernier au sein de la famille des isectolophidés sur la base de la morphologie de l'incisure nasale et des prémolaires. Cependant, cette attribution n'a jamais été retrouvée dans les analyses ultérieures (Hooker, 1989).
- Les lophiodontidés sont le groupe frère des chalicothères et sont regroupés au sein du sous ordre des Ancylopoda. Cette hypothèse suit les résultats de Hooker (Hooker, 1989, 1984) et a été retrouvée dans les analyses phylogénétiques de Froehlich (1999), Hooker et Dashzeveg (2004), Rose et al (2014) et Robinet et al., (2015). Cependant, la monophylie des lophiodontidés à l'intérieur des Ancylopoda n'est pas toujours retrouvée (Bai et al., 2018).

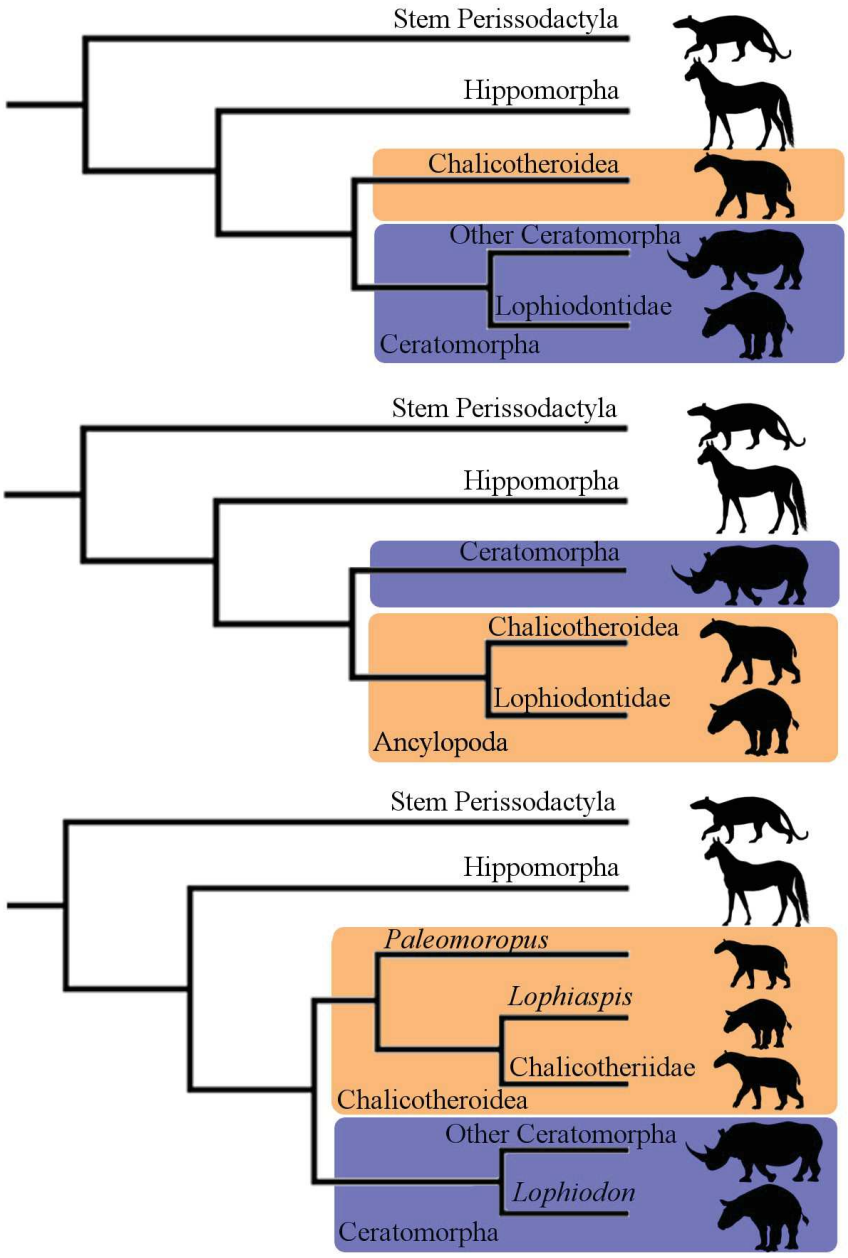


Figure 4. Résumé graphique des principales hypothèses sur la position phylogénétique des lophiodontidés.

Figure 4. Graphical summary of the main hypotheses on the phylogenetic position of lophiodontids.

3. Problématiques et objectifs

La famille des lophiodontidés est un groupe clé pour comprendre l'impact des changements climatiques intenses du début de l'Éocène. Le groupe est présent dans de nombreuses localités, avec une distribution s'étendant dans toute l'Europe de l'Ouest, (Angleterre, Allemagne, Belgique,

Espagne, France, Italie, Portugal et Suisse), et est documenté par un nombre impressionnant de restes parfois presque complets (e.g. gisement de Messel en Allemagne). Ils présentent de plus une histoire évolutive typique de nombreux clades de cette époque avec un endémisme fort au début de l'Yprésien, suivi d'une dispersion et d'une homogénéisation dans toute l'Europe occidentale. Cependant bien qu'étudiée depuis près de deux siècles la famille des lophiodontidés, reste énigmatique et complexe à étudier. Un travail important de révision est nécessaire, en particulier sur les taxons proches de la radiation basale du groupe. Cette radiation est à la fois mal connue, mais aussi contemporaine des événements hyperthermiques, et donc potentiellement riche en informations sur les effets des réchauffements climatiques sur les faunes de mammifères.

Le travail effectué dans cette thèse porte principalement sur le matériel abondant, et majoritairement inédit de localités, parfois nouvelles, du début de l'Éocène du Sud de la France. Une grande quantité de spécimens provient de collections privées de paléontologues amateurs qui nous ont été généreusement prêtés et cédés (cas des types et figurés) pour cette étude. Le matériel provient aussi des collections inédites de l'Université de Montpellier et de fouilles récentes, réalisées dans les localités de La Borie (Aude, France), Le Theron (Hérault, France), Le Lien (Hérault, France) et Palette (Bouches du Rhône, France) auxquelles j'ai pu participer pendant ce doctorat.

Ce travail s'organise autour de plusieurs axes d'études :

Le premier axe vise à comprendre l'étendue de la variation des lophiodontidés afin de clarifier leur systématique complexe et de créer un spectre de la variabilité intraspécifique des lophiodontidés afin de mieux discriminer les taxons. Pour ce faire une analyse de la variabilité intraspécifique a été réalisé dans le chapitre 1 sur deux lophiodontidés connus par de nombreux restes dentaires ; *E. laboriense* qui est proche de la radiation basale et *L. lautricense*, l'un des derniers membres de la famille.

Le deuxième axe consiste en une révision du matériel de lophiodontidés contemporains des événements hyperthermaux et de la fin Yprésien/début Lutétien afin de mieux comprendre la radiation basale de ce groupe et d'appréhender leur diversité pendant les périodes de changements climatiques du début de l'Éocène. Cet axe se divise en trois sous-parties :

La première sous-partie consiste en la révision de *Ls. maurettei*, le lophiodontidé le plus ancien et le plus basal grâce à du matériel inédit en provenance de la localité de Palette (Chapitre 2). Dans cette partie, un intérêt particulier a été porté sur la radiation basale des lophiodontidés et leurs origines (phylogénétiques et géographiques) potentielles.

La deuxième sous-partie porte sur l'étude du genre *Eolophiodon*, avec la description de deux nouveaux taxons documentant une radiation insoupçonnée de la famille au MP8+9 dans le sud de la France (Chapitre 3).

La troisième sous-partie consiste en une révision du matériel abondant des lophiodontidés du sud de la France des localités MP10-MP13 (Chapitre 4). Cette sous-partie a comme objectif principal de rendre compte de la véritable diversité des lophiodontidés fin Yprésien-début Lutétien contemporains de l'EECO et du lent refroidissement qui lui succède.

Le troisième axe vise à proposer un cadre phylogénétique exhaustif et précis des relations intra et interfamiliales des lophiodontidés (Chapitre 5). Enfin, la synthèse de ces axes (Chapitre 6) aura pour objectif de fournir une base de réflexion solide sur la systématique et les tendances évolutives des lophiodontidés basées sur les données issues des précédents axes. Enfin à partir des topologies obtenues couplées aux données issues des précédents axes, un scénario des grandes étapes évolutives de l'histoire des lophiodontidés sera proposé et permettra d'identifier et de discuter des possibles impacts des changements climatiques de l'Éocène sur les dynamiques évolutives de ce groupe.

Matériel et méthodes

1. Matériel

Le matériel étudié dans cette thèse est majoritairement composé de restes dentaires pour l'ensemble des localités, complétés par des restes crânio-mandibulaires et post-crâniens pour quelques taxons. Une grande partie du matériel étudié est hébergée dans les collections de l'Université de Montpellier (UM), en particulier le matériel des localités situées dans la région Occitanie. L'ensemble du matériel des localités d'Aumelas, La Livinière 2, Le Lien, Mas de Gimel, Robiac, Saint Martin de Londres et Saint Pierre des Champs étudié dans cette thèse provient exclusivement de campagnes de fouilles réalisées par les membres de l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (ISEM). Le matériel de la localité de Sainte Eulalie provient aussi en partie des fouilles réalisées par l'ISEM. Une partie du matériel de Mas de Piquet découvert par Roman et Gennevaux (1907) est hébergé au sein de l'Université de Montpellier, le reste des spécimens est hébergé dans les collections de la Faculté des Sciences de Lyon (FSL). L'ensemble du matériel de *L. leptorhynchum* de la localité de La Livinière 1 étudié dans cette thèse provient des collections de la FSL. Le matériel de la localité du Théron a été découvert pendant cette thèse lors de fouilles conjointes entre les équipes de l'ISEM et du laboratoire Paléontologie Évolution Paléoécosystemes Paléoprimatologie (PALEVOPRIM) de l'Université de Poitiers auxquelles j'ai pu participer.

Le matériel provenant de collections privées constitue une part importante des spécimens étudiés dans ce travail. Ce matériel a été généreusement prêté le temps de cette étude, et un moulage de chacun de ces spécimens sera déposé dans les collections de l'UM à la fin de ce travail. Tout le

matériel figuré dans le chapitre 3 sera déposé dans les collections de l'UM. Ce matériel provient des collections suivantes ; collection Labarrère, collection Liria, collection Lopèz, collection Soumeille, collection Teodori et collection Vidalenc.

Le matériel issu de ces collections privées constitue l'ensemble des spécimens des localités des Combes, Félines Minervois, Les Mourgues, Naples, La Rouviole 2, La Rouviole 4, La Rouviole 6, Saint Pierre et Tourouzelle. Une partie du matériel de La Borie, de Sainte Eulalie et d'Issel provient aussi de ces collections privées.

Le matériel d'*Eolophiodon* de la localité de La Borie provient en majorité des fouilles réalisées par l'Association des Paléontologues du Sud-Ouest (APSO), auxquelles j'ai pu me joindre en 2016 et 2018, et du matériel déposé au Museum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MHNT).

Le matériel inédit de *Ls. maurettei* décrit dans le chapitre 2 provient de fouilles réalisées par Marc Godinot sur le site de Palette dans les années 1980, ainsi que des fouilles récentes entreprises conjointement par les équipes de l'UM, du Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) et du Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix en Provence (MHN-AIX) auxquelles j'ai pu participer de 2017 à 2019. L'ensemble du nouveau matériel de *Ls*. *maurettei* est déposé dans les collections du MHN-AIX. Le reste du matériel historique intégré dans ce chapitre est hébergé dans les collection de la FSL et de l'Université Aix-Marseille (AMU).

La liste complète du matériel étudié dans ce travail est résumé dans l'annexe 2.

Le matériel étudié dans cette thèse a été comparé aux nombreux restes de lophiodontidés hébergés dans les collections des différentes institutions européennes. Ce matériel de comparaison provient des collections de la FSL (*Ls*. *baicherei*, *Ls*. *occitanicus*, *L*. *remense*), du GeiseltalMuseum (*L. cuvieri, L. remense, P buchsowillanum*), de l'Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont (*Ls*. *baicherei*, *Ls*. cf. *occitanicus*, *L*. *baroensis*, *L*. *corsaensis*, *Lophiodon* sp.), du MNHN (*Ls*. cf.

maurettei, *L. cuvieri*, *L.* aff. *eygalayense*, *L. eygalayense, L. lautricense, L. medium*, *L. parisiense*, *L. tapiroides*, *L. tapirotherium* et *L. buchsowillanum*), du MNHT (*Ls. occitanicus*) et du Naturhistorisches Museum Basel (*Ls. occitanicus*, *L. medium, L. remense*, *L. rhinocerodes, L. tapiroides, L. tapirotherium*, et *L. buchsowillanum*)

L'ensemble des photos figurées dans ce travail a été réalisé avec la méthode « Multistacking » avec multifocus. Les photos ont été reconstruites avec le logiciel CombineZP. Sauf mention contraire, toutes les photos figurées dans de ce travail sont inédites.

2. Méthodes

2.1. Nomenclature dentaire

Les descriptions du matériel dentaire suivent la nouvelle terminologie explicitée en figure 5. Cette terminologie dentaire est utilisée afin d'identifier les crêtes rarement décrites chez les périssodactyles, afin d'éviter l'utilisation de termes ambigus ou désuets présent dans la littérature parfois ancienne concernant les lophiodontidés (exemples : « collines transverses » de Depéret (1907), « pseudo-métalophe » de Dedieu (1977a)). De plus, cette terminologie permet une meilleure comparaison entres les différentes crêtes des prémolaires des lophiodontidés et ceux à différents stades de molarisation. Cette terminologie est construite sur le modèle de Boisserie et al. (2010) avec une dénomination de chaque crêtes, cuspides et conules suivant leur position et orientation sur la dent. Toutefois, cette terminologie reprend la majorité des termes modernes utilisés dans l'étude des périssodactyles et est compatible avec la terminologie dentaire de Hooker (1984, 1989) hormis sur les exceptions suivantes. Le mésostyle est appelé ici ectostyle en raison de sa position variable sur l'ectolophe. Le terme préparaconule-crista est raccourci en préparacristule.

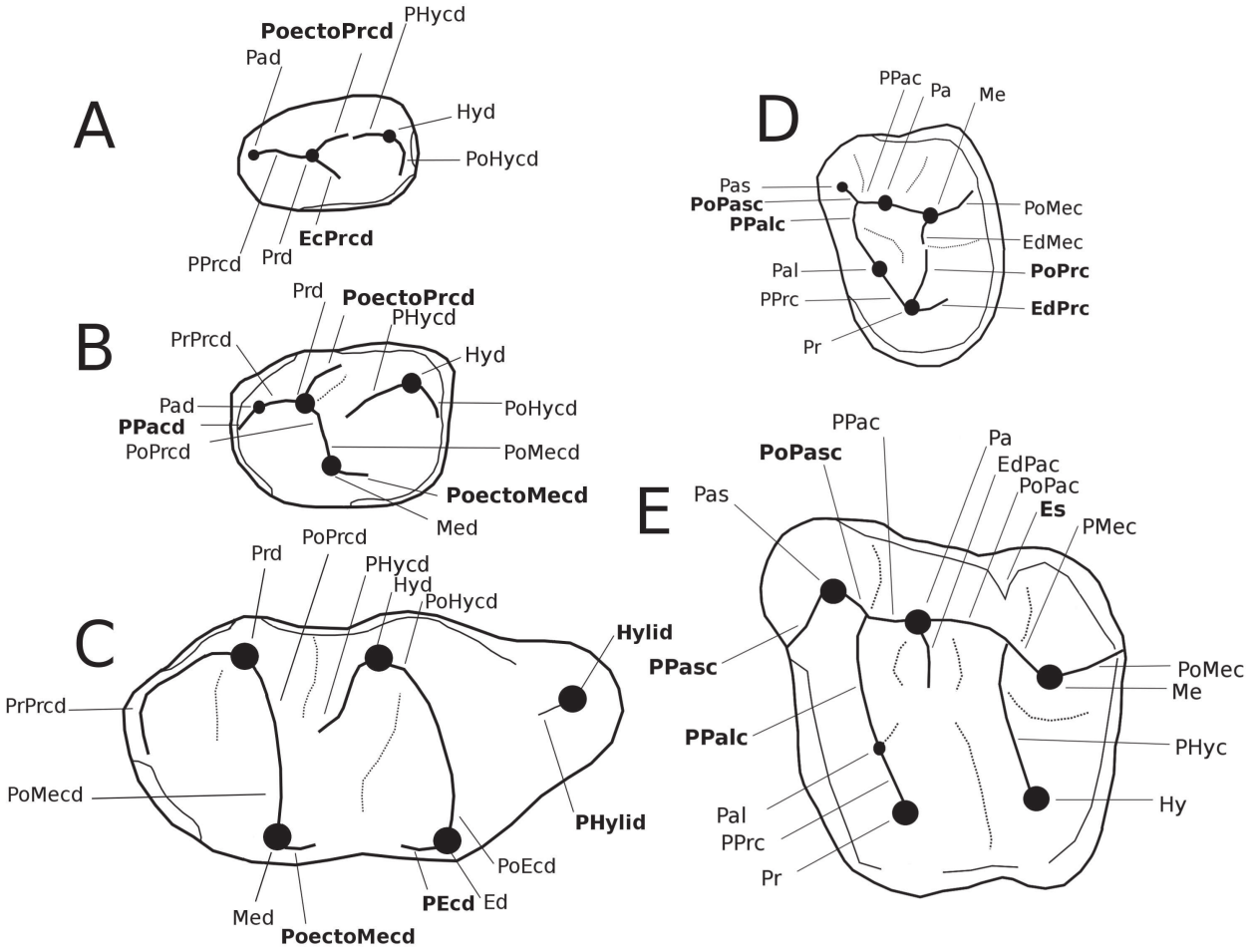


Figure 5. Terminologie dentaire utilisée pour p2 (A), p4 (B), m3 (C), P4 (D) et M1 (E). Abréviations: EdMec: Endométacrista; EdPac: Endoparacrista; EdPrc: Endoprotocrista; Hy: Hypocône; Hyd: Hypoconide; Hylid: Hypoconulide; Me: Métacône; Med: Métaconid; Pa: Paracône; Pad: Paraconide; Pal: Paraconule; Pas: Parastyle; PEcd: Préentocristide; PHyc: Préhypocrista; PHycd: Préhypocristide; PHylid: Préhypocristulide; PMec: Prémetacrista; PoEcd: Postentocristide; PoectoMecd: Postectométacristide; PoectoPrcd: Postectoprotocristide; PoHycd: Posthypocristide; PoMec: Postmétacrista; PoMecd: Postmétacristide; PoPrcd: Postprotocristide; PoPac: Postparacrista; PoPasc: Postparacristyle; PoPrc: Postprotocrista; PPac: Préparacrista; PPacd: Préparacristide; PPalc: Préparacristule; PPasc: Préparacristyle; PrPrcd: Préprotocristide; Pr: Protocône; Prd: Protoconide. (Modifiée à partir de Vautrin et al. 2019)

Figure 5. Dental terminology used for p2 (A), p4 (B), m3 (C), P4 (D) and M1 (E). Abbreviations: EdMec: Endometacrista; EdPac: Endoparacrista; EdPrc: Endoprotocrista; Hy: Hypocone; Hyd: Hypoconid; Hylid: Hypoconulid; Me: Metacone; Med: Metaconid; Pa: Paracone; Pad: Paraconid; Pal: Paraconule; Pas: Parastyle; PEcd: Preentocristid; PHyc: Prehypocrista; PHycd: Prehypocristid; PHylid: Prehypocristulid; PMec: Premetacrista; PoEcd: Postentocristid; PoectoMecd: Postectometacristid; PoectoPrcd: Postectoprotocristid; PoHycd: Posthypocristid; PoMec: Postmetacrista; PoMecd: Postmetacristid; PoPrcd: Postprotocristid; PoPac: Postparacrista; PoPasc: Postparacristyle; PoPrc: Postprotocrista; PPac: Preparacrista; PPacd: Preparacristid; PPalc: Preparacristule; PPasc: Preparacristyle; PrPrcd: Preprotocristid; Pr: Protocone; Prd: Protoconid. (Modified from Vautrin et al. 2019)

Sur les molaires inférieures la crista obliqua est renommée préhypocristide, la paracristide en préprotocristide et le métastylide en postectométacristide. Le protolophe est formé par la préprotocrista rejoignant l'ectolophe, accessoirement complété par la préparacristule. Le métalophe correspond à la préhypocrista lorsqu'elle rejoint le métacône. Le protolophide est définis comme la jonction entre la postprotocristide et la postmétacristide et l'hypolophide est formé par la fusion entre la posthypocristide et la postentocristide. La cuspide disto-linguale des molaires supérieures est nommée hypocône pour des raisons historiques. Toutefois, il est important de noter que cette cuspide est bordée par le cingulum de la dent.

2.2 Mesures

Les différentes mesures dentaires sont résumées dans la figure 6. La longueur maximale des dents supérieures correspond à la longueur de l'ectolophe et la largeur maximale à la largeur de la dent dans l'axe parastyle-protocône. La largeur maximale des molaires inférieures est mesurée au niveau de l'hypolophide. Le tableau de mesures dentaire de l'ensemble des spécimens est disponible en Annexe 3.

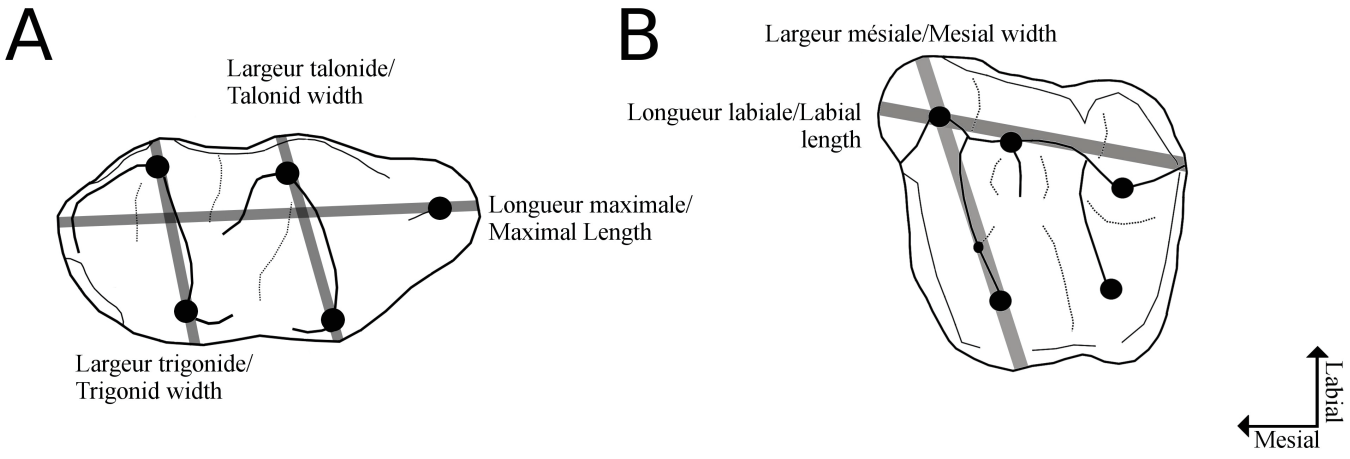


Figure 6. Mesures dentaires. A, molaire inférieure droite ; B, Molaire supérieure gauche.

Figure 6. Dental measurements. A, right lower molar ; B, left upper molar.

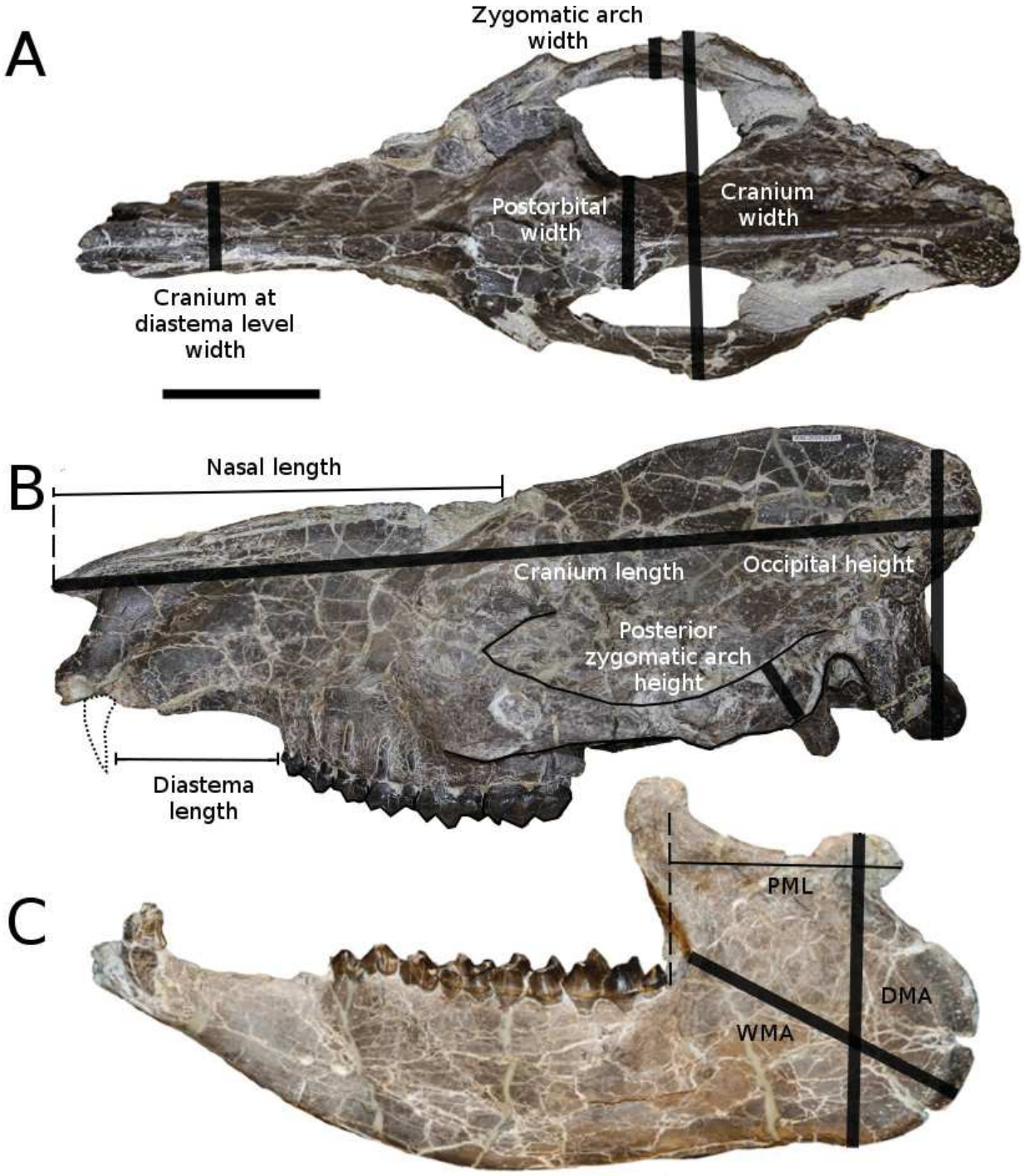


Figure 7. Mesures et terminologie crânio-mandibulaire. A, Crâne en vue dorsale; B, Crâne en vue latérale; C, Mandibule en vue latérale. Abréviations : DMA: Hauteur de l'angle mandibulaire ; PML: Longueur postérieure de la mandibule; WMA: Largeur de l'angle mandibulaire.

Figure 7. Cranio-mandibular terminology and measurements. A. Cranium in dorsal view. B. Cranium in lateral view. C. Mandible in lateral view. Abbreviations : DMA: Depth of mandibular angle; PML: Post-mandibular length; WMA: Width of mandibular angle.

Les mesures crâniennes et mandibulaires sont résumées dans la figure 7 et suivent celles de Janis (1990). Les mesures sur le matériel post-crânien suivent le protocole de Bai et al. 2017 et Qiu et Wang (2007).

2.3 Ct-scan/Méthode d'imagerie

Les spécimens de *Ls. maurettei* FSL 2084, MHN.AIX.PV.2017.6.1, MHN.AIX.PV.2017.6.4 et MHN.AIX.PV.2018.26.3, ont été scannés par microtomographie à haute résolution (μCT) à rayon X à la plate forme MRI de l'Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier. Les scans des tissus osseux ont ensuite été reconstruits en 3D avec le logiciel AVIZO 9.1 (Visualization Sciences Group). Les différents éléments de MHN.AIX.PV.2017.6.4 et MHN.AIX.PV.2018.26.3 ont ensuite été segmentés à la main sous le logiciel AVIZO 9,1 et ont été replacés en position anatomique sous le logiciel MorphoDig (Lebrun, 2019).

2.4 Estimation de la masse corporelle

Les masses corporelles de tous les taxons de lophiodontidés étudiés ont été estimées à partir des équations de régression linéaires, établies à partir de modèles actuels de Legendre, (1989), Damuth, (1990) et Janis, (1990), et résumées dans le tableau 1. Ces estimations ont été réalisées à partir du matériel dentaire abondant présent pour l'ensemble des taxons. Pour *E. laboriense* la masse corporelle a aussi été estimée avec les équations de Janis basées sur les mesures mandibulaires dans le cadre de l'étude du dimorphisme sexuel (voir chapitre 1).

Tableau 1. Équations de régression utilisées pour estimer la masse corporelle/Linear regression equations used in the estimation of body mass		
References	Locus	Equation
Legendre, 1989	m1	ln body mass (in g) = 1,5133 ln(L xm1) + 3.6515;
Janis, 1990	m1	log body mass (in kg) = 3.26 log(m1 length) + 1.337
Janis, 1990	m2	log body mass (in kg) = 3,2 log(m2 length) + 1,13
Janis, 1990	M2	log body mass (in kg) = 3.18 log(M2 length) + 1.091
Janis, 1990	mandible	log body mass (in kg) = 2.448 log(DMA) – 0.331
Damuth, 1990	m2	log body mass (in kg) = 3.07 log(m2 length) + 1.07
Damuth, 1990	M2	log body mass (in kg) = 3.03 log(m2 length) + 1.06

3. Stratigraphie

L'échelle des niveaux repères Mammal Paleogene (MP) est la principale référence biochronologique utilisée dans cette thèse. L'échelle des MPs a été établie lors du congrès de Mayence par Schmidt-Kittler (1987), puis révisée et fixée lors du Biochrom'97. Cette échelle a pour objectif de corréler les différentes faunes européennes du Paléogène provenant de localités discontinues géographiquement et situées dans des couches peu ou pas directement corrélables à l'échelle GTS. L'échelle des MPs fonctionne selon un principe de comparaison des différents faunes, basées sur des critères de présence/absence de taxons clés et du degré évolutif de ces derniers. Plusieurs localités présentant une faune riche ont été choisies comme faunes de références et définissent chacune un niveau repère de l'échelle. Treize niveaux repères MPs ont été définis au sein de l'Éocène, depuis le MP7 à la limite Paléocène-Éocène, jusqu'au MP19 à la fin du Priabonien. Le MP8 et le MP9 ne sont pas différenciés et ont été fusionnés (MP8+9). Cette absence de distinction entre le MP8 et le MP9 résulte du faible nombre de faunes disponibles en Europe à cette période, en particulier des faunes complètes et non biaisées taphonomiquement. Les différences observées entre les localités du MP8 et du MP9 n'ont pas été jugées comme suffisantes

pour justifier une séparation en deux niveaux (Biochrom'97). Plusieurs propositions pour déterminer un niveau MP9 autour des faunes du niveau repère d'Avenay ont été avancés (Escarguel, 1999; Solé et al., 2018), mais ne font cependant pas consensus. Ainsi, la désignation MP8+9 est conservée dans ce travail.

En plus des niveaux repères MPs, Hooker (1996) a proposé un découpage de l'Éocène inférieur en plusieurs biozones (PE I à PE V). Cependant, ces biozones ont été établies majoritairement à partir des faunes provenant de la province Nord Européenne (Hooker, 1996). En raison du fort endémisme ayant cours dans le sud de l'Europe à cet époque (Marandat et al., 2012), ces biozones restent peu applicables et pertinentes lors de l'étude des faunes de la Province Mésogéenne et sont peu utilisées dans ce travail.

4. Site étudiés

4.1 Localité de Provence

Palette : Le site de Palette se situe sur le domaine de Châteaux Simone sur la commune de Meyreuil, près d'Aix-en-Provence. Découvert par Vasseur puis fouillé par Depéret au début du XXeme siècle, le site a été ré-ouvert dans les années 1980 par une équipe montpelliéraine menée par Marc Godinot et a fait l'objet de nouvelles fouilles réalisées conjointement par le MNHN, l'UM et le Museum d'Aix en Provence depuis 2016. La localité est une lentille de marnes et d'argiles silteuses et ligniteuses dont l'épaisseur varie fortement latéralement. Cette lentille correspond à des dépôts continentaux, probablement de chenaux et est intercalée entre des calcaire lacustres fossilifères. La localité de Palette est située au-dessus des « Calcaires de Langesse » et est surmontée par les « Calcaires de Montaiguet » (Cojean, 2000). Le site de Palette a été rapproché des localités de Fordones et Le Clot (Marandat et al., 2012). Les faunes des trois localités donnent un âge proche du niveau repère MP7, plus récent que celui de Silveirinha et Dormaal mais

Figure 8. Position géographique des grandes régions à lophiodontidés étudiées dans cette thèse. A. Position relative des localités d'Occitanie par rapport aux localités de Palette et Silveirinha. B. Position relative du Lauraguais, du Minervois et du Montpelliérain dans la région Occitanie.

Figure 8. Geographical position of the main regions which yield lophiodontids remains studied in this thesis. A. Relative position of the localities of Occitanie in relation to the localities of Palette and Silveirinha. B. Relative position of the Lauraguais, Minervois and Montpelliérain in the Occitanie region.

légèrement plus ancien que celui de Fournes et Rians (Marandat et al., 2012). Ces datations sont confortées par les analyses chimiostratigraphiques qui placent Palette, Le Clot et Fordones entre deux pics de $\delta^{13}C$ interprétés comme le PETM et l'ETM2 (Cojan et al., 2000; Yans et al., 2014) et corrèlent Fordones et Le Clot avec le sommet du niveau à nannoplancton NP10-base du NP11 (Marandat et al., 2012), donnant un âge approximatif de 53,8Ma pour ces localités.

Figure 9. Gisement de Palette. Photographie G. Billet

Figure 9. Locality of Palette. Photo credits G. Billet

4.2 Localité des Corbières

St-Pierre des Champs : La localité de Saint-Pierre-des-Champs, découverte par une équipe de l'UM menée par Rodolphe Tabuce, se situe dans le massif des Corbières. La localité est comprise dans le même niveau continental que les localités de Fordones et Le Clot. Cette formation est corrélée avec le sommet du niveau à nannoplancton NP10-base du NP11 (Marandat et al., 2012) et est datée d'environ ~53,8Ma.

4.3 Localités du Lauragais

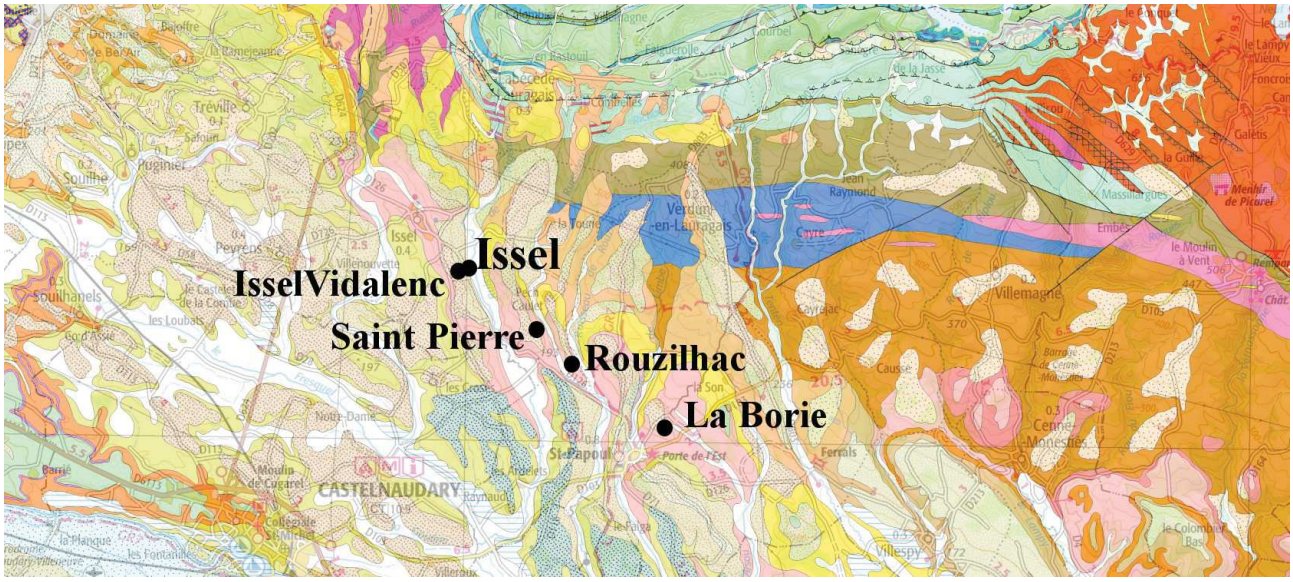


Figure 10. Carte des localités à lophiodontidés du Lauraguais.

Figure 10. Map of the locality studied from the Lauraguais region.

La Borie : La carrière de La Borie est située sur la commune de Saint-Papoul. La localité est positionnée à la base de la formation des argiles rutilantes d'Issel et de Saint-Papoul qui est dominée par d'épaisses couches d'argiles ocres intercalées de fines couches d'argiles grises et riches en matière organique. La localité est composée de sept niveaux fossilifères. Les niveaux SP2-3-4-6 correspondant à des niveaux lenticulaires d'argiles ligniteuses et pyritisées intercalées entre des bancs de grès correspondant aux niveaux SP0-1-5 (Laurent et al., 2010). Le sommet de la formation est constitué d'un niveau gréseux conglomératique et de sable arkosique (Godinot et al., 2018). Le site a livré une riche faune de vertébrés (Claude et Tong, 2004; Laurent et al., 2010; Bourdon et al., 2016; Solé et al., 2017) dont l'âge est corrélé avec les faunes de références du MP8+9 du bassin Parisien. La faune et la flore du site indique un environnement de savane arborée sur une plaine inondable/alluviale dans un climat tropical humide avec saisons sèches peu marquées (Laurent et al., 2010).

Figure 11. Gisement de La Borie. Photographie Y. Laurent.

Figure 11. Locality of La Borie. Photo credit Y. Laurent

Carrière de Saint Pierre : La carrière de Saint Pierre se situe à quelques kilomètres au Nord Ouest du site de La Borie. La carrière est mal datée mais présente un faciès sableu arkosique similaire au niveau supérieur de La Borie. Le niveau de Saint Pierre correspond au niveau 8 de la coupe synthétique du gisement de Rouzilhac (Godinot et al., 2018)

Rouzilhac : La localité de Rouzilhac se situe sur le terrain de la ferme de Rouzilhac à 4 km d'Issel et 2 km de St-Papoul (Godinot et al., 2018). La localité se situe à la base de la formation des « grès d'Issel », environs 10m au- dessus de la formation des « argiles rutilantes d'Issel et Saint Papoul ». Le site est une lentille fossilifère sablo-gréseuse dont la base est formée par une couche de sable arkosique surmonté d'un dépôt conglomératique avec stromatolithes,, interprété comme un fond de chenal, et et d'une couche de stromatolithes, d'oncolites et de faciès alguaires fossilifères.

La faune de Rouzilhac a été interprétée comme ayant un âge proche du MP10, avec cependant des affinités marquées avec certains sites du MP11 (Godinot et al., 2018). Le site a ainsi été placé dans un sous niveau, le MP10B, entre les deux niveaux repères. L'environnement de dépôt est reconstitué comme une forêt pluviale dense et paratropicale (Godinot et al., 2018).

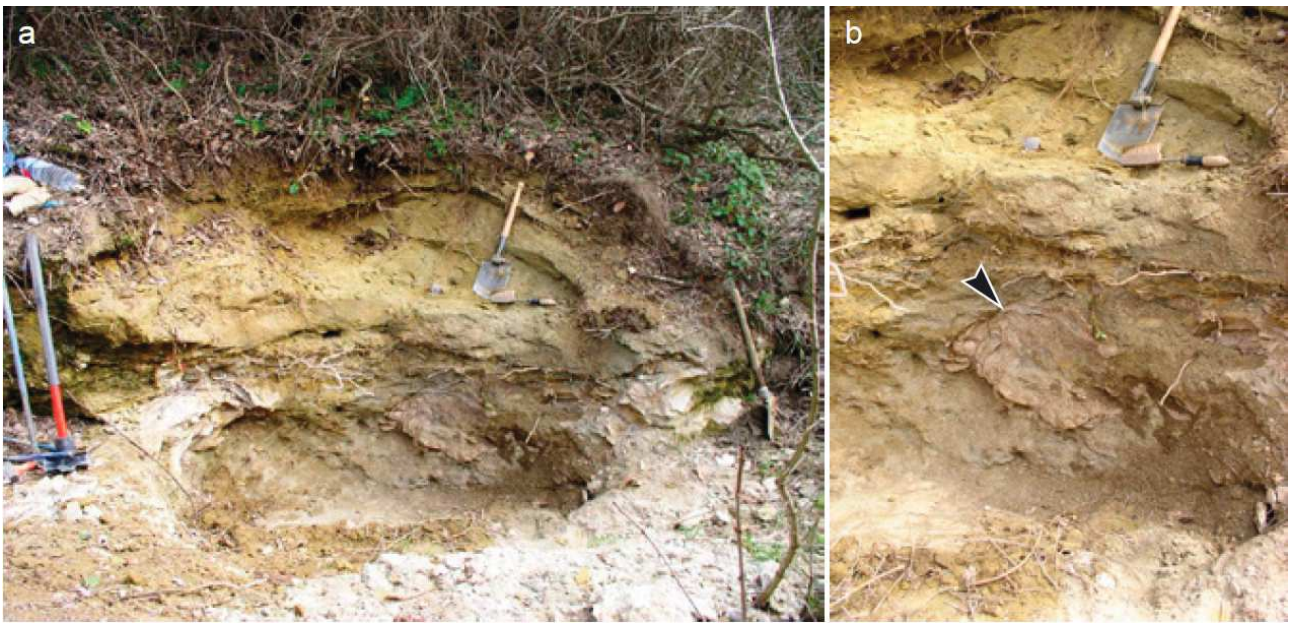


Figure 12. Gisement de Rouzilhac. A, vue d'ensemble du gisement. B, vue rapproché de la zone fossilifère. Modifié d'après Godinot et al. (2018).

Figure 12. Locality of Rouzilhac. A, general view of the locality. B, close up of the fossiliferous level. Modified from Godinot et al. (2018).

Issel : Le site historique d'Issel se trouve à 7km au Nord Est de Castelnaudary. Le gisement historique correspond à une ancienne carrière, maintenant ensevelie et situé sous un jardin privé (Jouve, 2016). La localité repose sur les argiles rutilantes d'Issel et de Saint Papoul. Elle est dominée par un faciès gréseux et est surmontée par la molasse de Castelnaudary datée du MP14-16 (Adnet et al., 2014). La formation des « grès d'Issel », définie par (Astre, 1931), mesure entre 50 et100 m d'épaisseur et est composée de banc de grès à montmorillonite, illite et kaolinite (Jouve, 2015). Précédemment daté du MP14 lors du Biochrom97, l'âge de la formation a été rediscuté et des

âges plus récents ont été proposés, aux alentours du MP12 (Haubold et Hellmund, 1997) et du MP11 (Godinot et al., 2018).

La localité d'Issel-Vidalenc correspond à plusieurs blocs de grès retrouvés par D. Vidalenc à proximité de l'emplacement de l'ancienne localité historique.. La localité est constituée de blocs de grès découverts par D. Vidalenc et présentant le même faciès que ceux de la carrière d'Issel et appartenant à la même formation des "Grès d'Issel".

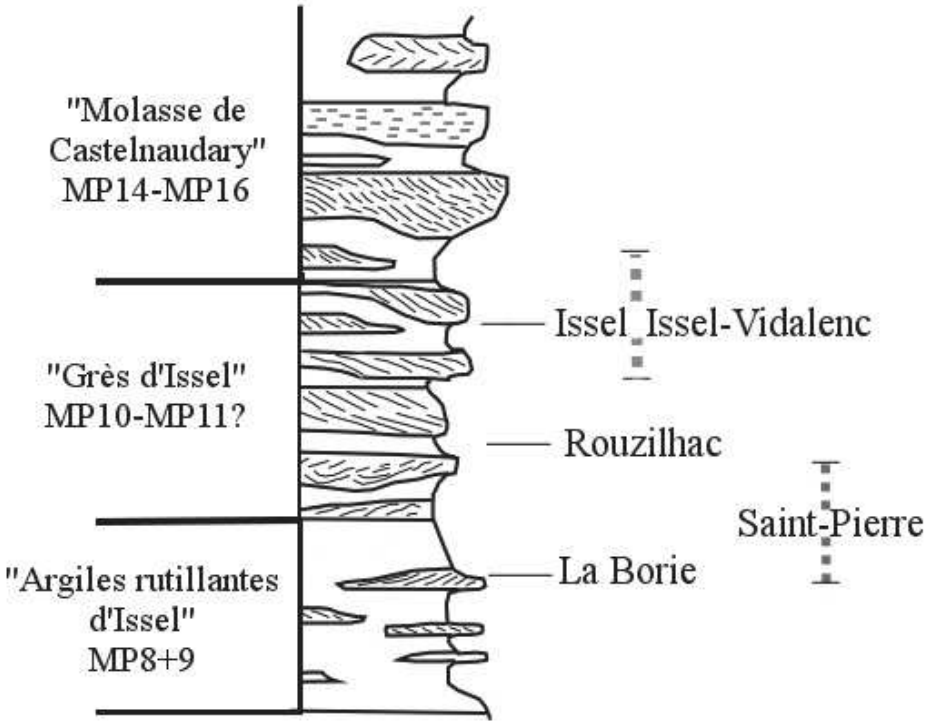


Figure 13. Colonne stratigraphique simplifiée des terrains des formations Éocènes du Lauraguais.

Figure 13. Simplified stratigraphical column of the Eocene formation of the Lauraguais.

4.4 Localités du Minervois

Tourouzelle : Située sur la commune de Tourouzelle, cette localité éponyme est inédite. La localité est une lentille fossilifère de marnes verdâtres fortement indurées et situées sous une écaille

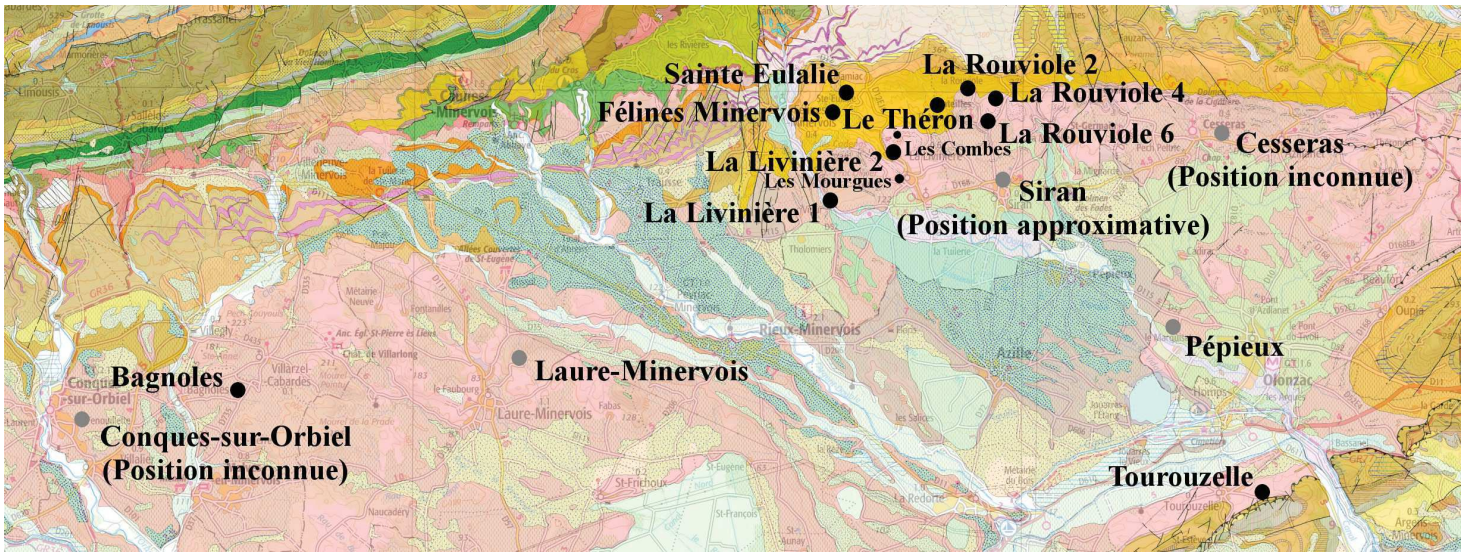


Figure 14.Carte des localités à lophiodontidés du Minervois. Cercles noirs, localité étudiée dans ce travail ; Cercle gris, localité historique.

Figure 14. Map of the locality studied from the Minervois. Black circle, locality studied in this thesis ; Gery circle, historical locality

Figure 15. Site de Tourouzelle. A,Vue d'ensemble du gisement ; B, Vue rapprochée de la lentille fossilifère.

Figure 15. Locality of Tourouzelle. A, General view of the locality ; B, Close up of the fossiliferous lens.

basculée de grès rouges. Le site de Tourouzelle est situé sur la carte géologique dans les niveau e4-e (Berger et al., 1990) et dont l'âge mal contraint s'étend de l'Yprésien au Bartonien.

Bagnoles : La localité de Bagnoles correspond à l'ancienne carrière du « Tominet » située dans le vallon du ruisseau de Parasols au Sud Est du village de Bagnoles (Depéret, 1910). Le site est constitué de bancs de grès bleuâtres intercalés entre deux bandes argileuses situées sous les grès de Malves (Depéret, 1910). D'abord attribuée aux calcaires de Ventenac, la formation est replacée au

Figure 16. Gisement de Sainte Eulalie. Photographie F. Lihoreau

Figure 16. Locality of Sainte Eulalie. Credit photo F. Lihoreau

sein de la formation des grès d'Assignan (Montenat, 1987) qui donne au site un âge proche du MP8+9.

Sainte Eulalie : Le site de Sainte Eulalie se situe sur le domaine privé du Château Sainte-Eulalie sur la commune de La Livinière. La localité est proche du sommet de la formation des « Grès d'Assignan » (Danilo et al., 2013; Noiret et al., 2016), au-dessus des calcaires de Ventenac datés de l'intervalle MP7-MP8+9 MP7 et surmontée par les marnes et calcaires d' Agel datés du MP10. Le site est caractérisé par une succession de bancs de grès à oncolites et stromatolithes et des dépôts argileux. Le site est interprété comme un environnement de plaine d'inondation ou de berges de lac (Danilo et al., 2013). La position stratigraphique de la localité de Sainte Eulalie suggère un âge proche du MP8+9. Cet âge est confirmé par les analyses chimiostratigraphiques qui placent

Saint Eulalie au sommet de l'intervalle ETM3, avec un âge estimé entre 53 et 52 millions d'année (Noiret et al., 2016).

Félines Minervois : La localité de Félines Minervois a été découverte par E. Lopèz. Le gisement est situé à moins d'un km de la localité de Sainte Eulalie et fait partie du même horizon géologique.

La Livinière : Le site historique de la Livinière, exploité par Depéret, est situé sur les rives du ruisseau de l'Ognon sur la commune de La Livinière. La localité est constituée de niveaux d'argiles violacées intercalées entre des séries de grès siliceux (Depéret, 1907) riches en ossements et appelés « grès à *Lophiodon* » rapporté aux Grès d'Aigne, ou de Cesseras (Depéret, 1899).La localisation exacte du site est aujourd'hui inconnue

Les prospections et fouilles menées par l'UM dans les années 1960 ont mis au un jour un nouveau site à environs 2km au nord de l'emplacement supposé du site historique, nommé La Livinière 2 (Hartenberger et al., 1968). Le nouveau site est situé à la base de la formation des « Grès et argiles d'Aigne » qui repose sur les « Calcaires d'Agel » et a été choisi comme niveau repère du MP15 (Schmidt-Kittler, 1987). Cependant un âge plus ancien a été proposé par des auteurs récents après la mise en évidence d'une possible contamination des faunes de micro-mammifères de La Livinière avec des échantillons de Robiac lors des étapes de traitements des sédiments (Comte et al., 2012), remettant en question l'âge Bartonien de la formation. Le reste de la macro-faune présente un cachet plus ancien que les faunes de micro-mammifères et un âge plus proche du MP11 ou du MP12 a été avancé récemment (Godinot et al., 2018).

Le Théron : La localité du Théron est une localité inédite fouillée par les universités de Poitiers et Montpellier.. La localité est située à proximité du hameau du Théron (commune de La Livinière) et incluse au sein de la formation des calcaires d'Agel et rapprochée du MP10. Hormis

quelques restes de lophiodontidés les fouilles ont livrés plusieurs autres restes de vertébrés encore inédits.

Figure 17. Gisement de La Livinière 2. Photographie F. Lihoreau

Figure 17. Locality of La Livinière 2. Credit photo F. Lihoreau

La Rouviole 2-4-6 : Ces trois localités inédites sont situées sur le domaine viticole de La Rouviole situé sur la commune de Siran, voisine de la Livinière. La localité de La Rouviole 2 est située à la base de la formation des « Grès d'Aigne » à l'interface avec les calcaires d'Agel. Les localités de La Rouviole 4 et La Rouviole 6 sont situées dans des couches stratigraphiquement plus élevées au sein de de la formation des « Grès d'Aigne » dans des niveaux potentiellement équivalent à ceux de La Livinière, des Mourgues et des Combes.

Les Mourgues et les Combes : Ces deux localités inédites sont situées sur la commune de la Livinière. Les deux localités sont incluses dans la formation des « Grès d'Aigne » et sont situées stratigraphiquement dans des niveaux proches de ceux de la localité référence de La Livinière 2

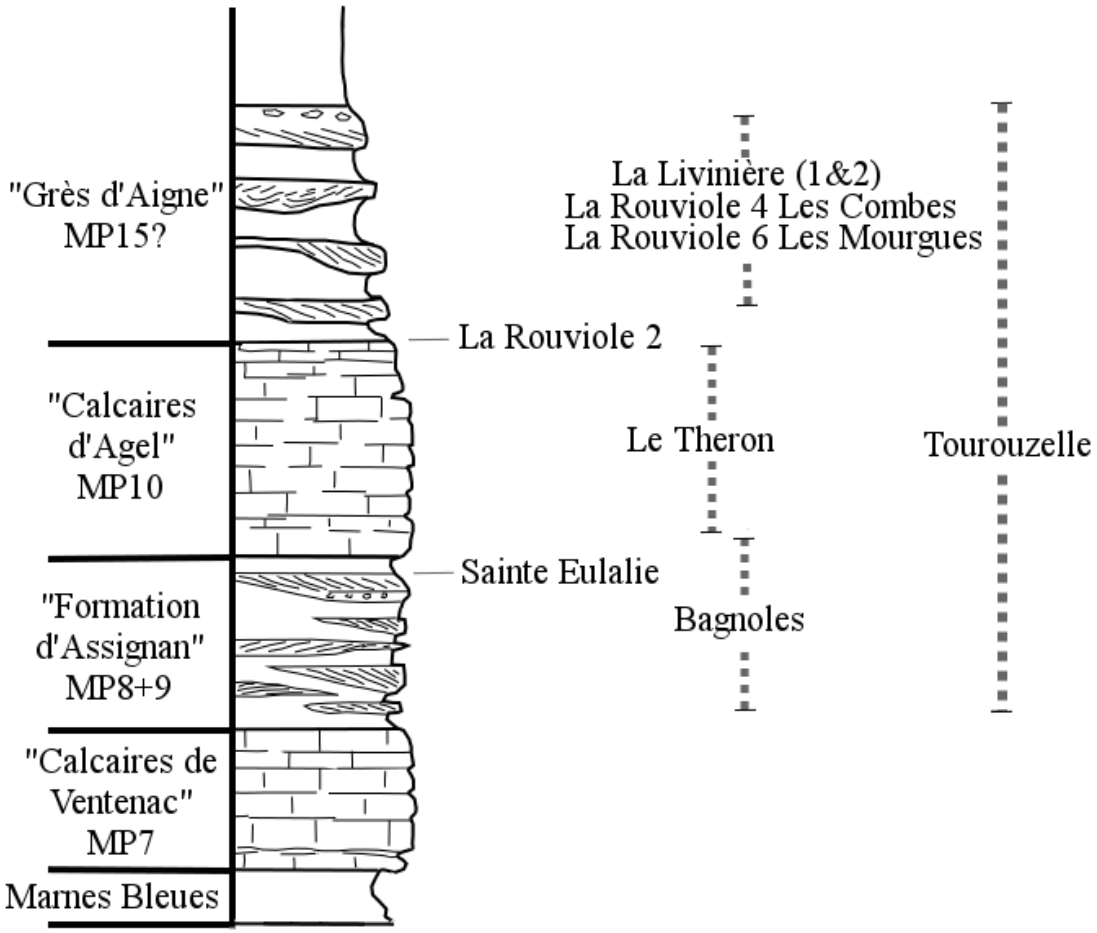


Figure 18. Colonne stratigraphique simplifiée des terrains des formations Éocènes du Minervois.

Figure 18. Simplified stratigraphical column of the Eocene formation of the Minervois.

4.5. Localités du Montpelliérain.

Mas de Gimel : Le site de Mas de Gimel est situé à quelques kilomètres à l'Ouest de Montpellier au niveau du « Pli de Montpellier » (Cappetta et al., 1968). Le site de Mas de Gimel est constitué d'une base bréchique de blocs jurassiques surmontés de marnes jaunes et de marnes

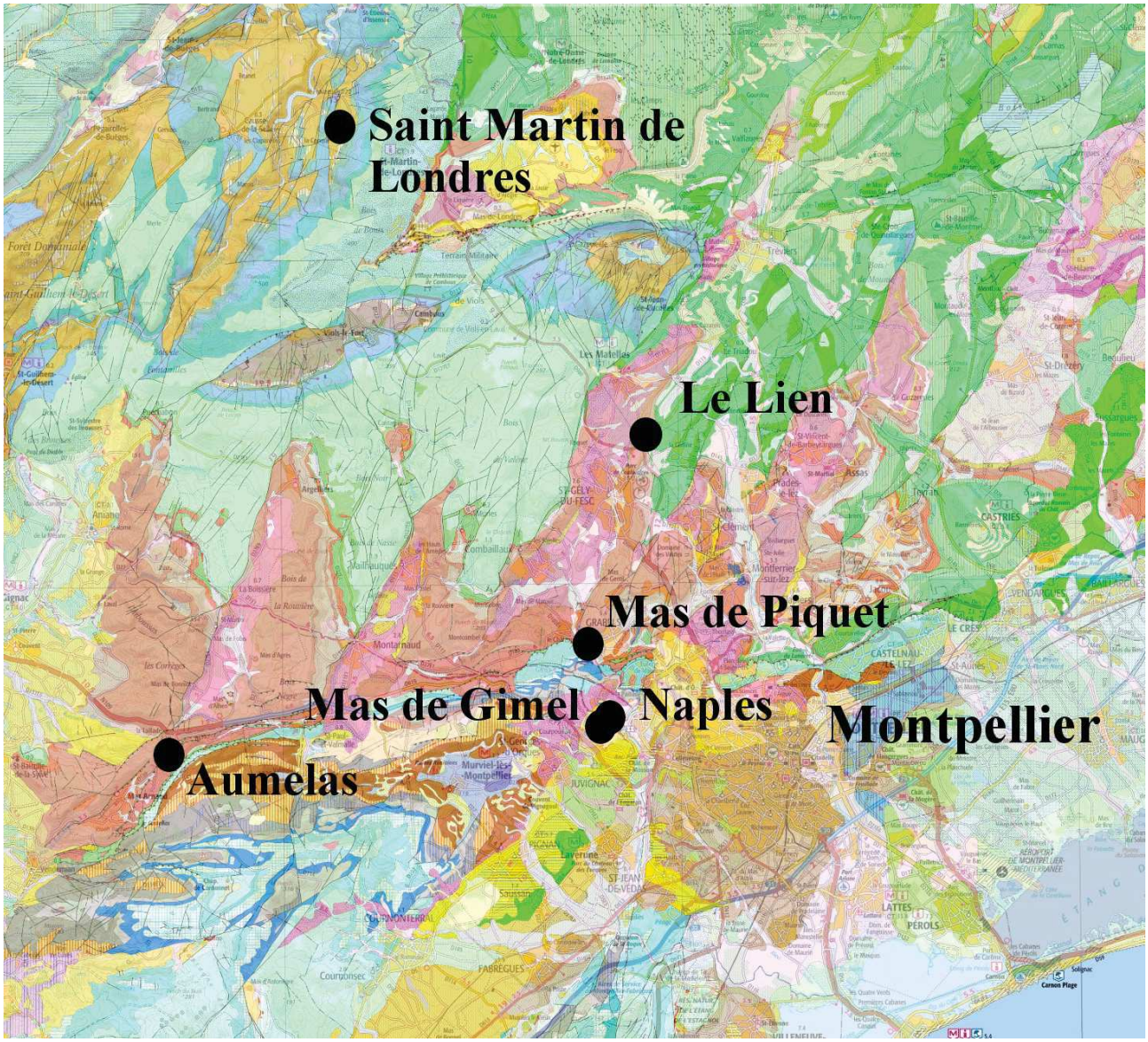


Figure 19.Carte des localités à lophiodontidés du Montpelliérain.

Figure 19. Map of the locality studied from the Montpelliérain.

sombres bariolés et ligniteuses à leur sommet (Cappetta et al., 1968). Ces niveaux marneux sont riches en coquilles de gastéropodes continentaux. Les rongeurs du site de Mas de Gimel donnent un âge légèrement plus récent que le site repère de Grauves dans les sables à Unios et Terédines du Bassin de Paris (Cappetta et al., 1968; Hartenberger et al., 1970; Escarguel, 1999)

Naples. Le site de Naples est une lentille fossilifère située à moins d'une centaine de mètre du site de Mas de Gimel dans le même horizon (Escarguel, 1999). Les deux localités ont été

découvertes et exploités lors de travaux entrepris par la municipalité de Montpellier et sont désormais inaccessibles.

Mas de Piquet 1 et 2 : La localité de Mas de Piquet, aussi connue sous le nom de « Ferme de Guérin », se situe sur la commune de Grabels (Roman et Gennevaux, 1907). La localité présente un faciès sableux fluviatile, inclus dans une série de marnes situées sous les calcaires lacustres à *P. pseudoammonius* (Hartenberger et al., 1969). Malheureusement la position exacte de la localité a été perdue, et le site n'a pas été retrouvé lors des fouilles ultérieures. Cependant, un nouveau site, Mas de Piquet 2, a été signalé par les équipes de l'UM dans le même horizon (Hartenberger et al., 1969). Le gisement est rapproché de Mas de Gimel avec un âge proche du MP10 (Hartenberger et al., 1969; Bronnert, 2018).

Le Lien : Le site du Lien est située sur un escarpement le long de la route D68 au Nord de Montpellier. La localité du Lien est positionnée dans la série des marnes « infralutétiennes » sous jacente aux calcaires lacustres de Montpellier considérés d'âge Lutétien. Le gisement est positionné plus précisément dans des marnes riches en matière organique, parfois ligniteuses.

Aumelas : Le gisement d'Aumelas se situe à 30km de Montpellier au sommet du causse d'Aumelas (Sudre, 1980) et correspond au sommet des calcaires lacustres de Montpellier à *A. pseudoammonius* et *Galba aquensis michelini.* Les fossiles de mammifères proviennent d'une couche peu épaisse de calcaires gréseux fortement indurés de couleur brun foncé et encadrés par des bancs de calcaires blanchâtres (Sudre, 1980). Le gisement a été initialement corrélé avec le « obere Mittelkhole» (MP13) du Geiseltal (Sudre, 1980; Crochet et al., 1988). Cependant, l'âge du gisement a récemment été rediscuté par Rémy et al. (2019) après une révision des faunes d'hippomorphes de cette localité. Rémy et al. (2019) avancent un âge plus proche de l'intervalle MP10-MP12 que du

MP13. De plus, les comparaisons du reste de la faune montrent de fortes similitudes avec les localité MP10B de Rouzilhac et MP11 de Messel (Solé et al., sous presse, Lihoreau et al. 2019) ce qui suggérerait un âge encore plus ancien, proche du MP10b.

Saint Martin de Londres : Localisé dans le bassin de Saint Martin de Londres, au Nord du Pic Saint Loup, le site éponyme décrit par Crochet et al., (1988) est une lentille fossilifère de marnes positionnée à la base des calcaires lacustre de Montpellier à *Australorbis pseudoammonius* reposant sur les « marnes infra-lutétiennes » datées de l'Yprésien. La faune de mammifères et de mollusques pulmonés donne un âge un peu plus ancien que le « obere Mittelkhole » du Geiseltal et proche du MP13 (Crochet et al., 1988). Cependant la présence du créodonte *Oxyaenoides* et la présence d'une espèce d'*Europolemur* à la morphologie très basale suggère que l'âge du site de Saint Martin de Londres est probablement plus ancien que le MP13 et mériterait une révision (Godinot et al., 2018).

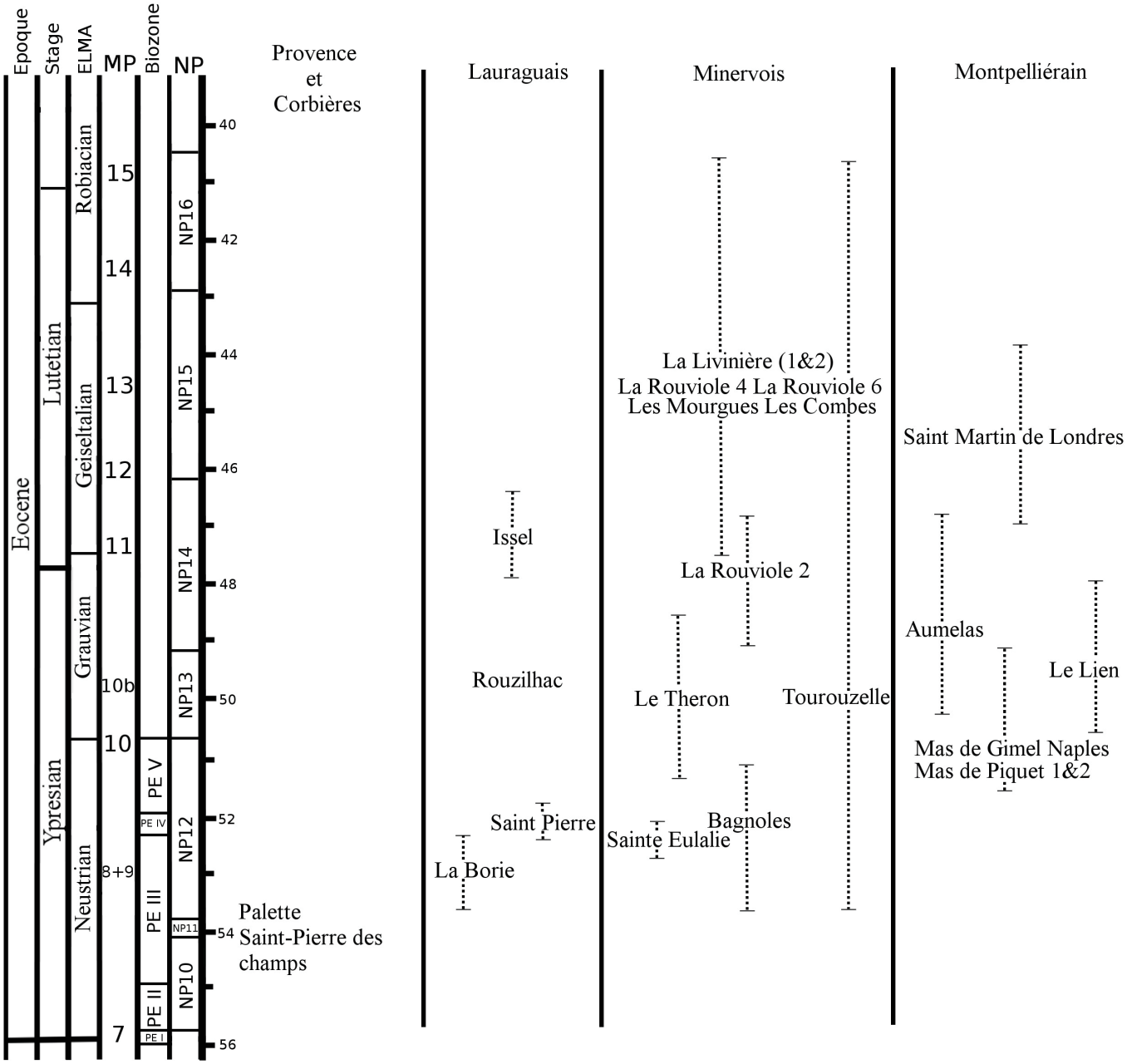


Figure 20. Position des gisements étudiés dans cette thèse sur une échelle chronostratigraphique. Chaque gisement est positionné selon l'âge ou intervalle d'âge proposé dans les travaux précédant cette étude. Abréviations : ELMA, European Land Mammal Ages, MP, Mammal Paleogene level, NP, Nannoplancton zone.

Figure 20. Position of the localities studied in this thesis on a chronostratigraphic scale. Each locality is positioned according to the age or age range proposed in the previous work. Abbreviations :ELMA, European Land Mammal Ages, MP, Mammal Paleogene level, NP, Nannoplancton zone.

5. Abréviations institutionnelles

AMNH : American Museum of Natural History, New York, Etats-Unis

APSO : Association Paléontologique du Sud-Ouest, Toulouse, France

AMU : Université Aix-Marseille, Marseille, France

FSL : Faculté des Sciences de Lyon, Université Claude Bernard Lyon 1, Lyon, France

GM : GeiseltalMuseum, Halle, Allemagne

ICP : Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell, Espagne

ISEM : Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Montpellier, France

IVPP : Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Beijing,Chine

MHN-AIX : Muséum d'Histoire Naturelle, Aix-en-Provence, France

MNHN : Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France

NMB : Naturhistorisches Museum Basel, Bale, Suisse

PALEVOPRIM : Laboratoire Paléontologie Evolution Paléoécosystemes Paléoprimatologie, Poitiers, France

PSS : Geological Institute, Ulan-Bator, Mongolie

UM : Université de Montpellier, Montpellier, France

UP : Université de Poitiers, Poitiers, France

Chapitre 1 Étude de la variabilité intraspécifique des lophiodontidés

1. Étude de la variabilité intraspécifique de *E. laboriense* et *L. lautricense*

Cette section correspond à l'article suivant :

Vautrin, Q., R. Tabuce, Y. Laurent, D. Vidalenc, et F. Lihoreau. 2019. Intraspecific variation of *Eolophiodon laboriense*, a basal Lophiodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of Southern France. *Geobios* 53:51–63.

Résumé : Les Lophiodontidae sont une famille emblématique et bien documentée de périssodactyle de l'Éocène de l'Europe de l'Ouest. Cependant, après plus d'un siècle et demie d'étude, la systématique des lophiodontidés reste toujours complexe, associée à une variation intraspécifique floue et une radiation basale mal connue. La localité de La Borie, située près de la ville de Toulouse, France, a livré de nombreux restes d'*Eolophiodon laboriense*. Cette abondance de matériel permet pour la première fois une étude de la variabilité intraspécifique d'un lophiodontidé basal. La variabilité a été étudiée sur les caractères dentaires et crânio-mandibulaires, notamment le polymorphisme dentaire, ainsi que la variation de taille et le dimorphisme sexuel. La variabilité intraspécifique de *E. laboriense* est forte avec plus d'une vingtaine de caractères dentaires polymorphes, dont de nombreuses crêtes et conules additionnels. Ce polymorphisme dentaire est similaire à celui observé sur *Lophiodon lautricense*, un lophiodontidé du Bartonien. *Eolophiodon laboriense* présente aussi un dimorphisme sexuel marqué, avec des spécimens mâles présentant des mandibules plus longues et larges que celles des femelles et arborant des canines plus grandes. Malgré cette forte variabilité intraspécifique, la faible variation de taille des dent et la constance des caractères diagnosiques renforce la validité du genre *Eolophiodon* et n'impacte pas la précédente phylogénie des lophiodontidés réalisée.

Remarque: Cette section dispose de sa propre numérotation des figures et tableaux.

Geobios 53 (2019) 51–63

Available online at
ScienceDirect
www.sciencedirect.com

Elsevier Masson France
EM|consulte
www.em-consulte.com

Research paper

Intraspecific variation of *Eolophiodon laboriense*, a basal Lophiodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of Southern France☆

Quentin Vautrin [a,*], Rodolphe Tabuce [a], Yves Laurent [b,c], Dominique Vidalenc [d], Fabrice Lihoreau [a]

[a] *Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier, Université Montpellier, CNRS, IRD, Cc 064, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France*
[b] *Association Paléontologique du Sud-Ouest (APSO), 13, chemin des Telles, 31360 Roquefort-sur-Garonne, France*
[c] *Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, 35, allées Jules-Guesde, 31000 Toulouse, France*
[d] *103, avenue F. Mitterand, 31800 St. Gaudens, France*

ARTICLE INFO

Article history:
Received 16 July 2018
Accepted 13 February 2019
Available online 20 February 2019

Keywords:
Ypresian
Lophiodontid
Perissodactyl
Western Europe
Dental morphology
Polymorphism
Sexual dimorphism

ABSTRACT

The Lophiodontidae is an emblematic and well-documented Eocene family of perissodactyls from Western Europe. However, after more than a century and a half of studies, lophiodontids still display a complex systematics associated with blurry intraspecific variation and a poorly known early radiation. The locality of La Borie, located near the city of Toulouse, France, has yielded numerous remains of *Eolophiodon laboriense*. This abundance of remains allows for the first time the study of the intraspecific variation of a basal lophiodontid. The variation has been investigated for dental and cranio-mandibular characters, notably dental polymorphism, size variation and sexual dimorphism. The intraspecific variation of *E. laboriense* is high with more than 20 polymorphic characters of the dentition, including many additional crests and conules. This dental polymorphism is similar to the one observed in the Bartonian lophiodontid *Lophiodon lautricense*. *E. laboriense* also displays an important degree of sexual dimorphism, with male specimens having broader and longer mandibles with larger canines than females. Despite this high intraspecific variation, the low size variation of teeth and the consistency of diagnostic characters strengthen the validity of the genus *Eolophiodon* and does not impact the previous lophiodontid phylogeny.

© 2019 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

1. Introduction

The Lophiodontidae is an iconic group of Perissodactyla from the Eocene of Europe, known from the Ypresian to the Bartonian (European Mammal Paleogene levels MP7 to MP16; Escarguel et al., 1997; BiochroM'97, 1997). At its origin, the family appears to be endemic to the Southern France/Iberic peninsula bioprovince (Depéret, 1910; Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994, 1996; Checa Soler, 1997), and dispersed and diversified through Western Europe during the late Ypresian (~MP10; Stehlin, 1903; Jaeger, 1971; Sudre, 1971; Holbrook, 2009). Lophiodontids have a significant place in the biostratigraphy of the European Eocene (Depéret, 1910; Jaeger, 1971; Franzen, 1993; Labarrère and Montenat, 2011), despite a low taxonomic diversity (4 genera and 21 species; Remy, 2015) and a highly complex systematics (Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994). Indeed, since Cuvier (1822), the accumulation of studies has brought unreliable characters, misinterpretations of diagnoses and many synonymies (Franzen, 1993). This problem is certainly correlated with the high degree of intraspecific variation, already mentioned by authors (e.g., Filhol, 1888; Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994), but so far only carefully described in *Lophiodon lautricense* from Robiac (MP16; Sudre, 1971). In addition, the basal radiation of the group remains poorly documented. Early species are often known by few specimens, thus precluding intraspecific studies: *Lophiaspis maurettei* Depéret, 1910 (MP7-MP10), *Lophiaspis baicheri* Depéret, 1910 (MP8+9-MP10), *Lophiaspis occitanicus* Depéret, 1910 (MP10-MP15), *Lophiodon baroensis* Checa Soler, 1997 (MP10), *Lophiodon corsaensis* Checa Soler, 1997 (MP10), and *Eolophiodon laboriense* Robinet et al., 2015 (MP 8+9).

Among these species, *Eolophiodon laboriense* was described based on one skull discovered from La Borie (MP8+9; Robinet et al., 2015). Since then, the type-locality has yielded more than

☆ Corresponding editor: Gilles Escarguel.

* Corresponding author.
E-mail address: quentin.vautrin@umontpellier.fr (Q. Vautrin).

https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.02.005
0016-6995/© 2019 Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

100 remains, allowing a description of the intraspecific variation of this basal lophiodontid. We therefore analyze hereafter the variation of *E. laboriense* through the analysis of polymorphic dental characters, biometric variation of teeth, and sexual dimorphism through a statistical approach including principal component analysis of the mandibles and comparisons with the variation of other lophiodontids to test the validity of *E. laboriense.* In addition, we test the impact of this variation on previously published lophiodontid phylogenetic analysis.

2. Geological setting

Fossil material has been excavated from the clay quarry of La Borie at Saint-Papoul, near the city of Carcassonne in Southern France (Laurent et al., 2010). Seven fossiliferous levels noted SP0 to SP6 belong to the formation of the "argiles rutilantes d'Issel". These levels correspond to sandstone beds (SP0-1-5) or thin layers of grey clays rich in organic matter (Level SP2-3-4-6) intercalated within thick ochre clay layers (Laurent et al., 2010). The vertebrate remains include fresh and saltwater fishes, crocodiles, turtles (Claude and Tong, 2004), birds (Bourdon et al., 2016) and numerous mammals which indicate an early Eocene age close to the MP8+9 level (Laurent et al., 2010). The mammal fauna consists of chiropterans, primates, a condylarth, a tillodont, a creodont and a mesonychid (Laurent et al., 2010; Solé et al., 2018). The perissodactyls are represented by three species, among them two lophiodontids. *Eolophiodon laboriense* is the largest and most abundant herbivorous mammal of the locality (Robinet et al., 2015); another, new lophiodontid is also present and currently under study.

3. Material and methods

3.1. Material

The material, collected over the last ten years, mostly consists of dental remains. The material presented in this study consists of 48 specimens including 13 mandibles, with 2 complete and 6 fragmentary crania. The material illustrated in this paper belongs to the collections of the Museum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MHNT) and University of Montpellier (UM). The rest of the specimens belong to five private collections; casts of all these

Table 1
List of material used in this study.

Specimen	Nature	Age classes	Sex
MHNT.PAL.2010.19,3,1	Cranium (Holotype) (Robinet et al., 2015)	7	M
MHNT.PAL.2010.19,3,2	Mandible (Holotype) (Robinet et al., 2015)	7	M
MHNT.PAL.2018.3.1	Canine	?	?
MHNT.PAL.2018.3.2	Maxillar M1–M3	7	?
MHNT.PAL.2018.3.3	Maxillar P2-M3	8	?
MHNT.PAL.2018.3.4	Cranium and fragment mandible	6	M
MHNT.PAL.2018.3.5	Cranium	7	?
MHNT.PAL.2018.3.6	Mandible p3-m3	5	F
MHNT.PAL.2018.3.7	Mandible p2-m3	6	M
MHNT.PAL.2018.3.8	Mandible c-m3	7	F
MHNT.PAL.2018.3.9	Mandible p4-m3	8	M
APSO.2013.SP2-276	Fragment of cranium	?	?
APSO.2006.SP2-12	Fragment of mandible with m3	6_7	?
APSO.2007.SP2-102	Mandible Dp3-M1	3	Ind
APSO.2007.SP2-73	Canine	?	?
APSO.2007.SP2-40	Canine	?	?
APSO.2007.SP2-166	Canine	?	?
APSO.2007.SP2-109	p3	?	?
APSO.2008.SP5-15	Mandible p2-m3	8	M
APSO.2008.SP5-04	Mandible p3-m1	6	F
APSO.2009.SP5-45	Fragment of cranium	?	?
APSO.2016.SP0-15	M3	6	?
UM BRI-5	Maxillar P2-P4	7_8	?
UM BRI-6	Mandible C-m3	5	F
UM BRI-7	Mandible p4-m3	6	M
STP-S3	Mandible C-P/4	7	M
STP-V1	Maxillar P2-M3, P2-M1	7	?
STP-V3	Maxillar P2-M1	6	?
STP-V4	Maxillar P4-M3	7	?
STP-V5	Maxillar DP2-M1	3	?
STP-V7	Maxillar P4-M3	6	?
STP-V8	Maxillar P2-M3	6	?
STP-L9	Maxillar M1-M3	8	?
STP-L10	M1	4	?
STP-V11	P3	>7	?
STP-L12	P3	6	?
STP-T13	M2	8	?
STP-V15	Teeth row p4-m3	5_6	?
STP-V16	Mandible P/2-M/3	5	M
STP-V18	Teeth row p4-m2	7	?
STP-V19	Mandible m1-m2	5	?
STP-V21	Teeth row p2-m2	8	?
STP-V22	Teeth row p2-m3	8	?
STP-V23	Teeth row p2-m3	4_5	?
STP-V24	Teeth row p2-m3	4_5	?
STP-T18	Teeth row C-m3	6	M

F: female; M: male; Ind: Indeterminate.

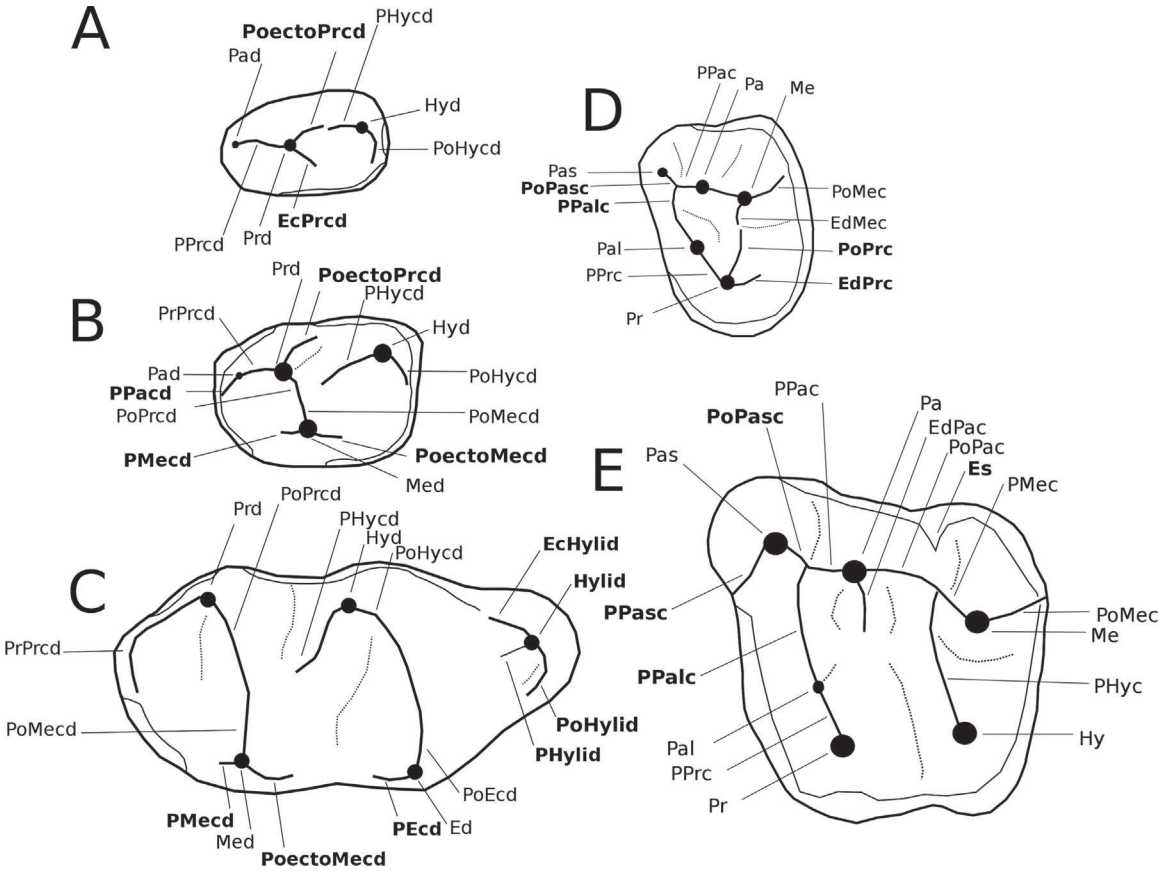


Fig. 1. Dental terminology used for p2 (**A**), p4 (**B**), m3 (**C**), P4 (**D**) and M1 (**E**). The junction of two cristae or cristids forms a loph or a lophid. The junction between the preprotocrista and the preparacristule forms the protoloph. The connection of the postprotocristid and the postmetacristid forms the protolophid, and the connection between the postentoconid and the posthypocristid form the hypolophid. We name the distolingual cusp of the upper molars hypocone due to historical arguments. However, it must be noted that this cusp is surrounded by a cingulum. We prefer the denomination ectostyle to mesostyle on the upper molars, as the style is located in the distal part of the teeth. Abbreviations: EcHylid: Ectohypocristulid; EdMec: Endometacrista; EdPac: Endoparacrista; EdPrc: Endoprotocrista; Hy: Hypocone; Hyd: Hypoconid; Hylid: Hypoconulid; Me: Metacone; Med: Metaconid; Pa: Paracone; Pad: Paraconid; Pal: Paraconule; Pas: Parastyle; PEcd: Preentocristid; PHyc: Prehypocrista; PHycd: Prehypocristid; PHylid: Prehypocristulid; PMec: Premetacrista; PMecd: Premetacristid; PoEcd: Postentocristid; PoectoMecd: Postectometacristid; PoectoPrcd: Postectoprotocristid; PoHycd: Posthypocristid; PoHylid: Posthypocristulid; PoMec: Postmetacrista; PoMecd: Postmetacristid; PoPrcd: Postprotocristid; PoPac: Postparacrista; PoPasc: Postparacristyle; PoPrc: Postprotocrista; PPac: Preparacrista; PPacd: Preparacristid; PPalc: Preparacristule; PPasc: Preparacristyle; PrPrcd: Preprotocristid; Pr: Protocone; Prd: Protoconid.

specimens are deposited at the UM collection. The complete material is listed in Table 1. The material from the APSO (Association Paléontologique du Sud-Ouest) collection follows the denomination APSO.20XX.SPX-X; these specimens are here abbreviated as A.XX.SPX-X. Specimens from the other amateur collections are abbreviated as STP-XX.

3.2. Methods

We refined the dental terminology, illustrated in Fig. 1, by naming some cristae never or rarely described such as those proposed by Boisserie et al. (2010) for Artiodactyla. We use this terminology to avoid some ambiguous terms (e.g., the pseudometaloph; Dedieu, 1976) and for a better understanding of homology within lophiodontids. This terminology is consistent with the terminology of Hooker (1989) with some exceptions. On upper teeth the mesostyle is renamed ectostyle. The term preparaconule crista is shortened in preparacristule. On lower molar, the cristid obliqua is renamed as prehypocristid, the paracristid as preprotocristid, and the mesostyle as postectometacristid. Further details are provided in the caption of Fig. 1.

Cranio-mandibular measurements are illustrated in Fig. 2. We calculate an unbiased coefficient of variation (CV) for each of the dental and mandibular measurements in order to test the homogeneity of size distribution (Gingerich, 1981; Table 2). We describe each polymorphic character with its frequency, based at least on eight specimens. We gather specimens in age classes to estimate how ontogeny impacts variation. These age classes are based on tooth eruption and wear pattern as has been done for rhinoceroses (Hitchins, 1978) and artiodactyls (Lihoreau et al., 2014). We use canine and mandibular size to sex a priori the individuals; then we apply statistical approaches to confirm putative dimorphism. Such an analysis to sex fossil perissodactyls has already been done using Student t-tests (Chen et al., 2010; Mead, 2000). However, considering the low number of specimens, we use here a non-parametric Wilcockson test to discriminate males and females. In addition, we perform a principal component analysis (PCA) with the Spearman method to discriminate male and female morphospaces on mandibular characters. The Dimorphic Ratio (mean male/mean female) is then calculated on mandibular characters (Table 3). The dimorphic ratio is calculated with the "method-of-moments" technique (Josephson et al., 1996, Missiaen et al., 2012) on dental characters (Table 2). Differences in body masses between males and females were estimated using size estimation equations based on molar lengths and areas (Legendre, 1989; Damuth, 1990; Janis, 1990) and mandibular measurements (Janis, 1990; Table 3).

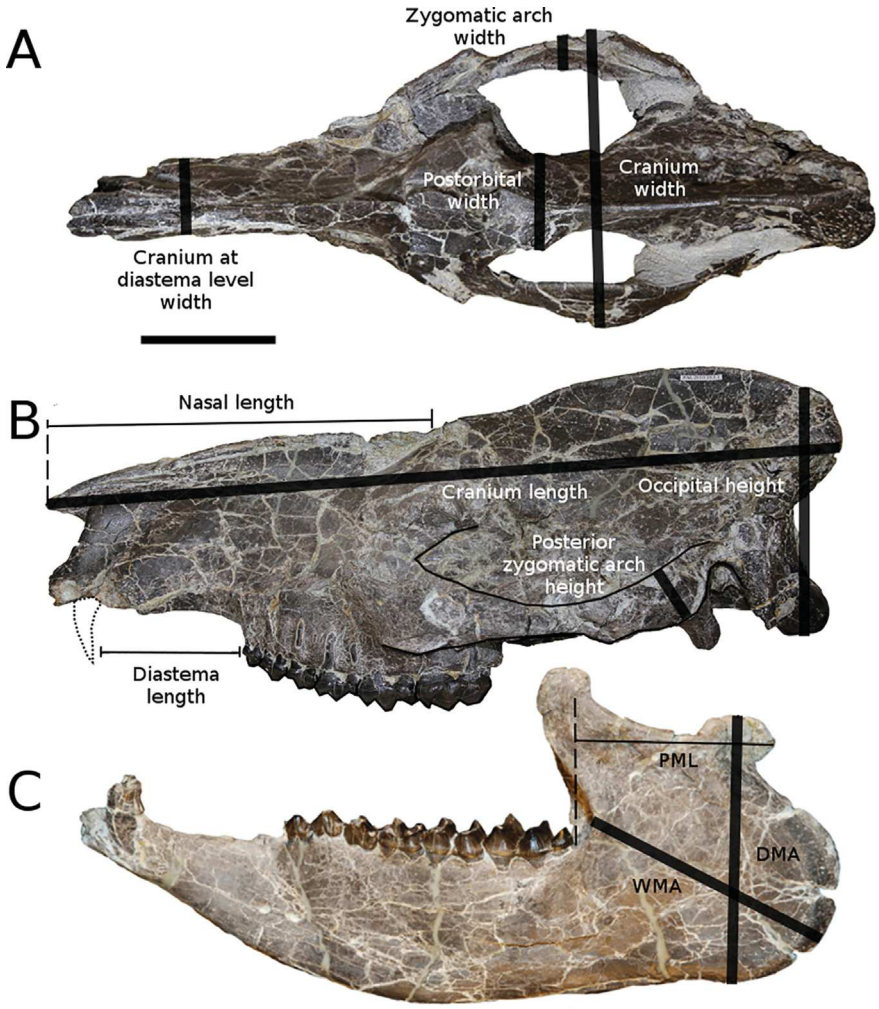


Fig. 2. Cranio-mandibular terminology and measurements. **A**. Cranium in dorsal view. **B**. Cranium in lateral view. **C**. Mandible in lateral view. Cranium and mandible modified from Robinet et al. (2015). Abbreviations: DMA: Depth of mandibular angle; PML: Post-mandibular length; WMA: Width of mandibular angle.

Finally, we perform a cladistic analysis to test the impact of polymorphism on an already published lophiodontid phylogeny. This analysis is based on the matrix of Robinet et al. (2015) with inclusion of the polymorphism observed in *Eolophiodon laboriense* and *Lophiodon lautricense*. The polymorphism has been coded as (0+1) in 27 characters for *E. laboriense* and 14 characters for *L. lautricense,* for a total of 32 characters (Appendix A). We analyze the matrix using heuristic search option in Paup* 4.0α162 (Swofford, 2002) with 1000 replications. The consistency and retention indices, as well as Bremer indices for each node are compared to previously published results (Robinet et al., 2015).

4. Results

The exhaustive description of the holotype (the only known specimen until this study) is available in Robinet et al. (2015). Based on new specimens, we complete the description of the species, emphasizing on dental character variation (Figs. 3, 4) and cranio-mandibular morphology. A synthesis of dental morphology is provided in Fig. 3. By comparing the unbiased coefficients of variation (CV), the sexual dimorphism ratios (DR) and discrete sample variations samples from each stratigraphic levels, we observe homogeneity between intra- and inter-level variations.

4.1. Variation in upper teeth

The unbiased coefficients of variation (CV) for the upper teeth measurements are low. All the dental loci display a CV lower than 10 for width and length, except P2 width (CV = 11.13; Table 2).

P2 bears several discrete characters that are present in few specimens (Fig. 3). Lingual to the paracone, half of the specimens (4/8) lack the endocrista which is present in the holotype (Figs. 3, 4(D, E)). A round, small and blunt paraconule is present in 25% (2/8) of P2s (Figs. 3, 4(E, F)). Moreover, 25% (2/8) of P2s bear a small and curved postprotocrista (e.g., MHNT.19.3.1; Fig. 4(A, F)).

P3 is the most variable upper tooth (Fig. 3). The variation mostly concerns the presence or absence of a supplementary crista (Figs. 3, 4). Lingual to the paracone, 20% (2/10) of P3s lack the endoparacrista (Fig. 4(D, F)). The absence of this crest is not linked to wear, as older individuals have a still visible endoparacrista (MNHT.PAL.19.3.1, STP-V1, STP-V3, MHNT.PAL.2018.3.4; Fig. 4(E, G)). In contrast to the holotype (Fig. 4(D)), 80% (8/10) of P3s display a postprotocrista. This crista is straight and salient in young specimens; on older specimens, it is worn on its middle-part. In 50% (5/10) of the specimens, the endometacrista contacts the postprotocrista (Figs. 3, 4(B–F)) and forms a metaloph. The protocone is extended distally by an endoprotocrista in 50% (5/10) of the specimens (Fig. 4(F)). Moreover, 20% (2/10) of the specimens bear a blunt paraconule on the preprotocrista (MHNT.PAL.2018.3.4, STP-L12; Fig. 4(F)).

Table 2
Measurements (in mm) of *E. laboriense* teeth.

Tooth		N	Min	Max	Mean	SD	CV	DR
P2	L	10	8.9	10.6	9.73	0.54	5.71	1.11
	W	10	5.4	7.8	6.74	0.73	11.13	1.20
P3	L	14	10.2	12.8	11.70	0.85	7.42	1.16
	W	14	12.6	15.6	14.20	0.87	6.26	1.11
P4	L	12	11.9	14.5	13.15	0.80	6.19	1.11
	W	12	15.2	18.7	17.03	1.06	6.37	1.12
M1	L	14	15.6	20.4	18.69	1.41	7.66	1.10
	W	14	17.4	22.5	20.05	1.09	5.52	1.00
M2	L	12	19.2	24.1	22.59	1.61	7.27	1.11
	W	12	20.4	25.3	23.71	1.42	6.09	1.00
M3	L	13	18.5	24.7	22.18	1.85	8.49	1.13
	W	13	22.9	28.0	25.98	1.56	6.13	1.00
P/2	L	11	8.2	11.6	9.71	1.03	10.85	1.20
	W	9	4.6	5.9	5.26	0.47	9.18	1.20
P/3	L	17	9.1	13.4	11.36	1.40	12.51	1.25
	W	17	5.6	8.9	7.24	0.91	12.75	1.24
P/4	L	20	11.8	14.3	13.12	0.76	5.87	1.11
	W	19	8.0	10.9	9.35	0.84	9.10	1.32
M/1	L	21	14.6	17.7	16.42	0.88	5.40	1.09
	W	20	9.6	12.1	11.01	0.76	7.03	1.13
M/2	L	20	16.2	24.2	20.13	1.98	9.94	1.12
	W	21	11.2	14.2	13.16	0.86	6.58	1.00
M/3	L	14	25.4	34.7	29.60	2.43	8.35	1.13
	W	17	12.5	15.5	14.23	0.86	6.16	1.10

DR: dimorphic ratio calculated by the method of moments (Josephson et al., 1996; Missiaen et al., 2012); CV: unbiased coefficient of variation; L: length; W: width; N: number of specimens.

P4 is less variable than P3 (Fig. 3). Contrary to P3, all teeth bear an endometacrista and a salient postprotocrista (Fig. 4(B, E–G)). On unworn P4s, the two crista are salient and form a metaloph. This contact is lacking in the holotype due to wear (Robinet et al., 2015). The endoprotocrista is present in two specimens (STP-V4, MHNT.PAL.2018.3.5; Fig. 3(F)). Furthermore, only two specimens (STP-V1, A.08SP1-82) have a small paraconule.

Upper molars of *E. laboriense* are less variable than P2 and P3. All M1s and M2s are both quadrangular and present the typical bilophodont structure of lophiodontids. Some specimens (e.g., MHNT.PAL.2018.3.2, MHNT.PAL.2018.3.4, STP-V1) show a labial convexity of the metacone (Fig. 4(C–E)) instead of being flat (Fig. 4(F, G)). Most M3s have a triangular outline, but some specimens (e.g. MHNT.PAL.2018.3.3) are more trapezoidal with a longer metaloph (Fig. 4(D)).

Variation of the upper molars mostly concerns the presence or absence of the endoparacrista and the presence of the ectostyle between the paracone and metacone. The endoparacrista can be long and salient (e.g., STP-V8, STP-V1) or broad and faintly bumped (e.g., A.16.SP0-15, STP-V4). However, 30% (3/10) of M1s lack the endoparacrista, whatever the wear stage (Fig. 4(D, E)). The endoparacrista is also absent in 22% (2/9) of M2s and in 10% (1/10) of M3s (Fig. 4(C)). The ectostyle is low, small and does not reach the paracone and metacone. In 36% (4/11) of M1s, 20% (2/10) of M2s, and 40% (4/10) of M3s, the labial cingulum is reduced and does not bear any ectostyle (Fig. 4(C, D)). There is no significant cingulum variation. The cingulum does not bear any trace of accessory conule. The only noticeable variation is a slight thickening of the labial cingulum on premolars (e.g., STP-V8) and on the mesial and/or distal cingula on molars (e.g., MHNT.PAL.2018.3.4; Fig. 4(C, G)).

4.2. Variation in lower teeth

The unbiased coefficients of variation for the lower teeth measurements are low. All the dental loci display a CV < 10 for width and length, excepting for p2 and p3 measurements (Table 2).

Lower premolars are slightly polymorphic (Fig. 3). The p2s vary in prehypocristid height. On the holotype, the prehypocristid is not prominent and below the protoconid mid-height, whereas 55% (6/11) of the specimens display a salient and higher cristid. This variation is not linked to the stage of wear, as some young individuals (STP-V16, STP-V3, STP-V19) display low cristid and some old individuals retain a salient one (e.g., MHNT.PAL.2018.3.10). The paraconid on p2s occurs in 40% (4/10) of the specimens (Fig. 5(A, J)). The paraconid is present in half of the p3s (8/16; Fig. 4(C, D)). As shown by the specimens STP-S3, STP-V24 or MHNT.PAL.2018.3.10, the presence or absence of the paraconid on p3 is independent to its presence or absence on p2. The paraconid is always absent on p4s. The lower premolars also vary on talonid width. In some specimens, the talonid is slightly larger than the trigonid. The trigonid/talonid width ratio varies from 1 to 1.25 for the p3s and from 1 to 1.15 for the p4s.

All lower molars follow the same bilophodont pattern. The m1s and m2s are quadrangular, while m3s are more elongated due to the presence of a large hypoconulid lobe. Lower molars present great variation on the postectometacristid and preentocristid (Fig. 3). On most specimens, the postectometacristid is small but salient (Fig. 5(G, H)). In other specimens, the postectometacristid is blunt and less visible or absent (Fig. 5(I, J)). The postectometacristid is present in 77% (10/13) of m1s, 88% (15/17) of m2s, and 87% (13/15) of m3s. The preentocristid is generally short, straight and forms an acute angle with the hypolophid (Fig. 5(G, J)); in some specimens (e.g., MHNT.PAL.19.3.2), it is broad and blunt (Fig. 5(I)) or absent (Fig. 5(H)). This cristid can be partially erased by wear, but its basis is still observable (Fig. 5(J)). However, the character could not be observed in most worn teeth. The preentocristid is present in 73% (11/15) of m1s, 89% (16/18) of m2s, and 94% (15/16) of m3s where it can be seen. Presence of both cristids is independent of the other (Fig. 5(H, I)). On m1 and m2, the prehypocristid typically reaches the base of the protolophid; this connection is less distinct on m3s. Indeed, in 37.5% (6/16) of the m3s, the prehypocristid is short and there is no contact with the protolophid (Fig. 5(J)). In lower teeth the cingulid shows no remarkable variation except a slight thickening on the labial side on some specimens.

4.3. Variation in canines

Upper canines are not preserved on the holotype. New canine specimens are mesiodistally long and labiolingually compressed. They are slenderer and less conical than lower canines (Fig. 4(A)). There is no cingulum at the base of the crown and no sharp mesial and distal crests. The root is long and broad mesiodistally. The upper canines display a great mesial wear surface due to contact with their lower counterparts. The specimens do not show any notable size variation.

The lower canines are broad, conical and are curved like a fang. There is size and morphological variations (Figs. 6, 7) between male and female specimens. Whereas males have more curved canines with higher crown and broader roots (Fig. 6(A); Table 3), females have smaller and straighter canines (Fig. 6(B); Table 3). Unfortunately, the number of specimens is too low to estimate meaningful unbiased coefficients of variation and to run statistical tests (Table 3). However, the two sexes occupy clearly distinct morphological spaces well separated on the first and second axes of the PCA, altogether explaining 89.7% of the overall variation (Fig. 7). The primary axis is principally composed of the width and the mesio-distal length of the canine (ctr = 54% and 37.8%, respectively); the second axis is dominated by the crown height (ctr = 72%).

Table 3
Measurements (in mm) of *E. laboriense* mandibles.

Measurement	Sex	N	Mean	Min	Max	SD	CV	P-value	DR
HP/2	F	5	37.04	30.80	45.90	5.63			
	M	4	45.58	38.50	50.30	4.61			
	T	9	41.31	30.80	50.30	6.62	16.46	0.02	1.23
HM/2	F	4	42.28	38.50	50.10	5.29			
	M	6	51.70	39.60	57.80	6.71			
	T	10	48.27	38.50	57.80	7.32	15.54	0.06	1.22
DL	F	5	36.86	33.80	41.20	3.10			
	M	4	41.70	36.50	49.10	4.67			
	T	9	38.98	33.80	49.10	4.69	12.37	0.05	1.13
LM	F	4	227.68	216.80	242.20	10.59			
	M	4	255.47	245.50	261.20	8.66			
	T	8	239.59	216.80	261.20	17.37	7.48	0.03	1.10
DMA	F	4	85.33	75.30	91.30	7.29			
	M	5	100.34	96.50	105.00	3.80			
	T	9	93.67	75.30	105.00	9.84	10.79	0.01	1.18
WMA	F	3	87.50	81.10	93.60	6.26			
	M	4	90.93	90.70	92.30	1.64			
	T	7	89.46	81.10	93.60	4.21	4.88	0.20	1.04
PML	F	3	6.81	62.00	73.10	5.64			
	M	5	6.97	63.30	73.60	4.35			
	T	8	68.56	62.00	73.60	4.50	6.76	0.39	1.02
EM	F	4	89.63	65.37	104.77	17.93			
	M	5	132.23	119.98	147.53	12.32			
	T	9	111.57	65.37	147.53	27.44	25.28	–	
LC	F	3	14.00	12.50	14.90	1.31			
	M	3	13.97	12.50	15.90	1.75			
	T	6	13.98	12.50	15.90	1.38	10.28	–	1.00
WC	F	3	10.10	8.70	12.60	1.98			
	M	2	12.35	11.90	12.80	0.64			
	T	5	11.23	8.70	12.80	1.77	16.55	–	1.22
HC	F	3	26.23	24.70	27.90	1.60			
	M	2	33.40	33.00	33.80	0.57			
	T	5	29.10	24.70	33.80	4.10	14.78	–	1.27

N: number of specimens; HP/2: height below p2; HM/2: height below m2; DL: diastema length; LM: mandible length; DMA: depth of mandibular angle; WMA: width of the mandibular angle; PML: posterior mandibular length; EM: estimation of mass made on mandible measurement (Janis, 1990); LC: canine length; WC: canine width; HC: canine height; SD: Standard deviation; CV: unbiased coefficient of variation; DR: dimorphic ratio = mean male/mean female; F: female; M: male; T: total.

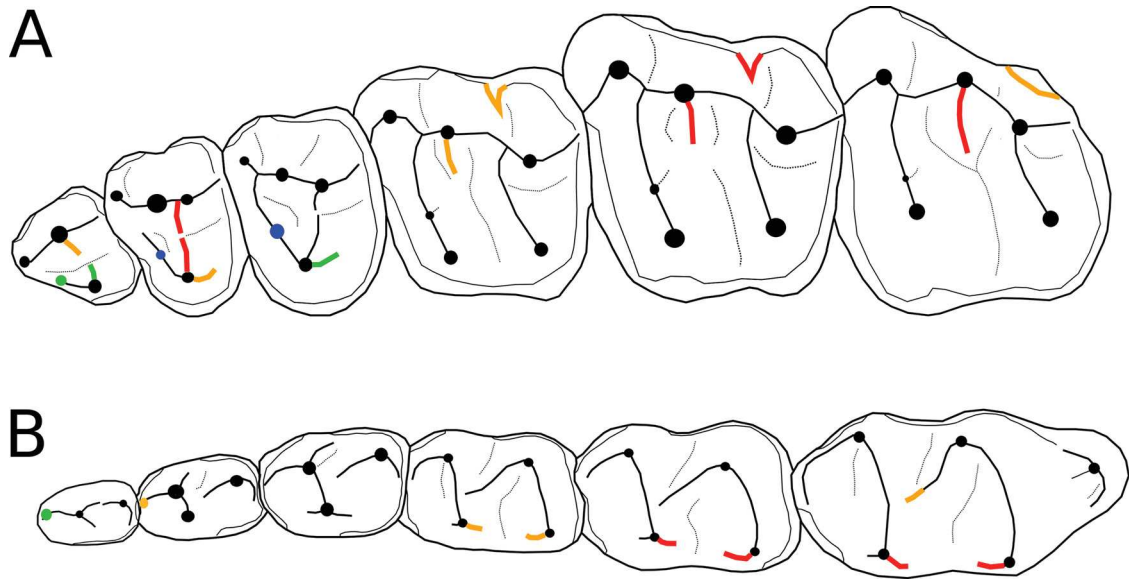


Fig. 3. Dental variation of *Eolophiodon laboriense*. **A**. Upper tooth row. **B**. Lower tooth row. Variable characters are colored; character frequency: Black: 100%; Red: [75%–99%]; Yellow: [50%–74%]; Green: [25%–49%]; Blue:]0%–24%].

4.4. Variation in mandibles

Mandibles of *E. laboriense* are sexually dimorphic (Figs. 6, 8). Male mandibles, including the holotype, are broad and massive (Robinet et al., 2015). Indeed, males (Fig. 6(A)) have a great mandibular height below the cheek teeth and bear large canines. The angle of the mandible is enlarged caudo-ventrally. It shows a broad margin with prominent insertion marks for the masseter muscle. In comparison, female mandibles (Figs. 6(B), 8(A, B)) are slenderer and significantly shorter ($p < 0.05$), with a shorter diastema ($p < 0.05$; Table 3). They also have a significantly lower mandibular corpus ($p < 0.03$; Table 3). The angle of the mandible is

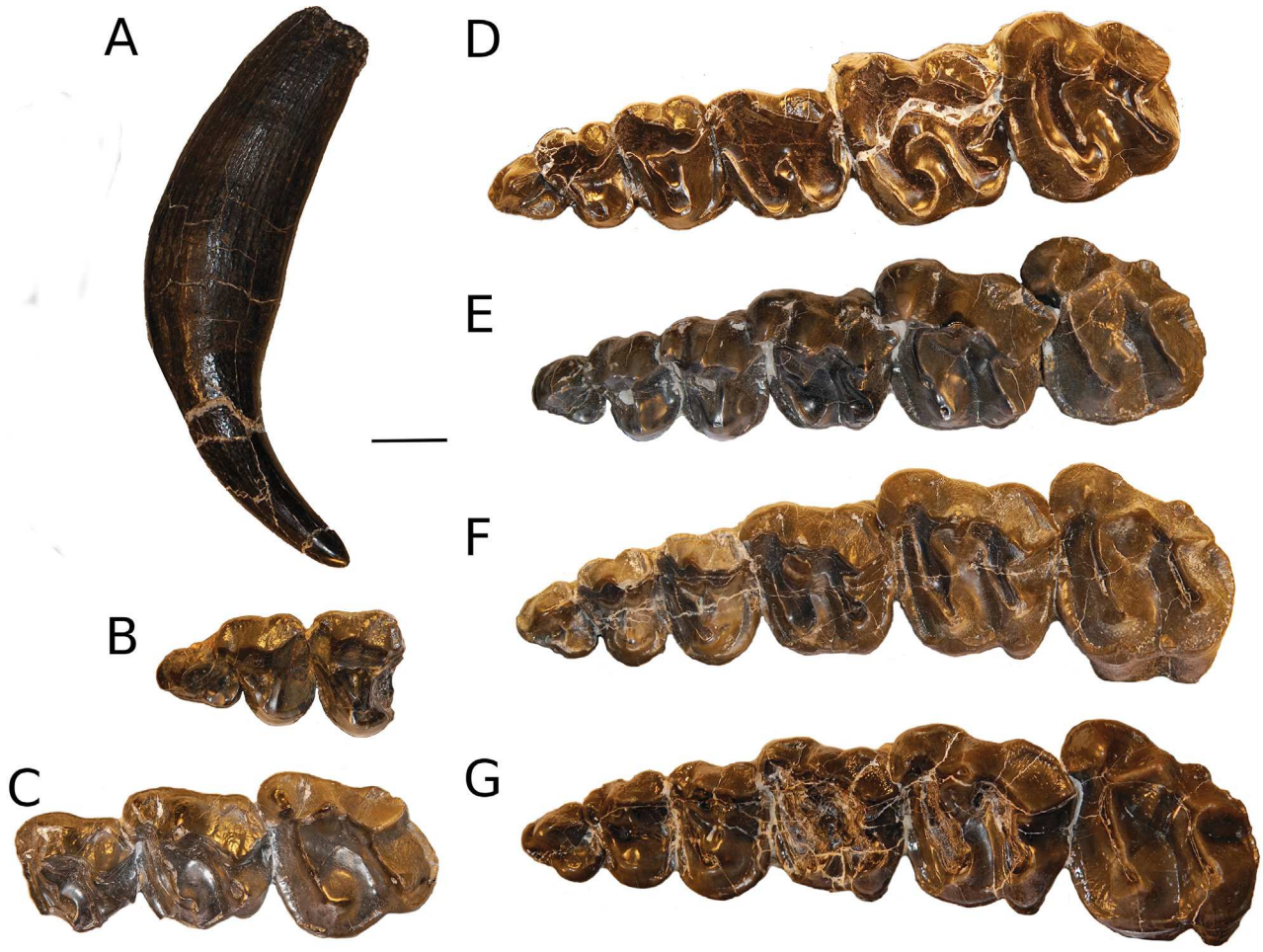


Fig. 4. Upper teeth of *Eolophiodon laboriense*. **A**. Canine, MHNT.PAL.2018.3.1, lateral view. **B**. Left P2-P4, UM BRI-5. **C**. Left M1-M3, MHNT.PAL.2018.3.2. **D**. Right P2-M3, MHNT.PAL.2018.3.3 (reversed). **E**. Left P2-M3, MHNT.PAL.2018.3.4. **F**. Right P2-M3, MHNT.PAL.2018.3.5 (reversed). **G**. Left P2-M3, MHNT.PAL.19.3.1, occlusal view. Scale bar: 10 mm.

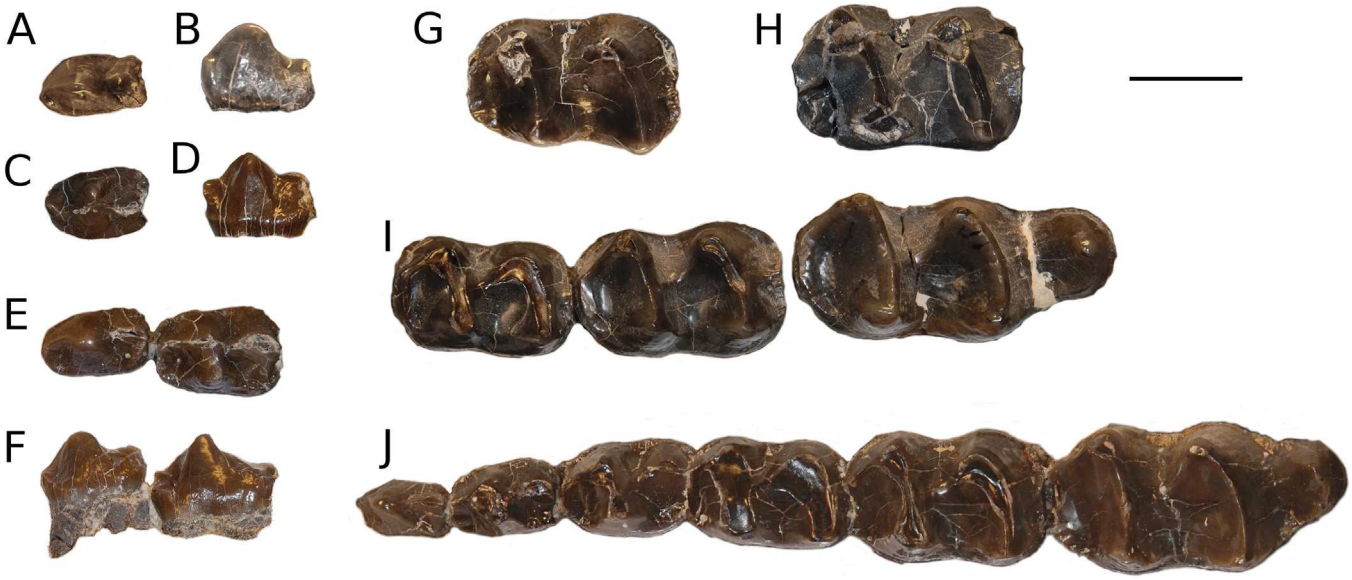


Fig. 5. Lower teeth of *Eolophiodon laboriense*. **A, B**. Left p2, MHNT.PAL.2018.3.10, occlusal and lateral views. **C, D**. Left p3, MHNT.PAL.2018.3.6, occlusal and lateral views. **E, F**. Right p2-p3, MHNT.PAL.2018.3.7, occlusal and lateral views. **G**. Left m2 (reversed), MHNT.PAL.2018.3.6, occlusal view. **H**. Right m2, UM BRI-7, occlusal view. **I**. Right m1–m3, UM BRI-6, occlusal view. **J**. Right p2-m3, MHNT.PAL.2018.3.8, occlusal view. Scale bar: 10 mm.

Fig. 6. Mandibles of *Eolophiodon laboriense*. **A**. MHNT.PAL 19.3.1, lateral view. **B**. UM BRI-6, lateral view. Scale bar: 5 cm.

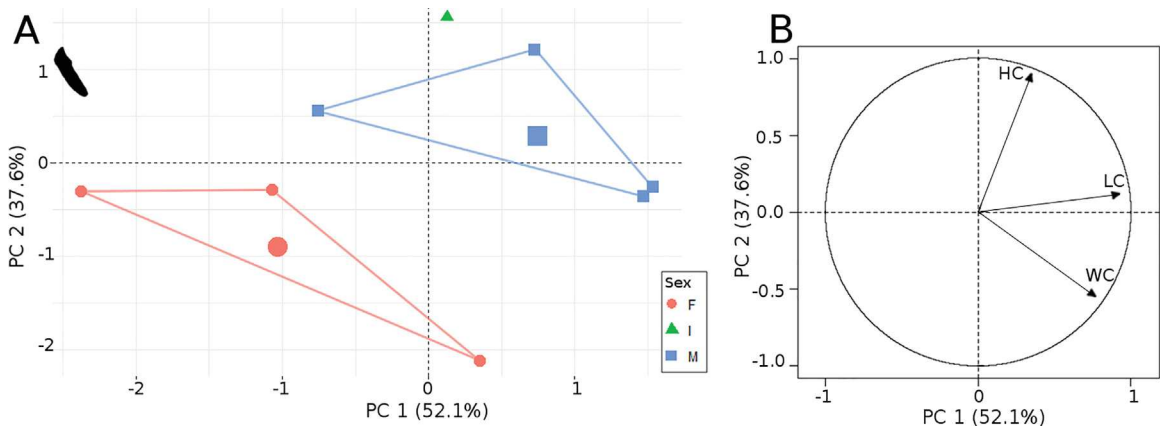


Fig. 7. Principal Component Analysis of canine measurements of *Eolophiodon laboriense*. **A**. First principal plane. **B**. Correlation circle related to the first principal plane. Abbreviations: F: Female; M: Male; Ind: Indeterminate; LC: canine length; WC: canine width; HC: canine height. The large symbols represent the centroid for each sex in the morphospace.

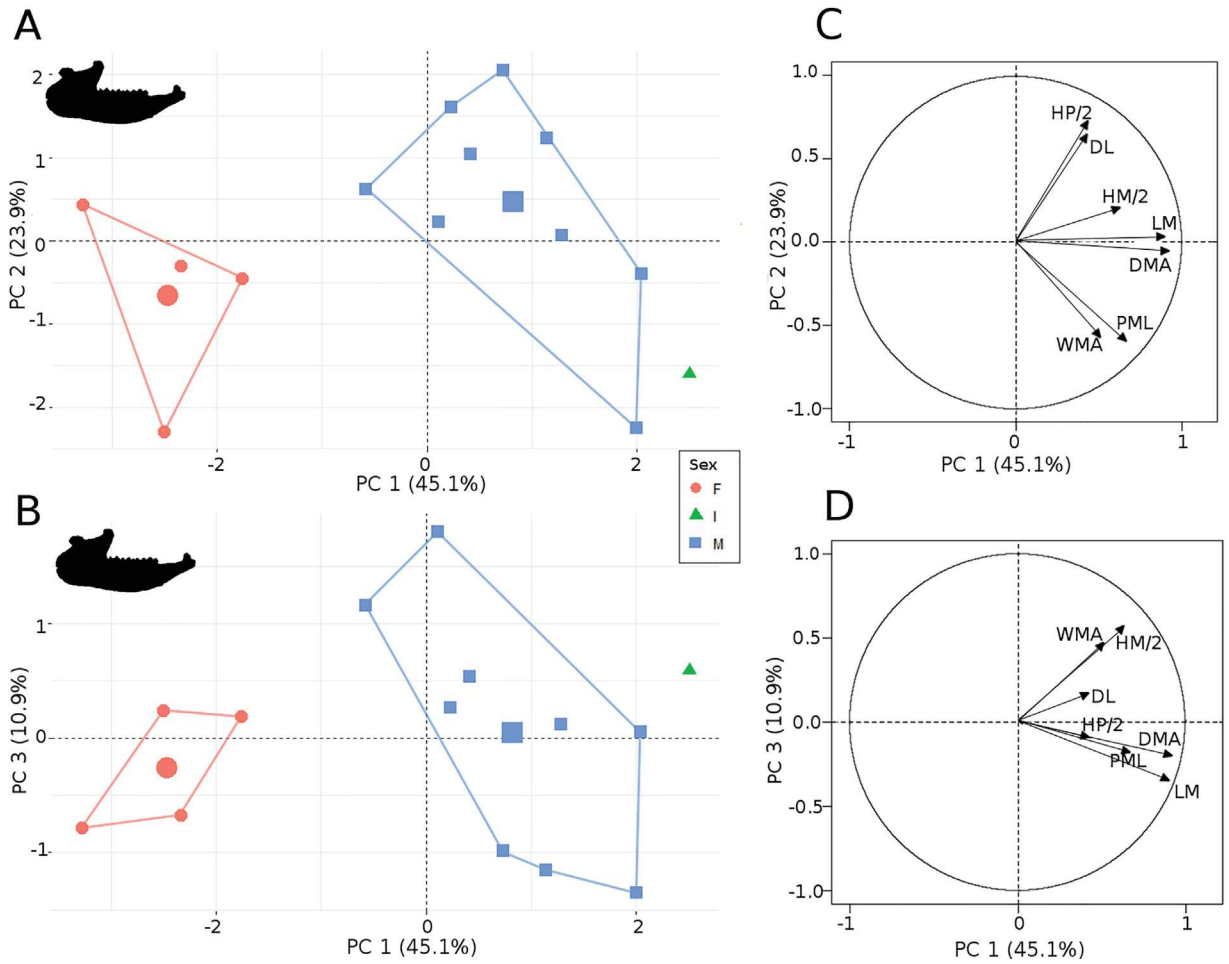


Fig. 8. Principal Component Analysis of mandibule measurements of *Eolophiodon laboriense*. **A**. First and second principal components. **B**. First and third principal components. **C, D**. Correlation circles related to A and B, respectively. Abbreviations: F: Female; M: Male; Ind: Indeterminate; HP/2: height below p2; HM/2: height below m2; DL: diastema length; LM: mandible length; DMA: depth of mandibular angle; WMA: width of the mandibular angle; PML: posterior mandibular length. The large symbols represent the centroid for each sex in the morphospace.

Table 4
Cranial measurements (in mm) of *E. laboriense*.

Measurement	MHNT.PAL.2010.19,3,1	MHNT.PAL.2018.3.4	MHNT.PAL.2018.3.5	UM BRI-5	STP-S3	STP-V1
DL	48.8	37.8	47.4	44.0	39.6	36.5
I3/P2 L	> 87.9	94.1				
DW	41.2	35.7	32.7			38.5
HP2	96.5					
HM1	110.3					
HM3	122.8					
PW	37*2					
CL	316.7	362.9				
DNF	198.1	199.0				
OC	77.8	67.7				
CZ	141.2	176.0				
HZ	41.4	26.6				
WZ		9.9	8.3			
PGW	18.4	29.9				
PGH	14.8	21.4				
GCW	43.1	47.8				
GCL	32.4	30.5				

DL: diastema length; I3/P2 L: I3-P2 length; DW: diastema width; HP2: height at P2; HM1: height at M1; HM3: height at M3; PW: postorbital width; CL: cranium length; DNF: distance nasal-frontal; OC: occipital length; CZ: cranium width at the zygomatic; HZ: height of the zygomatic arches; WZ: width of the zygomatic arches; PGW: post-glenoid width; PGH: post-glenoid height; GCW: glenoid cavity width; GCL: glenoid cavity length.

less extended ventrally with a significantly lower depth ($p = 0.01$; Table 3). Also, the muscular insertions of the masseter are less marked on females (Fig. 6). Finally, female mandibles also bear smaller canines.

The PCA in Fig. 8 shows a clear distinction of the morphological spaces occupied by each sex. The distinction occurs primarily on the first axis, which explains 45.1% of the overall observed variation. The variables which contribute the most to this axis are

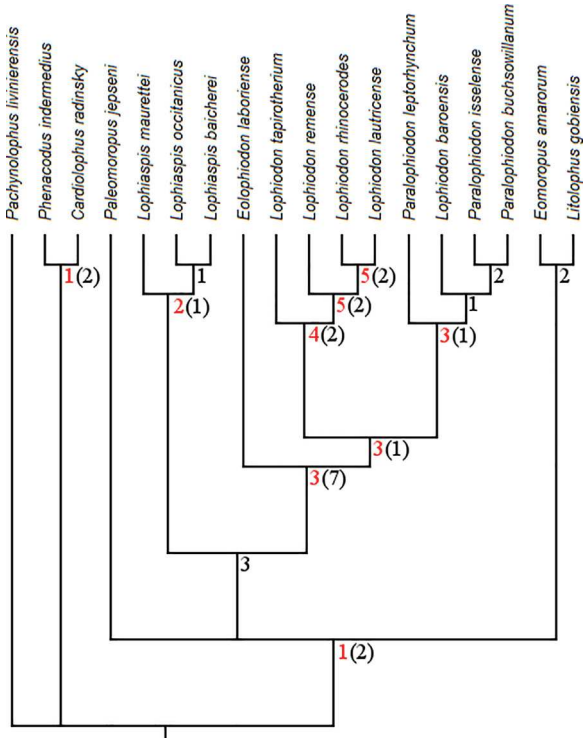


Fig. 9. Strict consensus tree of the three most parsimonious topologies obtained by heuristic search on PAUP* 4.0α162. Tree length L = 422, CI = 0.39, RI = 0.51. Node values are Bremer indices; for clarity, the Bremer index values different from Robinet et al.'s (2015) topology are in red, with the original values within parenthesis in black.

the length of the mandible (ctr = 25.8%), the depth of the mandibular angle (ctr = 27.4%), the length of the mandibular angle (ctr = 13.9%), and the height below the molars (ctr = 12.6%).

We also observed variation independent of the sex. Most of the mandibles are indeed thin rostrally, with a lateral post canine constriction. However, 45% of the specimens present a laterally enlarged post-canine diastema. The coronoid process of the holotype is slanted rostrally and partially overhangs the m3 (Fig. 6(A)). In other specimens, the process is more vertical and never overhangs the molars (Fig. 6(B)).

4.5. Variation in the cranium

All crania share similar proportions and do not present a great variation in total length. However, the canine-P2 diastema length shows a slight metric variation. The maxilla is slightly concave above the diastema in all the specimens and does not present variation in width in contrast to the mandibles.

Caudally, the specimens which preserve the parietal region (MHNT.PAL.19.3.1, MHNT.PAL.2018.3.4, A.07.SP2-79, A.09.SP5-45 and A.13.SP2-276) present high sagittal crests and broadly extended nuchal crests. The specimens MHNT.PAL.2018.3.4, A.07.SP2-79, A.09.SP5-45 and A.13.SP2-276, which are both better preserved than the holotype for this cranium area, present nuchal crests which form a flat angle.

The two most complete specimens (MHNT.PAL.19.3.1 and MHNT.PAL.2018.3.4) present great metric variations on their jugals. The holotype presents high and narrow zygomatic arches (Robinet et al., 2015), whereas MHNT.PAL.2018.3.4 has narrow but dorsoventrally thinner arches. On their maximal height, the zygomatic arch of MHNT.PAL.2018.3.4 is two times smaller than in the holotype (Table 4).

MHNT.PAL.2018.3.4 presents also a rounder and broader glenoid cavity than the holotype (Table 4). Furthermore, the postglenoid process of MHNT.PAL.2018.3.4 is laterally and caudally thicker and ventrally two times longer (Table 4) that in the holotype. In ventral view, MHNT.PAL.2018.3.4 and the holotype share the same morphology.

4.6. Cladistic analysis

The analysis of Robinet et al.'s (2015) dataset with inclusion of the polymorphism observed in *Eolophiodon laboriense* and *Lophiodon lautricense* (Appendix B) returned three most parsimonious trees of 422 steps (CI = 0.45; RI = 0.52). The consensus topology is identical to that proposed by Robinet et al. (2015; Fig. 9). However, the value of Bremer indices for 9 nodes out of 13 differ from this latter. These indices are higher on most of the nodes within Lophiodontidae, but are weaker for the nodes grouping *Eolophiodon* with *Lophiodon* and *Paralophiodon*, Lophiodontinae with Ancylopoda, and *Cardiolophus* with *Phenacodus* (Fig. 9).

4.7. Systematic paleontology

Perissodactyla Owen, 1848
Tapiromorpha *sensu* Hooker, 1984
Tapiroidea Gray, 1825
Lophiodontidae Gill, 1872
Lophiodontinae Gill, 1872
Genus ***Eolophiodon*** Robinet, Remy, Laurent, Danilo et Lihoreau, 2015

Type and only species: *Eolophiodon laboriense* Robinet, Remy, Laurent, Danilo et Lihoreau, 2015

Diagnosis: same as the type and only species.

Eolophiodon laboriense Robinet, Remy, Laurent, Danilo et Lihoreau, 2015

Holotype: complete skull from La Borie (collections of the Natural History Museum of Toulouse): MHNT.PAL.2010.19.3.1, cranium with right P2-M3 and left P3-M3, incisors and canines missing; MHNT.PAL.2010.19.3.2, mandible with p2– m3 on both sides, incisors and left canine missing.

Hypodigm: see Table 1.

Type and only locality: La Borie (Aude Department, Southern France), "argiles rutilantes d'Issel" Fm. (MP8-9; Ypresian, early Eocene) (Laurent et al., 2010).

Emended diagnosis: small Lophiodontidae with a relatively narrow braincase and reduced preglenoid process on the cranium. No metacone on P2; endometacrista on P3; paracone and metacone close together but not fused on P4; incomplete protoloph and metaloph on P3 and P4; entoconule missing on P4. No distinct paraconule but ectostyle present on upper molars. Prehypocristid directed to the middle of the protolophid on lower molars; wide hypoconulid on m3 surrounded by a complete cingulum.

Emended differential diagnosis: Larger than *Lophiaspis* and smaller than known *Lophiodon* and *Paralophiodon*, except for *L. baroensis*. Differs from *Lophiaspis* in having a paraconule of moderate size on upper molars, a prehypocristid directed to the middle of the protolophid, and a wide hypoconulid on lower molars. Differs from *Lophiodon* and *Paralophiodon* in having only one labial cusp on P2, a postglenoid foramen, a torus surrounding the choanae and a mandibular symphysis ending at the level of p2. Differs from *Lophiodon* in lacking an entoconule on P4. Differs from *Paralophiodon* and *Lophiodon* in possessing an incomplete protoloph on P3.

Remarks: Despite the high dental variation observed, all the specimens from La Borie display the following diagnostic characters of *E. laboriense* (Robinet et al., 2015): a unique labial cusp on P2; paracone and metacone close together but not fused on P4; incomplete protoloph on P3 and P4; no labial furrow on P3; no entoconule on P4; paraconule present on the protoloph; and wide hypoconulid on the m3. However, two diagnostic characters are variable in the sample: the prehypocristid of m3 that can join the protolophid, and the vertical process of the mandible that is not slanted rostrally on most of the specimens. Nevertheless, most of the variation of *Eolophiodon* occurs on characters that differentiate *Lophiodon* from *Paralophiodon*, and not those that define the genus *Eolophiodon*. Moreover, the low unbiased coefficient of variation of each tooth locus (Table 2) and the homogeneity of the intra- and inter-level variation is consistent with the presence of only one species in the sample (Gingerich, 1981; Sudre, 1971). Thus, despite the high variation observed, all specimens can be attributed to *E. laboriense*. The status of the genus is not impacted by the variation, and *E. laboriense* remains valid.

Furthermore, many characters used by Robinet et al. (2015) in the differential diagnosis now appear to be variable. It is the case for most of the characters that differentiate *Eolophiodon* to *Lophiodon* and *Paralophiodon*: presence of the endometacrista on P3, presence of an ectostyle on molars, contact of the prehypocristid with the protolophid on m3. Last, the variable presence of ectostyle in *Eolophiodon* upper molars and the incomplete metaloph on P4 cannot be used in the differential diagnosis to differentiate *Eolophiodon* from *Lophiaspis*.

5. Discussion

5.1. Comparison of dental variation within the Lophiodontidae

The variation observed in *E. laboriense* is important, with more than 20 dental variable characters and a strong variation of mandible morphology between sexes. Given the high intraspecific variation of lophiodontids known since Filhol (1888), these results are not surprising. Because of the lack of revision of Ypresian/Lutetian lophiodontids, we will focus our comparisons on a younger species, *Lophiodon lautricense*. The following comparison is based on an intraspecific variability study of *L. lautricense* (Sudre, 1971) and newly available specimens from the UM collection (Measurements in Table S1).

The unbiaised coefficients of variation for each tooth locus of *Eolophiodon* are similar to that observed in *L. lautricense* (Sudre, 1971). These coefficients are not high (almost always < 10) and are characteristic of a homogeneous size distribution, which is common for most mammal species (Gingerich, 1981; Sudre, 1971).

The polymorphism observed in *E. laboriense* teeth is similar to that of *L. lautricense* present in the UM collection. Both taxa have highly polymorphic teeth and most of the characters are homologous between *E. laboriense* and *L. lautricense*. The upper dentition is more variable than the lower dentition in *L. lautricense*, as in *E. laboriense*. The upper premolars are the most polymorphic teeth, with the majority of the variable characters located on the distal crest. In *L. lautricense*, this crest is formed labially by the endometacrista, and lingually by the prehypocrista. As in *E. laboriense*, both parts of the distal crest can be present, reduced or totally absent. However, P4s of *L. lautricense* bear more polymorphic characters than in *E. laboriense* and are more variable. The endometacrista is absent in 28% (7/29) of the P2s, 17.5% (6/40) of the P3s, and 12.5% (3/24) of the P4s. The prehypocrista is less frequent than the postprotocrista of *E. laboriense*, and is present in only 20.5% (8/39) of the P3s and 21% of the P4s (5/24). The paraconule is totally absent in P2s and P3s, but is still present in one P4 specimen (Sudre, 1971). As in *E. laboriense*, the endoprotocrista is still present in a few specimens which lack the hypocone. However, the endoprotocrista is less frequent in *L. lautricense*, and occurs on only 2.5% (1/41) of the P3s and 4% (1/23) of the P4s.

The variation of the upper molars is even more similar between the two taxa, *L. lautricense* displaying the same polymorphic characters as *E. laboriense*. The endoparacrista is less salient in *L. lautricense* but is still present in the majority of the M1s and M2s. However, in contrast to *E. laboriense*, the endoparacrista is less present on M2s (71%, 15/21) than in M1s (96%, 22/23), and totally absent on M3s. The ectostyle has the same morphology in *L. lautricense*, where it is always present on M1s, contrary to *E. laboriense*, but still polymorphic on M2s and M3s. The proportion of M2s with an ectostyle is identical on both taxa (83%, 19/23), however the majority of *L. lautricense* M3s (71%, 29/41) lacks the ectostyle.

The variations of the lower teeth of *L. lautricense* are also very similar to that of *E. laboriense*. The lower premolars of *L. lautricense* are also molarized, and display an entoconid, except on some p2s (Sudre, 1971). As in *E. laboriense* the lower premolars of *L. lautricense* are much less variable than their upper counterparts and are only slightly polymorphic. The paraconid is less variable in each dental locus. The paraconid is high and always present in p2s, but is small and present in only 10% (2/20) of the p3s and is totally absent on p4s.

The lower molars of *L. lautricense* present the same polymorphism on the postectometacristid than in *E. laboriense*. This crest is present in fewer m1s than in *E. laboriense* (64%, 16/25) and with equal proportion for m2s (87%, 20/23) and m3s (91%, 21/23). In addition, *L. lautricense* always presents a long preentocristid, more salient than in *E. laboriense* and a short prehypocristid that never join the protolophid. As such, this species lacks polymorphism on both characters unlike *E. laboriense*. Furthermore, *E. laboriense* lacks some polymorphic characters that are present in younger lophiodontids, such as the entoconule on molars, the hypocone and the entoconid on molarized premolars (Savage et al., 1966; Sudre, 1971), and other accessory conules.

5.2. Sexual dimorphism

The variation observed on canines and mandibles of *E. laboriense* is consistent with the sexual dimorphism observed in other fossil Perissodactyls (Chen et al., 2010; Gingerich, 1981; Mead, 2000; Mihlbachler, 2007). As in *Teleoceras major* and *Chilotherium wimani,* males of *Eolophiodon* tend to have more massive mandibles with a higher corpus height and an extended angle of the mandible (Chen et al., 2010; Mead, 2000). The lower canines of *E. laboriense* are significantly larger in males, as in *Xenicohippus osborni* (Gingerich, 1981). The upper canines of *E. laboriense* do not show variation, but the sample is relatively small, and the intraspecific variation could not be observed. With a dimorphic ratio between 1.1 and 1.3 (Table 3), the sexual dimorphism of the mandible of *E. laboriense* is slightly smaller than in *Xenicohippus osborni* but is higher than in *Teleoceras major* and in modern perissodactyls (Mead, 2000; Gingerich, 1981). When using equations based on mandibular characters, males have an average body mass estimated at 130 kg, whereas females average *ca.* 90 kg, which is 30% lighter than males (Table 3). As in most dimorphic perissodactyls, males of *E. laboriense* tended to be heavier than females (Mead, 2000). However, the sexual dimorphism is less visible on dental characters. The unbiased coefficients of variation are low and the dimorphic ratio calculated by the "method-of-moments" are almost always < 1.2 (Table 2). The size distribution of male and female teeth strongly overlaps and the size dimorphism is moderate. Only the p3 and p4 display higher ratios due to their variable talonid morphology, independently of

Table 5
Body mass estimation of *E. laboriense* and *L. lautricense*.

	E. laboriense	*L. lautricense*
m1 Legendre	101.86	1819.76
m1 Janis	112.32	1921.03
m2 Janis	130.69	2854.48
M2 janis	167.18	3319.56
mandible Janis	111.57	439.79
m2 Damuth	103.60	2000.10
M2 Damuth	158.56	2000.10
Mean estimate	126.54	2050.69

m1 Legendre: ln body mass (in g) = 1,5133 × ln(L × W m1) + 3.6515; m1 Janis: log body mass (in kg) = 3.26 × log(m1 length) + 1.337; m2 Janis: log body mass (in kg) = 3,2 × log(L × W m2) + 1,13; M2 Janis: log body mass (in kg) = 3.18 × log(m2 length) + 1.091; mandible Janis: log body mass (in kg) = 2.448 × log(DMA) – 0.331; m2 Damuth: log body mass (in kg) = 3.07 × log(L × W m2) + 1.07; M2 Damuth: log body mass (in kg) = 3.03 × log(m2 length) + 1.06.

the sex of the specimen. Accordingly, the body mass estimates based on dental characters do not show significant differences between males and females (Table 5).

Sexual dimorphism is known in lophiodontids, especially in *Paralophiodon leptorhynchum* (Depéret, 1907). The cranium of *P. leptorhynchum* presents classic variation related to sexual dimorphism, notably a higher sagittal crest on males and a longer canine-premolars diastema. Unfortunately, no sexual variation on mandibles has been reported (Depéret, 1907). Thus, the sexual dimorphism of *P. leptorhynchum* cannot be compared with that of *E. laboriense*.

The lower canines of *L. lautricense* from the UM collection display similar dimorphism as in *E. laboriense*. The dimorphic ratios are similar for the height and width of the canine. The length of the canine is more dimorphic in *L. lautricense* (Table 6). However, the mandibles of *L. lautricense* present in the UM collection are too fragmentary to observe a sexual dimorphism. Most of the specimens display only a part of the mandibular corpus below the cheek teeth. The canine and the mandibular angle are often absent and thus the sex of the specimen could not be determined. Moreover, when present, the mandibular angles are mostly broken and cannot be measured. The lack of complete data prevents a principal component analysis and therefore a comparison with *E. laboriense*. Variation of the height of the mandibular corpus is observed on adult specimens of *L. lautricense* but cannot be linked to sexual dimorphism.

5.3. Implications of cladistic analysis

The introduction of polymorphism in the cladistic analysis did not modify the resulting topology but greatly affects the reliability of the inferred relationships. Even if the retention and consistency indices are similar to those in Robinet et al. (2015), the robustness (Bremer index) of the different nodes is clearly different. The node grouping *Eolophiodon* and other lophiodontines is greatly weakened (Fig. 9). The Bremer index is 4 points lower as many unambiguous synapomorphies supporting that node in Robinet et al. (2015) (e.g., presence of endoparacrista and ectostyle in upper molars) are now considered as variable in *E. laboriense*. In consequence, those characters become ambiguous synapomorphies of the *Lophiodon-Paralophiodon* clade. As a consequence, this latter clade is strengthened, with a Bremer index 2 points higher (Fig. 9). In the same way, the clades corresponding to the three genera *Lophiaspis*, *Paralophiodon* and *Lophiodon* are more robust due to the implementation of intraspecific variation in *E. laboriense*. This analysis is only a premise of a broader cladistic analysis as the polymorphism has only been coded for two taxa. Many lophiodontids have been described as displaying important morphological variation as *L. tapirotherium* (Filhol, 1888), and the inclusion of their polymorphism will possibly impact the topology and robustness of future cladistic results. Furthermore, many new characters have been highlighted in this study, that should be included in future phylogenetic analysis (e.g., the postprotocrista of the upper premolars, or the difference in crown heights of the canine between males and females).

Therefore, the phylogenetic matrix of lophiodontids must be entirely reshaped to incorporate the variation observed in this taxon. Most of the dental characters need to be re-encoded, with the creation of new character states to include polymorphism into the analysis. Future work on lophiodontids must integrate intraspecific variation as a first step towards a systematic reevaluation of this family. Unambiguous definition of lophiodontid species together with the implementation of clear phylogenetic relationships within the family remains necessary to describe the complete evolutionary history of the largest ungulates from the Western European Eocene.

Table 6
Canine measurements (in mm) of *L. lautricense*.

Measurement	Sex	N	Mean	Min	Max	SD	CV	P-value	DR
LC	F	32	29.07	22.70	36.20	3.35			
	M	15	37.57	29.00	42.80	3.82			
	T	47	31.78	22.70	42.80	5.30	16.76	2.3×10^{-7}	1.29
WC	F	32	22.44	19.20	27.10	1.77			
	M	16	28.29	25.30	31.50	1.98			
	T	48	24.39	19.20	31.50	3.33	13.72	2.0×10^{-8}	1.26
HC	F	13	45.71	37.30	55.10	5.51			
	M	5	60.52	47.10	70.80	11.42			
	T	18	49.82	37.30	70.80	9.94	20.22	3.3×10^{-3}	1.32

N: number of specimens; SD: Standard deviation; CV: unbiased coefficient of variation; DR: dimorphic ratio = mean male/mean female; LC: canine length; WC: canine width; HC: canine height; F: female; M: male; T: total; P-value: Wilcockson test p-value.

6. Conclusions

The reassessment of the basal lophiodontid *E. laboriense* reveals an important degree of intraspecific variation. The polymorphism observed is similar to that known in the latest lophiodontid, *Lophiodon lautricense*. Polymorphic characters are often homologous between the two species, or occur on the same part of the teeth, notably on the upper premolars. The low variation of the molars is remarkable. The sexual dimorphism on mandibles (size, canine morphology, mandibular angle morphology) is strong in *E. laboriense* and is similar to that observed in other fossil perissodactyls. Despite the variation, most of the diagnostic characters are constant and so the validity of the genus *Eolophiodon* is strengthened.

Ongoing studies of the basalmost lophiodontid *Lophiaspis* and other new Ypresian specimens from Southern France could confirm this high intraspecific variation in basal lophiodontids. Intraspecific variation will also be investigated on formerly described lophiodontid species in order to propose a new phylogenetic hypothesis for the family taking into account polymorphism. This is a prelude of the complete systematic revision of the lophiodontids.

Acknowledgments

We thank the APSO volunteers and also Bruno Soumeille, Henri-Pierre Labarrère, Eric Lopez and Dominique Teodori for loaning us original material of *E. laboriense* specimens found during the excavations at La Borie. We also thank the Terreal Society, especially Lionel Nathan who kindly provided permits, help and support for palaeontological research at La Borie. We are grateful to

Marc Godinot, Jean Remy, Jean Sudre and Céline Robinet for their invaluable discussions on lophiodontids. We are indebted to Suzanne Jiquel (Université de Montpellier, France), Christine Argot (Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France), Emmanuel Robert (Université Claude Bernard Lyon 1, France) and Loïc Costeur (Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland) who gave us access to collections in their care. We also thank Margery C. Combs and Luke T. Holbrook for their constructive reviews that improved the quality of this paper. This is publication ISEM 2018-210.

Appendix A

Coding of *Eolophiodon laboriense* and *Lophiodon lautricense* with inclusion of polymorphic characters in the matrix of Robinet et al. (2015).

'Lophiodon lautricense' 1111111(01)11 1010110(01)11 0(01)(01)110-111 (01)(01)(01)1110-10 11111(01)01-1 111110011(01) 0(01)11210000 -(01)01111100 10011011(01)0 00011(01)00-0 11(01)00–111 11???1?001 0?0111??11 ??01000?01 012100111.

'Eolophiodon laboriense' 100-111(01)01 0(01)00000001 0(01)000(01)-011 01001(01)1011 111(01)0(01)1011 1(01)(01)1111(01)0(01) 0(01)(01)120011(01) (01)(01)011(01)00(01)0 1(01)000(01)01(01)0 101(01)0(01)-101 (01)0(01)-(01)-0111 1100110011 1010111111 1010100001 (01)1110100?

Appendix B. Supplementary data

Supplementary information (including Table S1) associated with this article can be found, in the online version, at https://doi.org/10.1016/j.geobios.2019.02.005.

References

BiochroM'97, 1997. Synthèses et tableaux de corrélations. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), Actes du Congrès BiochroM'97. Mémoires et Travaux de l'EPHE, 21, Institut de Montpellier, pp. 769–805.

Boisserie, J.R., Lihoreau, F., Orliac, M., Fisher, R.E., Weston, E.M., Ducrocq, S., 2010. Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae Kenyapotaminae). Zoological Journal of the Linnean Society 158, 325–366.

Bourdon, E., Mourer-chauviré, C., Laurent, Y., 2016. Early Eocene birds from La Borie, southern France. Acta Palaeontologica Polonica 61, 175–190.

Checa Soler, L., 1997. Los Perisodactilos (Mammalia Ungulata) del Eoceno Catalan. Paleontologia i Evolució 30–31, 149–234.

Chen, S., Deng, T., Hou, S., Shi, Q., Pang, L., 2010. Sexual Dimorphism in Perissodactyl Rhinocerotid *Chilotherium wimani* from the Late Miocene of the Linxia Basin (Gansu China). Acta Palaeontologica Polonica 55, 587–597.

Claude, J., Tong, H., 2004. Early Eocene Testudinoid turtles from Saint-Papoul France, with comments on the early evolution of modern Testudinoidea. Oryctos 5, 3–45.

Cuesta Ruíz-Colmenares, M.A., 1994. Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon Espagña). Studia Geologica Salmanticensia 29, 23–65.

Cuesta Ruíz-Colmenares, M.A., 1996. Primeros hallazgos de Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) en el yacimiento Eocénico de Mazaterón (Cuenca del Duero España): Implicaciones bioestratigráficas. Studia Geologica Salmanticensia 32, 39–48.

Cuvier, G., 1822. Recherches Sur Les Ossemens Fossiles (Nouvelle Edition), 2. G. Dufour & E. D'Ocagne, Paris, France.

Damuth, J., 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements. In: Damuth, J., Macfadden, B.J. (Eds.), Body Size in Mammalian Paleobiology. Cambridge, pp. 229–253.

Dedieu, P., 1976. Les tapiroidea (Mammalia Perissodactyla) du gisement lutétien d'Issel (Aude). Thèse de l'Université de Poitier 179 p (unpubl.).

Depéret, C., 1907. Études paléontologiques sur les *Lophiodon* du Minervois. Bulletin de la Société Géologique de France 9, 1–48.

Depéret, C., 1910. Études sur la famille des Lophiodontidés. Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 10, 558–577.

Escarguel, G., Marandat, B., Legendre, S., 1997. Sur l'âge numérique de quelques faunes de Mammifères de l'Éocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), Actes du Congrès BiochroM'97. Mémoires et Travaux de l'EPHE, 21, Institut de Montpellier, pp. 443–460.

Filhol, H., 1888. Étude sur les vertébrés fossiles d'Issel (Aude). Mémoires la Société Géologique de France 5, 1–188.

Franzen, J.L., 1993. Das biostratigraphische Alter der Fossillagerstätte Eckfelder Maar bei Manderscheid (Eifel). Mainzer naturwissenschaftliches archiv 31, 201–214.

Gingerich, P.D., 1981. Variation, Sexual Dimorphism, and Social Structure in the Early Eocene Horse *Hyracotherium* (Mammalia, Perissodactyla). Paleobiology 7, 443–455.

Hitchins, P.M., 1978. Age determination of the black rhinoceros (*Diceros bicornis* Linn.) in Zululand. South African Journal of Wildlife Research 8, 71–80.

Holbrook, L.T., 2009. Osteology of Lophiodon Cuvier, 1822 (Mammalia Perissodactyla) and its phylogenetic implications. Journal of Vertebrate Paleontology 29, 212–230.

Hooker, J.J., 1989. Characters polarities in early perissodactyls and their significance for Hyracotherium and infraordal relationships. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), The Evolution of Perissodactyls. Oxford University Press, New York, pp. 79–101.

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'Eocène Européen. Bulletin du Service de la carte géologique d'Alsace et de Lorraine 24, 93–105.

Janis, C.M., 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of Macropodoids and Ungulates. Memoirs of the Queensland Museum 28, 349–366.

Josephson, S.C., Juell, K.E., Rogers, A.R., 1996. Estimating sexual dimorphism by methods-of-moments. American Journal of Physical Anthropology 100, 191–206.

Labarrère, H., Montenat, C., 2011. Le *Lophiodon* (Mammifère périssodactyle) du lutétien d'Eygalayes (Drôme France). Annales de Paleontologie 97, 139–156.

Laurent, Y., Adnet, S., Bourdon, E., Corbalan, D., Danilo, L., Duffaud, S., Fleury, G., Garcia, G., Godinot, M., Le Roux, G., Maisonnave, C., Métais, G., Mourer-chauviré, C., Presseq, B., Sigé, B., Solé, F., 2010. La Borie (Saint-Papoul Aude) : un gisement exceptionnel dans l'Éocène basal du Sud de la France. Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse 146, 89–103.

Legendre, S., 1989. Les communautées de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen 16, 1–110.

Lihoreau, F., Boisserie, J., Blondel, C., Jacques, L., Likius, A., Mackaye, H.T., Vignaud, P., Brunet, M., 2014. Description and palaeobiology of a new species of *Libycosaurus* (Cetartiodactyla, Anthracotheriidae) from the Late Miocene of Toros-Menalla, northern Chad. Journal of Systematic Palaeontology 12, 1–38.

Mead, A.J., 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. Paleobiology 26, 689–706.

Mihlbachler, M.C., 2007. Sexual dimorphism and mortality bias in a small Miocene North American rhino, *Menoceras arikarense*: Insights into the coevolution of sexual dimorphism and sociality in rhinos. Journal of Mammalian Evolution 14, 217–238.

Missiaen, P., Escarguel, G., Hartenberger, J.L., Smith, T., 2012. A large new collection of *Palaeostylops* from the Paleocene of the Flaming Cliffs area (Ulan-Nur Basin, Gobi Desert, Mongolia), and an evaluation of the phylogenetic affinities of Arctostylopidae (Mammalia, Gliriformes). Geobios 45, 311–322.

Remy, J.A., 2015. Les Périssodactyles (Mammalia) du gisement Bartonien supérieur de Robiac (Éocène moyen du Gard Sud de la France). Palaeovertebrata 39, 1–98.

Robinet, C., Rémy, J.A., Laurent, Y., Danilo, L., Lihoreau, F., 2015. A new genus of Lophiodontidae (Perissodactyla Mammalia) from the early Eocene of La Borie (Southern France) and the origin of the genus Lophiodon Cuvier, 1822. Geobios 48, 25–38.

Savage, D.E., Russell, D.E., Louis, P., 1966. Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) from the lower Eocene Paris basin France. University of California Publication in Geologic Sciences 1–38.

Solé, F., Godinot, M., Laurent, Y., Galoyer, A., Smith, T., 2018. The European mesonychid mammals: Phylogeny, ecology, biogeography, and biochronology. Journal of Mammalian Evolution 25, 339–379.

Stehlin, H.G., 1903. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. Mémoires de Société Paleontologique Suisse 30, 2–153.

Sudre, J., 1971. Étude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet. Palaeovertebrata 4, 67–95.

Swofford, D.L., 2002. PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (and other methods). Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland, MA, USA.

2. Addendum

Depuis la soumission et la publication de l'article sur la variabilité de *E. laboriense* constituant le chapitre 1, plusieurs restes dentaires et mandibulaires, dont un crâne quasi-complet et une mandibule associée, ont été mis au jour et préparés. Ce crâne (A.18.SP9.01), une mandibule complète associée à deux maxillaires (A.18.SP2.330.1) et à une canine supérieure (A.19.SP2.350), deux maxillaires associés portant les M2-M3 (A.19.SP2-350), plusieurs canines isolées (A.19.SP2.353, A.18.SP2.333, A.17.SP8.45, A.17.SP8.46) et un fragment de mandibule (A.18.SP2.339) viennent compléter l'étude de la variation du taxon.

Le crâne (A.18.SP9.01) diffère de l'holotype et M.N.H.T. PAL. 2018.3.4 par une taille moindre, un diastème plus court, des arcades zygomatiques moins hautes et plus fines en vue dorsale, et par une crête sagittale plus basse ainsi des crêtes nucales moins étendues (Planche 1, Tab 2). Le torus autour des choanes est absent sur A.18.SP9.01. De plus, la canine droite de A.18.SP9.01 est de petite taille. La petite taille de cette canine, ainsi que des crêtes sagittales et nucales permettent d'interpréter A.18.SP9.01 comme un crâne de femelle *E. laboriense*. Les différences observées entre A.18.SP9.01 et les crâne de mâles *E. laboriense*, notamment sur la taille du rostre et sur le développement des crêtes nucales et sagittales, sont similaires à celles décrites sur *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907). La grande taille des crêtes sagittales et nucales des mâles est interprétée comme permettant de plus grandes attaches des muscles du cou permettant de supporter une tête plus massive (Robinet et al., 2015). La grande taille des arcades zygomatiques de l'holotype en comparaison de A.18.SP9-01 est aussi cohérente avec les plus fortes insertions du muscle masseter observées sur l'angle de la mandibule et une plus grande taille du muscle chez les individus mâles (Vautrin et al., 2019). Le dimorphisme sexuel sur le crâne de *E. laboriense* (Planche 1) est marqué et d'une ampleur similaire à celui observé les caractères mandibulaires. Cependant, le

faible nombre de spécimens ne permet pas de calculer des coefficients de variation pertinents.

Tableau 2. Mesures (en mm) des crânes de *E. laboriense*/Cranial measurements (in mm) of *E. laboriense*

	MHNT.PAL. 2010.19.3.1	MHNT.PAL. 2018.3.4	MHNT.PAL. 2018.3.5	UM BRI-5	STP-S3	STP-V1	A.18.SP9.01.1
DL	48,8	37.8	47.4	44	39.6	36.5	40.5
I3/P2 L	> 87.9	94.1					
DW	41.2	35.7	32.7			38.5	32.1
HP2	96.5						76.8
HM1	110.3						99.4
HM3	122.8						112.1
PW	37.2						26.2
CL	316.7	362.9					311.9
DNF	198.1	199					
OC	77.8	67.7					
CZ	141.2	175.9					146.9
HZ	41.4	26.6					29.9
WZ		9.9	8.3				4.8
PGW	18.4	29.9					20.8
PGH	14.8	21.4					20.7
GCW	43.1	47.8					30.2
GCM	32.4	30.5					33.3

DL: diastema length; I3/P2 L: I3-P2 length; DW: diastema width; HP2: height at P2; HM1: height at M1; HM3: height at M3; PW: postorbital width; CL: cranium length; DNF: distance nasal-frontal; OC: occipital length; CZ: cranium width at the zygomatic; HZ: height of the zygomatic arches; WZ: width of the zygomatic arches; PGW: post-glenoid width; PGH: post-glenoid height; GCW: glenoid cavity width; GCL: glenoid cavity length.

La mandibule associée de A.18.SP9.01 présente aussi les caractères dimorphiques attribués aux femelles de *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019), notamment une faible hauteur mandibulaire et un angle de la mandibule peu étendu ventralement et distalement (Planche 2). Les alvéoles des canines de A.18.SP9.01 sont aussi petites. Les deux autres mandibules (A.18.SP2.330.1, et A.18.SP2.339) présentent elles aussi la faible hauteur mandibulaire, et les petites canines pour A.18.SP2.330, attribuées aux femelles *E. laboriense.* De plus, les deux spécimens font partie des plus petits individus de l'assemblage de La Borie. L'ajout de ces spécimens repousse les limites basses du spectre de variabilité de *E. laboriense* et accentue le dimorphisme sexuel visible sur cette espèce en augmentant légèrement les ratios dimorphiques sur les caractères mandibulaires (Tab 3).

Tableau 3. Mesures (en mm) des mandibules de *E. laboriense*/Measurements (in mm) of *E. laboriense* mandibles.

	Sex	N	Mean	Min	Max	SD	CV	DR
	F	7	37.3	30.8	45.9	4.84		
HP/2	M	4	45.6	38.5	50.3	4.61	15.22	1.22
	T	11	40.8	30.8	50.3	6.21		
	F	7	41.2	36.4	50.1	4.46		
HM/2	M	6	51.7	39.6	57.8	6.71	17.27	1.26
	T	13	46.4	36.4	57.8	8.02		
	F	7	38.2	33.8	41.2	3.74		
DL	M	4	41.7	36.5	49.1	4.67	10.93	1.09
	T	11	39.7	33.8	91.1	4.34		
	F	6	23.2	216.8	247.2	12.96		
LM	M	4	255.5	245.5	261.2	8.66	6.06	1.09
	T	10	240.8	216.8	261.2	14.59		
	F	6	86	75.3	93.1	6.8		
DMA	M	5	100.3	96.5	105	3.8	9.9	1.17
	T	11	92.5	75.3	105	9.16		
	F	4	87.4	81.1	93.6	5.11		
WMA	M	4	90.9	90.7	92.3	1.64	4.48	1.04
	T	8	89.2	81.1	93.6	3.99		
	F	5	63.7	55.6	73.1	7.37		
PML	M	5	69.6	63.3	73.6	4.35	9.69	1.09
	T	10	66.7	62	73.6	6.46		
	F	6	86.5	65.4	104.8	14.74		
EM	M	5	132.2	120	147.5	12.32	25.17	1.53
	T	10	107.3	65.4	147.5	27		
	F	4	13.7	12.5	14.9	1.28		
LC	M	5	14.7	12.5	17.2	1.68	10.84	1.08
	T	9	14.3	12.5	17.2	1.55		
	F	4	9.4	8	11.5	1.85		
WC	M	4	11.3	10.4	12.8	1.04	15.08	1.2
	T	8	10.6	8	12.8	1.59		
	F	4	24	17.4	27.9	4.61		
HC	M	4	32.7	33	36	2.39	8.27	1.36
	T	8	28.9	17.4	36	2.39		

N: number of specimens; HP/2: height below p2; HM/2: height below m2; DL: diastema length; LM: mandible length; DMA: depth of mandibular angle; WMA: width of the mandibular angle; PML: posterior mandibular length; EM: estimation of mass made on mandible measurement (Janis, 1990); LC: canine length; WC: canine width; HC: canine height; SD: Standard deviation; CV: unbiased coefficient of variation; DR: dimorphic ratio = mean male/mean female; F: female; M: male; T: total.

Parmi les canines isolées A.17.SP8.45 et A.17.SP8.46 et A.19.SP2.353 sont des canines inférieures de grandes tailles et attribuées à des mâles (Planche 3A-C). A l'inverse, les canines de la femelle A.18.SP2.330 sont les plus petites documentées pour le taxon. Ces nouveaux spécimens représentent les deux extrêmes de tailles des canines inférieures et accentuent fortement le dimorphisme et les ratios dimorphiques (Tab 3).

A.18.SP2.333 (Planche 3D) est une canine supérieure, reconnaissable par la plus faible courbure de sa racine. Le spécimen est significativement plus grand que les canines supérieures trouvées à La Borie. A.18.SP2.333 est interprétée comme une canine de *E. laboriense* mâle. En comparaison les canines plus petites, dont celle de A.18.SP2.330 (Planche 3E) et A.18.SP9.01 (Planche 1), sont interprétées comme des canines de femelles. L'ajout de ces spécimens permet d'observer un dimorphisme sexuel important sur les canines supérieures. Les coefficient de variation et les ratios dimorphiques sont plus importants que ceux des canines inférieures (Tab 4). Cependant, les canines supérieures sont connues par peu de spécimens, dont très peu de mâles. Les canines supérieures sont surtout dimorphiques au niveau de leur longueur et de leur largeur (Tab 4), là ou les canines inférieurs sont surtout dimorphique au niveau de leur hauteur (Tab 3).

Tableau 4. Mesures (en mm) des canines supérieures de *E. laboriense*/Upper canines measurements (in mm) of *E. laboriense*.

	Sex	N	Mean	Min	Max	SD	CV	DR
	F	5	12.6	11.7	13.6	0.73		
LC	M	1	19.6	19.6	13.6	-	21.13	1.55
	T	6	13.8	11.7	19.6	2.92		
	F	5	9.3	8.1	10.7	0.97		
WC	M	1	13.6	13.6	13.6	-	19.54	1.46
	T	6	10	8.1	13.6	1.96		
	F	3	21.7	32.8	30.8	6.19		
HC	M	1	38.3	38.3	38.3	-	19.63	1.76
	T	4	32.3	32.8	38.3	6.33		

N: number of specimens; LC: canine length; WC: canine width; HC: canine height; SD: Standard deviation; CV: unbiased coefficient of variation; DR: dimorphic ratio = mean male/mean female; F: female; M: male; T: total.

Quelques caractères polymorphiques dentaires sont visibles sur les nouveaux spécimens. A. 2018.SP2.330 présente sur sa p2 et p3 un petit paraconide, qui sont absents sur A.18.SP9.01. Une préentocristide émoussée est aussi présente sur les molaires de A.18.SP2.330 et de A.18.SP2.339. A.18.SP9.01 présente des postectométacristides et des préentocristides saillantes. La forte usure dentaire des deux autres spécimens ne permet pas d'observer la présence/absence de la postectométacristide. La préhypocristide de la m3 de A.18.SP2.330 et A.18.SP2.339 rejoint le protolophide comme sur la majorité des spécimens. Sur A.18.SP2.339, la préhypocristide est plus courte et le contact est absent.

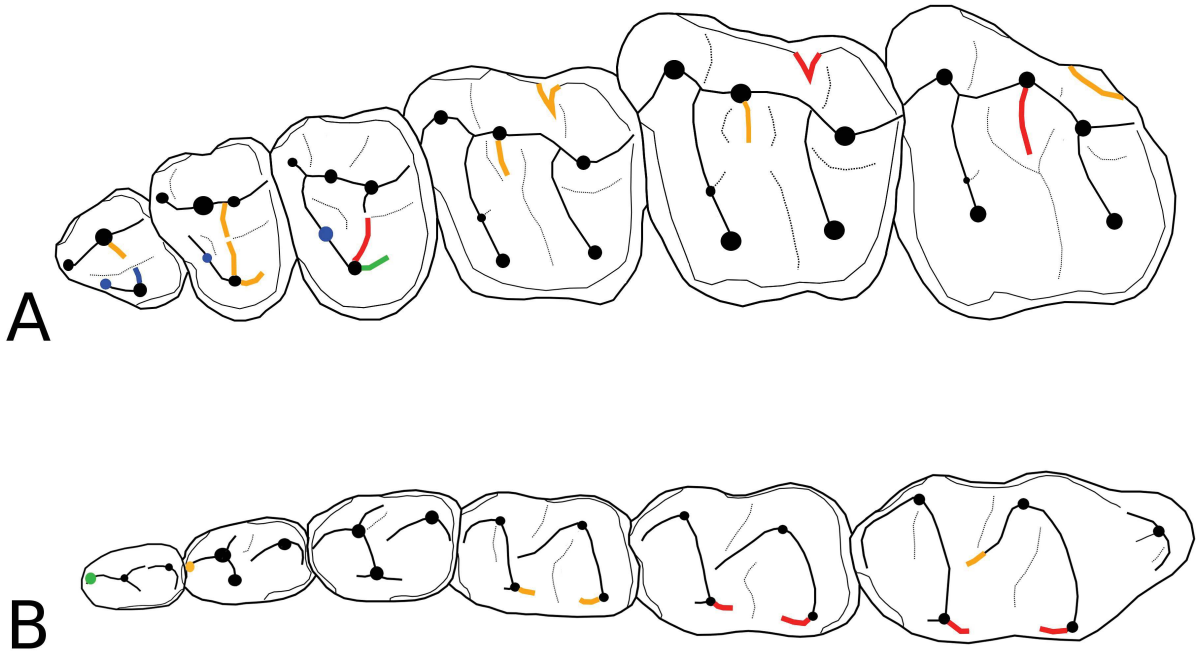


Figure 21. Représentation schématique du polymorphisme dentaire de *Eolophiodon laboriense*. A. Rangée dentaire supérieure. B. Rangée dentaire inférieure. Caractères variables colorisés en fonction de leur fréquence: Noir : 100%; Rouge : [75%–99%]; Jaune : [50%–74%]; Vert : [25%–49%]; Bleue :]0%–24%].

Figure 21. Schematic representation of the dental polymorphism of *Eolophiodon laboriense*. A. Upper tooth row. B. Lower tooth row. Variable characters are colored; character frequency: Black: 100%; Red: [75%–99%]; Yellow: [50%–74%]; Green: [25%–49%]; Blue:]0%–24%].

Tableau 5. Mesures (en mm) des dents jugales de *E. laboriense*/ Measurements (in mm) of *E. laboriense* teeth.

		N	Min	Max	Mean	SD	CV	DR
P2	L	12	7.6	10.6	9.4	0.86	9.32	1.09
	W	12	5.4	7.8	6.7	0.66	10.04	1.16
P3	L	16	9.5	12.8	11.4	1.08	9.61	1.16
	W	16	10.7	15.6	13.8	1.37	10.06	1.16
P4	L	14	10.8	14.5	12.9	1.03	8.16	1.12
	W	14	13.6	18.7	16.6	1.5	9.23	1.14
M1	L	16	14.8	20.4	18.2	1.85	10.33	1.18
	W	16	17.4	22.5	19.7	1.33	6.82	0.96
M2	L	14	19.2	24.1	22.1	1.9	8.75	1.17
	W	14	20.4	25.3	23.3	1.61	7.03	1.12
M3	L	15	18.5	24.7	21.8	2.06	9.63	1.17
	W	15	22	28	25.5	1.97	7.85	1.14
P/2	L	14	8.2	11.6	9.5	1.01	10.88	1.17
	W	12	4.6	5.9	5.2	0.42	8.21	1.15
P/3	L	21	9.1	13.4	11.2	1.31	11.82	1.2
	W	21	5.6	8.9	7	0.91	13.07	1.22
P/4	L	24	11.8	14.3	13	0.77	5.99	1.11
	W	23	7.9	10.9	9.2	0.88	9.68	1.18
M/1	L	25	14.1	17.7	16.2	1.01	6.31	1.1
	W	23	9.6	12.1	10.9	0.73	6.71	1.1
M/2	L	25	17.4	24.2	20	1.76	8.91	1.11
	W	26	10.4	14.2	13.1	0.94	7.29	1.17
M/3	L	19	25.2	34.7	28.7	2.6	9.16	1.1
	W	22	11.9	15.5	13.9	0.98	7.12	1.08

DR: dimorphic ratio calculated by the method of moments (Josephson et al., 1996; Missiaen et al., 2012); CV: unbiased coefficient of variation; L: length; W: width; N: number of specimens

Au niveau des dents supérieures, A. 2018.SP2.330 ne présente pas de postprotocrista sur ces P2 et P3 et se distingue de tous les autres spécimens par l'absence de la postprotocrista sur la P4 (Planche 3F). Ce spécimen étend donc encore un peu plus le spectre de la variabilité de *E. laboriense*. Sur A.18.SP9.01 la postprotocrista est présente sur la P3 et la P4. Sur les molaires supérieures de A. 2018.SP2.330 l'ectostyle est présent sur la M1-M2 mais est absent sur la M3. Sur A.19.SP2.350 l'ectostyle est présent sur la M2 et la M3 et l'endoparacrista est absente. Les molaires de A.18.SP2.330 sont trop usées pour que l'endoparacrista soit visible. Sur A.18.SP9.01 l'ectostyle, ainsi qu'une endoparacrista émoussée, sont présents sur toutes les molaires. Les schémas de variations corrigés sont présentés en figure 21.

Les dents jugales de A.19.SP2.350, A.2018.SP2.330 et A.18.SP2.339 font partie des dents les plus petites connues pour le taxon. Cependant, les coefficients de variations sont peu changés par l'ajout de ces spécimens (Tab 5). Les coefficients restent bas, presque tous inférieurs à 10 et conformes aux coefficients trouvés dans le cas de variation intraspécifique (Sudre, 1971).

Chapitre 2 *Lophiaspis maurettei* et l'origine des lophiodontidés

Cette section correspond à l'article suivant :

Vautrin, Q., R. Tabuce, F. Lihoreau, C. Bronnert, E. Gheerbrant, M. Godinot, G. Métais, J. Yans, Y. Dutour, N. Vialle, G. Billet. New remains of *Lophiaspis maurettei* (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of France and the implications for the origin of the Lophiodontidae.

Résumé : Les Lophiodontidae sont une famille européenne de périssodactyles endémiques qui ont prospéré pendant l'Éocène. Malgré leur abondance dans le registre fossile européen, leur origine exacte, ainsi que leurs relations phylogénétiques avec les autres périssodactyles restent inconnues en raison de la rareté et l'état fragmentaire du matériel datant de l'Yprésien, époque de leur radiation. *Lophiaspis maurettei* est le plus ancien lophiodontidé connu à ce jour, mais est malheureusement mal connu. Nous décrivons ici les résultats de nouvelles fouilles réalisées dans la localité type de Palette. Le matériel inédit abondant, comprenant des crânes complets, des mandibules, des éléments post-crâniens et des spécimens juvéniles nous amène à réviser le *Lophiaspis maurettei* de Palette et d'autres localités, et à décrire une morphologie inédite pour cette espèce. Selon les résultats d'une nouvelle analyse phylogénétique, basée sur une matrice révisée composée de caractères dentaires, crânio-mandibulaires et post crâniens, *Ls*. *maurettei* est un lophiodontidé basal morphologiquement proche de *Protomoropus* et *Paleomoropus*, deux chalicothères basaux, respectivement connus en Asie et en Amérique du Nord. La topologie issue de cette analyse exclut un regroupement des lophiodontidés au sein des Ceratomorpha, comme précédemment proposé, mais supporte au contraire une inclusion de la famille au sein du sous ordre des Ancylopoda, en tant que groupe frère de certains Eomoropidae. Nos résultats impliquent que la distribution géographique de *Ls*. *maurettei* était restreinte au sud de l'Europe, ce qui serait compatible avec une origine asiatique des lophiodontidés et est cohérente avec l'histoire évolutive connue d'autres périssodactyles et mammifères placentaires

Remarque: Cette section dispose de sa propre numérotation des figures et tableaux. Les données supplémentaires et les annexes relatives à cette partie sont disponibles dans l'annexe 5.

New remains of *Lophiaspis maurettei* (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of France and the implications for the origin of the Lophiodontidae.

QUENTIN VAUTRIN, *,[1] RODOLPHE TABUCE,[1] FABRICE LIHOREAU,[1] CONSTANCE BRONNERT,[2] EMMANUEL GHEERBRANT,[2] MARC GODINOT,[3] GREGOIRE METAIS,[2] JOHAN YANS,[4] YVES DUTOUR,[5] NICOLAS VIALLE,[5] and GUILLAUME BILLET[2]

[1]Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université Montpellier, CNRS, IRD, EPHE Cc 064; place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France ; quentin.vautrin@umontpellier.fr ; rodolphe.tabuce@umontpellier.fr ; fabrice.lihoreau@umontpellier.fr

[2]Centre de Recherche en Paléontologie - Paris (CR2P, UMR7207), Sorbonne Université, Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS, 8 rue Buffon, CP38, F-75005, Paris, France ; constance.bronnert@mnhn.fr; emmanuel.gheerbrant@mnhn.fr ; gregoire.metais@mnhn.fr; guillaume.billet@mnhn.fr ;

[3]Ecole Pratique des Hautes Etudes, PSL, UMR 7207 CR2P, Paris, France ; marc.godinot@mnhn.fr

[4]Département de Géologie – Institute of Life, Earth and Environment, Université de Namur, Belgique ; johan.yans@unamur.be

[5]Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix en Provence,7 allée des Robiniers, 13090 Aix en provence , France; viallen@mairie-aixenprovence.fr; Yves dutoury@mairie-aixenprovence.fr

* Corresponding author

ABSTRACT—The Lophiodontidae are endemic perissodactyls from Europe that flourished during the Eocene. Despite their preponderance into the European fossil record, their exact origin and relationships within the perissodactyls remains unknown due to the rare and fragmentary material at the earliest Ypresian, time of their earliest radiation.

Lophiaspis maurettei is the oldest and earliest diverging lophiodontid known to date but is unfortunately poorly known. We describe here the results of new excavations of the type locality of Palette. An important new material including complete skulls, mandibles, post-cranial elements and juvenile specimens lead us to revise *Lophiaspis maurettei* from Palette and other localities and to describe novel morphology for this species. According to an original phylogenetic analysis, based on a revised matrix of dental, cranio-mandibular and post-cranial characters, *Ls. maurettei* is an early diverging lophiodontid morphologically close to *Protomoropus* and *Paleomoropus*, two basal chalicotheres, respectively known from Asia and North America. Our resulting topology exclude the previously proposed inclusion of the lophiodontids within the Ceratomorpha and support a position within the suborder Ancylopoda, close to some Eomoropidae representatives. These results imply that *Ls. maurettei* was restricted to Southern Europe during the earliest Eocene, which would be compatible with an Asian origin for lophiodontids in accordance with the evolutionary history of other perissodactyls and placental mammals.

INTRODUCTION

The oldest remains referred to the modern order Perissodactyla appears at the earliest Eocene alongside the Artiodactyla and the Primates (Gingerich, 2006). This date is close and only slightly younger than several molecular estimates for the initial divergence within crown Perissodactyla (e.g., Meredith et al., 2011; Foley et al., 2016). The fossil record shows that the order Perissodactyla rapidly radiated in several sub-orders and families and was then represented on all the holarctic continents (Radinsky, 1969; Hooker and Dashzeveg, 2003; Bai et al., 2018). In

Western Europe, perissodactyls were represented during the earliest Eocene by several equoids from the localities of Abbey Wood, UK (Hooker, 2010), Silveirinha, Portugal (Estravis, 1992), Erquelinnes, Belgium (Quinet and Verlinden, 1970; Missiaen et al., 2013), and the French localities of Le Quesnoy (Bronnert et al., 2018a), Fordones (Marandat et al., 2012), Rians (Godinot, 1981) and Palette (Godinot et al., 1987). In addition two tapiromorphs are documented in Europe at that time: one Isectolophidae from Le Quesnoy (Bronnert et al., 2018b) and one Lophiodontidae at Palette (Depéret, 1910) and Silveirinha (Estravis, 1992).

The lophiodontids, which are endemic to Southern Europe during the earliest Eocene (Robinet et al., 2015), rapidly dispersed through all Western Europe and became the largest ungulates of the region until their extinction at the end of the middle Eocene. The latest lophiodontids are well known (Sudre, 1971), and although two lophiodontids from the Ypresian (early Eocene), *Eolophiodon laboriense* Robinet, Rémy, Laurent, Danilo, and Lihoreau. 2015, and *Lophiodon* aff. *eygalayense,* were documented recently (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019), the remains of earliest diverging lophiodontids are scarce and often fragmentary. For this reason, the origin of lophiodontids, and their phylogenetic relationships with other perissodactyl families remain poorly known.

Lophiaspis maurettei Depéret 1910, is the earliest-known lophiodontid and was the largest mammal of Southern Europe during the early Ypresian. The hypodigm of *Ls. maurettei* includes only the holotype, a fragmentary palate bearing the rigth P2-M3 and the left P3-M2 from the locality of Palette (Depéret, 1910). Two other specimens from Palette, a palate and a mandible, have been figured by Repelin (1930) but have been lost since. Isolated teeth of *Lophiaspis maurettei* have also been reported from the Portuguese site of Silveirinha (close to the European Mammal Paleogene level MP7) and later in Mutigny (Paris Basin; MP8+9), and in les Salères (Spain; MP10) (Savage et al., 1966; Estravis, 1992; Checa Soler, 1997). *Ls. maurettei* is a key taxon, notably because of its early occurrence, for understanding the relationships between the lophiodontids and

other perissodactyls. As such, *Ls. maurettei* has often been used in phylogenetic analysis (Hooker and Dashzeveg, 2004; Bai et al., 2010, 2018), although only one fragmentary specimen was available. Traditionally, the lophiodontids were long considered as tapiroids (Cuvier, 1822; Filhol, 1888). However, Radinsky (1964) considered *Ls. maurettei* as closely related to the chalicotheroid *Paleomoropus jepseni* Radinsky, 1964. The familial status of *Lophiaspis* has been uncertain since then. Lophiodontids have been successively assigned to Ceratomorpha or Ancylopoda in the latest phylogenetic analyses (Hooker and Dashzeveg, 2004; Holbrook, 2009), and the position of *Lophiaspis* within the lophiodontids has often been challenged (Hooker, 1989; Bai et al., 2010, 2018).

Recent excavations were conducted in the MP7 locality of Palette (2016-2018) and have yielded new remains of *Ls. maurettei*, among other taxa. *Lophiaspis maurettei* is now documented by nearly complete crania, a mandible, some juvenile specimens and post-cranial elements, and thus become one of the best documented ungulate mammals of the earliest Eocene of Europe. The description of the craniomandibular and dental anatomy allows us to review the status of *Ls maurettei* from Palette and from other localities, and to update its geographic distribution during the early Eocene. Furthermore, the description of these new remains greatly improves our knowledge of the morphology of basal lophiodontids and it considerably completes the coding of morphological characters of this key taxon in a new phylogenetic analysis. Finally, we investigate the relationships between the lophiodontids and the other perissodactyls, providing new insights about their origins.

AGE OF LOCALITIES AND MATERIALS

Most of the new specimens here described come from the locality of Palette (Provence, Southern France) (Godinot et al., 1987); we also mention a specimen from the new locality of Saint-Pierre-des-Champs (Corbières, Southern France) (Fig 1) and reassess a specimen from Silveirinha (Baixo Mondego, Portugal). A comment on the age of these three ~MP7 localities is required.

FIGURE 1. Map of *Lophiaspis maurettei* bearing localities. MP7 localities are indicated by white circle, MP8+9 by grey circle and MP10 by black circle. **Abbreviations: L**, Les Salères; **M**, Mutigny ; **P**, Palette ; **S**, Silveirinha ; **St**, Saint-Pierre-des-Champs.

Following the Southern Europe biochronological sequence proposed by Marandat et al. (2012), Silveirinha is the oldest locality from the earliest Eocene of Southern Europe, possibly close to the Dormaal MP7 reference-level (Belgium), which is correlated with the onset of the Paleocene Eocene Thermal Maximum (PETM or ETM1) and the nannoplankton zone NP9b, around 56 Ma (Steurbaut et al., 2003; Smith et al., 2006). Palette is considered younger than Silveirinha (Marandat et al., 2012) and coeval with two other localities from Southern France, namely Fordones and Le Clot (Corbières area). Interestingly, these two mammalian faunas come from a thin continental level succession, which conformably overlies a very thick section of the marine "Early Ilerdian" (early Ypresian). This continental level corresponds to a brief regressive phase occurring during the "Middle Ilerdian"(Marandat et al., 2012). Based on chemostratigraphy, Yans et al. (2014) proposed that Le Clot (and thus Fordones) are younger than the PETM, older than the Eocene Thermal Maximum 2 (ETM2, 53.7 Ma), and correlated with the upper nannoplankton NP10–lower NP11 zones, near 53.8 Ma. This dating implies that Le Clot, Fordones, and possibly Palette are significantly younger than the MP7 reference-level. The unique chemostratigraphical data available

for Palette (Cojan et al., 2000) consistently supports this hypothesis in positioning the fossiliferous level between two negative $\delta^{13}C$ excursions, which possibly correspond to the PETM and ETM2. Finally, the Saint-Pierre-des-Champs locality, Corbières, Southern France, was recently discovered by one of us (RT) from the same thin continental level than Fordones and Le Clot, implying that this new locality is also correlated to the upper nannoplankton NP10–lower NP11 zones, near 53.8 Ma.

From Palette, we describe 22 specimens; the holotype (UCBL-FSL2084) already described by Depéret (1910) and figured by Hooker and Dashzeveg (2004) is housed at the Faculté des Sciences de Lyon (FSL), 18 new specimens recently discovered and housed at the Aix-en-Provence Natural History Museum, and 3 unpublished historical specimens from the Vasseur Collection of the Aix-Marseille University (AMU). The material (Table 1) includes cranio-mandibular elements, isolated teeth and some post-cranial remains.

We scanned one complete cranium (MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 and MHN.AIX.PV.2017.6.1.2) by microtomography in order to visualize its anatomy as precisely as possible. We also CT-scanned the cranium MHN.AIX.PV.2017.6.4 which is contained into a thick bloc of limestone and is heavily fragmented. In addition, we CT-scanned and reconstructed the mandible of the juvenile specimen (MHN.AIX.PV.2018.26.3) which has suffered from deformation in its distal parts.

Comparative material studied in this work is housed in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France (MNHN.F, fossil mammal collection), the Université de Montpellier, France, the Faculté des Sciences de Lyon, France, the GeiseltalMuseum, Halle, Germany, the Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell, Spain, the Naturhistorisches Museum of Basel, Switzerland, the Geological Institute of the Mongolian Academy of Sciences, Ulaanbaatar, Mongolia, the Yale Peabody Museum, New Haven, USA and the University of California Museum of Paleontology, Berkeley, USA.

Institutional Abbreviations—AMNH, American museum of natural history; **FSL**, Faculté des Sciences de Lyon; **GM**, GeiseltalMuseum; **ICP**, Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont; **MHN.AIX,** Muséum d'Histoire Naturelle d'Aix en Provence; **MHNT**, Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse; **MNHN**, Muséum national d'Histoire naturelle; **NMB**, Naturhistorisches Museum Basel; **UCMP**, University of California Museum of Paleontology; **UM**, Université de Montpellier,

METHODS

Dental and cranio-mandibular terminology and measurements follow Vautrin et al. (2019).

CT-SCAN and Reconstruction

The crania and the mandible of the newborn specimen were virtually reconstructed in 3D using the image data obtained via high-resolution microtomography (μCT) at the MRI platform of the Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM). Image segmentation was performed on the μCT images with AVIZO 9.1 (Visualization Sciences Group) software. The different segmented elements of MHN.AIX.PV.2017.6.4 and MHN.AIX.PV.2018.26.3 were replaced in anatomical position under the MorphoDig software (Lebrun, 2019).

Phylogenetic Analysis

We constructed a new morphological matrix based on the matrices of Holbrook (2009), Rose et al. (2014), Robinet et al. (2015) and Bai et al. (2018). We coded 39 taxa for 187 characters. The matrix is composed of 132 dental characters, 29 cranio-mandibular characters and 26 post-cranial characters (matrix called "extended matrix" hereafter, see below). All characters were scored based on direct observations for all lophiodontids and on direct observations and/or publications for other taxa (Tab 2). 17 multistate characters that represent distinct morphoclines (characters n° 18,69, 72, 78, 93, 100, 108, 125,138, 140, 141, 147, 148, 150, 151, 153, 154, 155, 166, 167, 169, 186) were

TABLE 1. List of the specimens included in this study

Locality	Numero of specimen	Nature of the specimen	Taxa
Palette	FSL 2084	Palate with teeth row (Holotype, Depéret 1910)	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2017.6.1.1	Cranium	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2017.6.1.2	Mandible	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2017.6.4	Cranium in block	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2018.26.2	M1	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2018.26.1	Canine	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2018.26.3	Juvenile mandible	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2017.6.5	Third metatarsus	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.1	P2-P4	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.2	P1	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.3	DP4	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.4	M1	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.5	Astragalus	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.6	Calcaneum	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.7	Scapula	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.8	Tibia	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.9	Astragalus	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.10	Innominate	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.11	Proximal phalange	*Lophiaspis maurettei*
Palette	MHN.AIX.PV.2019.5.12	Medial phalange	*Lophiaspis maurettei*
Palette	AMU13084	Premaxillar and maxillar. I3-M2	*Lophiaspis maurettei*
Palettte	AMU70397	P2-P4	*Lophiaspis maurettei*
Palette	AMU200196	P1 &P2	*Lophiaspis maurettei*
St Pierre des Champs	SPC-1	m1 ?	*Lophiaspis ? maurettei*
Mutigny	MNHN.F.MU-12299	P4	cf *Lophiaspis maurettei*
Mutigny	MNHN.F.MU-194-L	m2	cf *Lophiaspis maurettei*
Mutigny	MNHN.F.MU-195-L	P4	cf *Lophiaspis maurettei*
Mutigny	UCMP 63667	M2	cf *Lophiaspis maurettei*
Mutigny	UCMP 66353	p4	cf *Lophiaspis maurettei*
Mutigny	UCMP 68037	m3	cf *Lophiaspis maurettei*
Les Saleres	IPS-5778	M3	*Lophiodon* sp
Les Saleres	IPS-5735	M3	*Lophiodon* sp
Silveirinha	SV3-337	DP4	*Lophiaspis maurettei*

TABLE 2. Taxa included in the phylogenetic analysis.

Taxa informations				Source of coding	
Taxa	Clade	Geographic distribution	Age	Direct observations	Additional references
Phenacodus intermedius	Condylarth	Europe-North America	57-48Ma		Gingerich 1989, Thewissen 1990
Cambaytherium spp	Cambaythere	India	Early Ypresian	UM	Rose et al., 2014
Hallensia matthesi	Condylarth	Europe	MP11	GM	Franzen & Haubold 1986, Franzen 1990
Radinskya yupingae	Condylarth	Asia	Late Paleocene		McKenna et al 1989, Holbrook 2014
Lophiaspis maurettei	Lophiodontidae	Europe	MP7	FSL, MNHN, UM	Repelin 1930
Lophiaspis occitanicus	Lophiodontidae	Europe	MP10-MP15?	FSL, UM	
Lophiaspis baicheri	Lophiodontidae	Europe	MP8+9-MP10	FSL, ICP	Checa Soler 1997
Eolophiodon laboriense	Lophiodontidae	Europe	MP8+9	UM	
Lophiodon baroensis	Lophiodontidae	Europe	MP10	ICP	Checa Soler 1997
Lophiodon remense (Paris basin)	Lophiodontidae	Europe	MP10	FSL, NMB	Savage *et al.,* 1966, Holbrook 2009
Lophiodon remense (Geiseltal)	Lophiodontidae	Europe	MP11-MP13	GM	
Lophiodon aff *eygalayense*	Lophiodontidae	Europe	MP10	MNHN	Godinot et al., 2018
Lophiodon tapirotherium	Lophiodontidae	Europe	MP11-14	MNHN, NMB	
Lophiodon medium	Lophiodontidae	Europe	MP11	MNHN, NMB	
Lophiodon tapiroides	Lophiodontidae	Europe	MP13-MP14	UM, NMB, MNHN	
Lophiodon cuvieri (Paris basin)	Lophiodontidae	Europe	MP13	MNHN, NMB	
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)	Lophiodontidae	Europe	MP13-MP14	GM	Filhol 1888
Lophiodon rhinocerodes	Lophiodontidae	Europe	MP13-MP14	MNHN, NMB	
Lophiodon lautricense	Lophiodontidae	Europe	MP16	UM	Sudre 1971
Paralophiodon buxowillanum	Lophiodontidae	Europe	MP12-MP13	GM	Fhillol 1888, Cuvier 1822
Paralophiodon leptorhynchum	Lophiodontidae	Europe	MP13-MP15	FSL, UM	Deperet 1907, Holbrook 2009
Eomoropus amarorum	Eomoropidae	North America	Ui1-Ui2		Radinsky 1964, Holbrook 2001
Eomoropus pawnnyunti	Eomoropidae	Asia	Pondaung formation		Rémy *et al.,* 2005

TABLE 2. Taxa included in the phylogenetic analysis. (Suite)

Litolophus gobiensis	Eomoropidae	Asia	Arshanto 1		Radinsky 1964, Bai *et al.,* 2010, Bai et al., 2011
Paleomoropus jepseni	Chalicotheroidea	North America	early Graybullian		Radinsky, 1964
Protomoropus gabuniai	Chalicotheroidea	Asia	Bumbanian		Hooker and Dashzeveg, 2004
Hyrachyus modestus	Ceratomorpha	North America - Asia	Bridgerian - Middle Eocene of china		Woods 1934, Radinsky 1967, Bai *et al.,* 2017
Hyrachyus princeps	Ceratomorpha	North America	Ui1-Ui2		Woods 1934
Hyrachyus minimus	Ceratomorpha	Europe	MP11-MP13	GM	Hellmund 2016
Chasmotherium depereti	Ceratomorpha	Europe	MP16		Remy 2015
Chasmotherium cartieri	Ceratomorpha	Europe	MP13-MP14		Stehlin 1903
Heptodon posticus	Ceratomorpha	North America	Wa6- Wa7		Radinsky 1963, Radinsky 1965, Holbrook 2001
Homogalax protapirinus	Isectolophidae	North America	Wa3-Wa5		Radinsky 1963, Gingerich 1991, Rose 1996, Holbrook *et al.,* 2004
Arenahippus grangeri	Hippomorpha	North America	Wa0-Wa2	AMNH	Gingerich 1991, Woods *et al.,* 2011
Pachynolophus eulaliensis	Hippomorpha	Europe	MP8+9	UM	Danilo *et al.,* 2013
Pliolophus quesnoyensis	Hippomorpha	Europe	MP7	MNHN	Bronnert et al., 2017
Cymbalophus hookeri	Hippomorpha	Europe	MP7	UM	
Propaleotherium isselanum	Hippomorpha	Europe	MP12-MP14	GM	

ordered. Uninformative characters have been removed from the matrix, and characters identically coded in successive loci have been fused. In order to infer the position of lophiodontids within the Perissodactyla, we included 18 lophiodontid taxa and a selection of early Chalicotheriidae and Ceratomorpha taxa previously affiliated with *Lophiodon* (Viret, 1958; Radinsky, 1964; Hooker and Dashzeveg, 2004; Holbrook, 2009) (Tab 2). We coded the populations of *L. remense* from the

locality of Cuis and Monthelon (Paris Basin, France) and that from the Geiseltal (Germany) as distinct taxa, as the systematic of the Geiseltal lophiodontids proposed by (Fischer, 1977) has been recently questioned (Godinot et al., 2018). Pending a formal revision of the Geiseltal lophiodontids, we made a distinction between the populations from the Geiseltal and from the Paris Basin to avoid possible systematic misinterpretations. For the same reason, we coded the *L. cuvieri* material from the Paris Basin locality of Jouy and the *L. cuvieri* material from the Geiseltal as two taxa in our matrix. In addition, we included *Homogalax* and *Heptodon*, two genera previously used in early perissodactyl phylogenies (Hooker and Dashzeveg, 2004; Holbrook, 2009; Bai et al., 2018), as well as five hippomorph taxa (Tab. 2). The outgroup is composed by one cambaythere representative, which is a composite of *Cambaytherium thewissi* and *Cambaytherium gracilis* and three Paleogene ungulate-like taxa (*Phenacodus intermedius*, *Radinskya yupingae* and *Hallensia matthesi*), variably placed either in the polyphyletic assemblage "Condylarthra", close to or within Perissodactyla (Franzen, 1990; Cooper et al., 2014; Rose et al., 2014).

We analyzed the matrix using heuristic search option in Paup 4.0a162 (Swofford, 2003) with 1000 replications and branch swapping with random stepwise addition with the TBR swapping algorithm. Lophiodontids display a high dental polymorphism (Vautrin et al., 2019) and thus we choose to code the polymorphism as "0+1" following the recommendations of Wiens (1998). The consistency and retention indexes, as well as Bremer indexes for each node have been calculated under Paup 4.0a162. The numbers and identity of unambiguous synapomorphies have been tracked on the Mesquite software (Version 3.04; Maddison and Maddison, 2015).

Dental characters make up a very large part of the extended matrix presented above, because early perissodactyls are mostly represented by dental material. Because dental characters are sometimes convergent between perissodactyls families (Holbrook and Lapergola, 2011) and may often perform relatively poorly in phylogenetic analyses within Mammalia (Sansom et al., 2017), we added several cranial and postcranial characters from Holbrook (2009), Rose et al (2014), Bai et

al., (2018) and new characters based on our own observations, to try to improve the reliability of these phylogenetic reconstructions (see Discussion). In addition, given the very large proportion of dental characters in this extended matrix, potential covariations between characters repeated at successive loci were scrutinized (see Billet and Bardin, 2018). In order to test the possible effect of such covariation on our reconstructed phylogenies, an alternative version of the extended matrix was built where characters repeated at successive loci and with a high similarity in their coding were scored in a single character summarizing their variation. This was done for several characters on P3-P4, on uppers molars and on p3-p4 (SuppData 2; this matrix is called "reduced matrix"). When the state was different between successive loci in some taxa the characters was coded as polymorph.

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order PERISSODACTYLA Owen, 1848

Suborder TAPIROMORPHA Haeckel, 1873

Infraorder ANCYLOPODA Cope, 1889

Family LOPHIODONTIDAE Gill, 1872

Genus *LOPHIASPIS* Depéret, 1910

Type Species—*Lophiaspis maurettei* Depéret, 1910

Included Species—*Lophiaspis baicherei* Depéret, 1910, *Lophiaspis occitanicus* (Depéret, 1910)

Emended Genus Diagnosis— Small Lophiodontidae; brachyodont and zygodont upper molars, retaining paraconules but without ectostyles; medium to large-sized canines; brachyodont

and bilophodont lower molars with postectometascristid; presence of a P1; presence of a C-P1, P1-P2 and c-p2 diastema; P2-P4 nonmolariform (without hypocones); postprotocrista on upper premolars connects metacone to protocone; molar metaloph (prehypocrista connecting the ectoloph) and protoloph (fusion of the preparacristule and the preprotocrista) relatively long and with hypocone, protocone, and relatively large paraconule and notched preprotocrista; p1 absent; molar prehypocristid low and directed toward the middle of the protolophid. Differs from *Protomoropus* and *Paleomoropus* by more posteriorly deflected protocone and hypocone on the upper molars; a more lingually tilted metacone and by a thinner lingual cingulum vanishing under the protocone and the hypocone on the M1 and M2. Differs also from *Protomoropus* by a weaker postectometacristid on its lower molars and by a smaller hypoconulid lacking a prehypocristulid on m3. Differs from the other Lophiodontidae by smaller hypoconulid on m3 and slightly enlarged trigonid on lower molars. Differs from *Eolophiodon* by its larger and more individualized paraconule with a deeper notch on the preprotocrista. Differs from *Eolophiodon* and *Lophiodon* by the retention of P1; larger canines, ventrally extended angular region of the mandible; thinner zygomatic arches and shorter jugal process. Differs also from *Lophiodon* and *Paralophiodon* by the presence of a distinct paraconule and a notched preprotocrista on upper molars and deciduous premolars; less quadrangular upper premolars; the absence of endoparacrista and ectostyle on the upper molars and deciduous premolars; the absence of entoconid on dp2 and by the presence of a paraconid on dp3; mandibular symphysis ending at the p2 level; more concave glenoid cavities; retention of a postglenoid foramen and slender post-cranial elements.

LOPHIASPIS MAURETTEI Depéret 1910

(Fig 2-9)

Emended Diagnosis—Differs from *Ls. occitanicus* and *Ls. baicherei* by its smaller size; a larger and more individualized paraconule; deeper notch on the preprotocrista on the upper molars. Differs also from *Ls. occitanicus* by smaller hypoconulid on m3; a slightly enlarged trigonid and a preentocristid on lower molars.

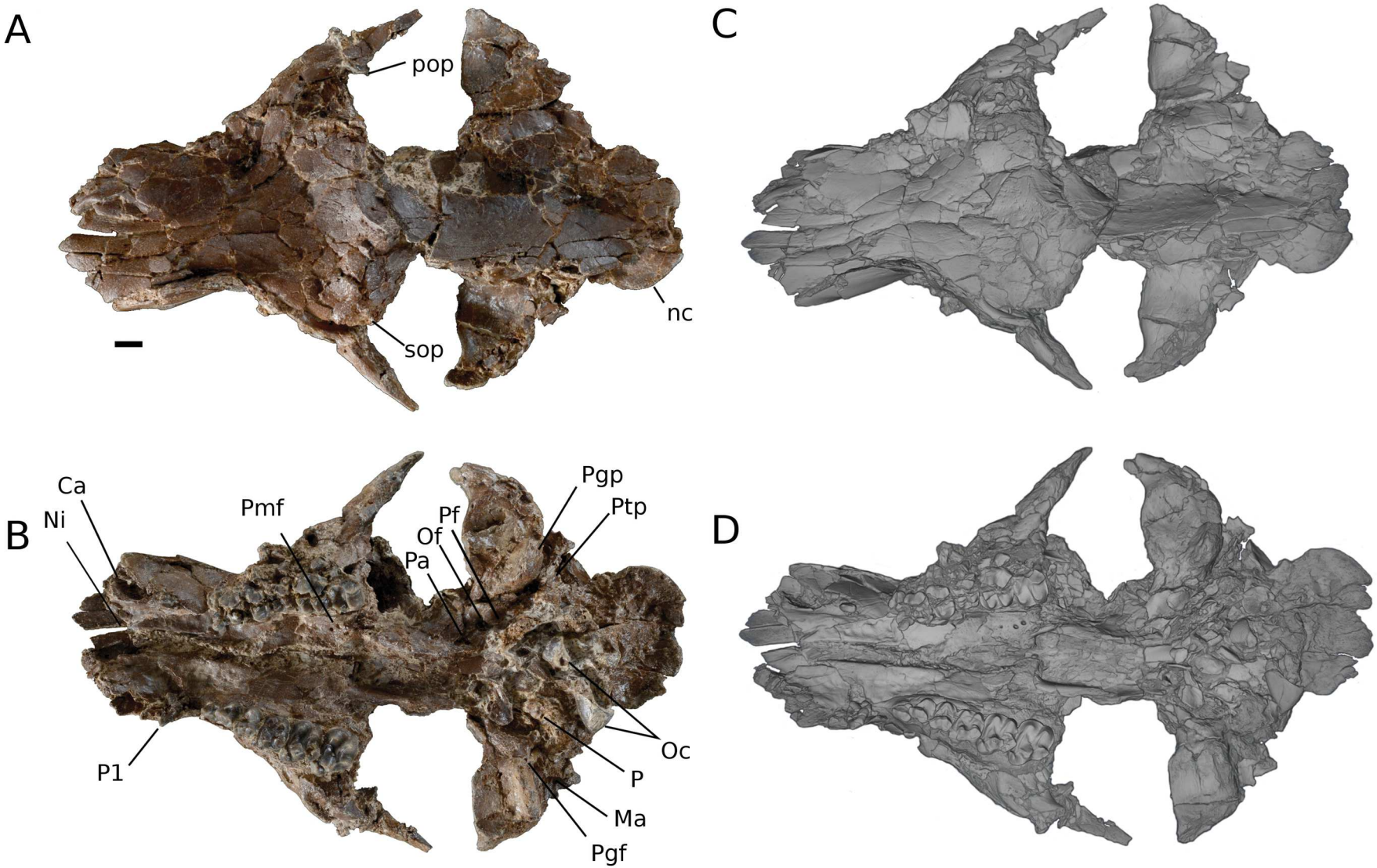
Holotype—FSL 2084, fragmentary palate with right P2-M3 and left P3-M2

Referred Specimens—See table 1.

Occurrences and Distribution—Palette, Early Eocene, younger than MP7 (Cojean et al., 2000, Yans et al., 2014) possible presence in Silveirinha and St-Pierre-des-Champs

Description

Cranium—All specimens have suffered of synsedimentary compression (dorso-ventrally for MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 and MHN.AIX.PV.2017.6.4 and mesio-laterally for AMU13084). The nasal bone is long, narrow rostrally and wide nuchally, and overlays the premaxilla (Fig 2, 3A-B). The nasal incision ends rostral to the canines (Fig 2B, 3B). The nasal exhibits a long and large transverse suture with the frontal (Fig 2A,C, 3A). The maxilla is broad and high. The anterior opening of the infra-orbital canal is preserved above the P4 on MHN.AIX.PV.6.1. The lacrimal is crushed on both skulls and there is no naso-lacrimal connection on MHN.AIX.PV.2017.6.4 (Fig 3B). On the other skull, the lacrimal is not visible due to the crushing of bones. The rostral edge of the orbit is located at the level of M2. The nuchally-oriented post-orbital processes are massive, short, and partly broken. The presence of supraorbital foramen cannot be attested due to the damage of the post-orbital processes. The temporal lines join just nuchally to the orbit (Fig 2A,C). Although the dorsal profile of the skull is largely damaged, the sagittal crest is partly preserved on both specimens. It is sharp and much higher dorsally than the anterior part of the skull (Fig. 3B, D), which probably conferred a dome-shape to the fronto-parietal region. The post-orbital constriction

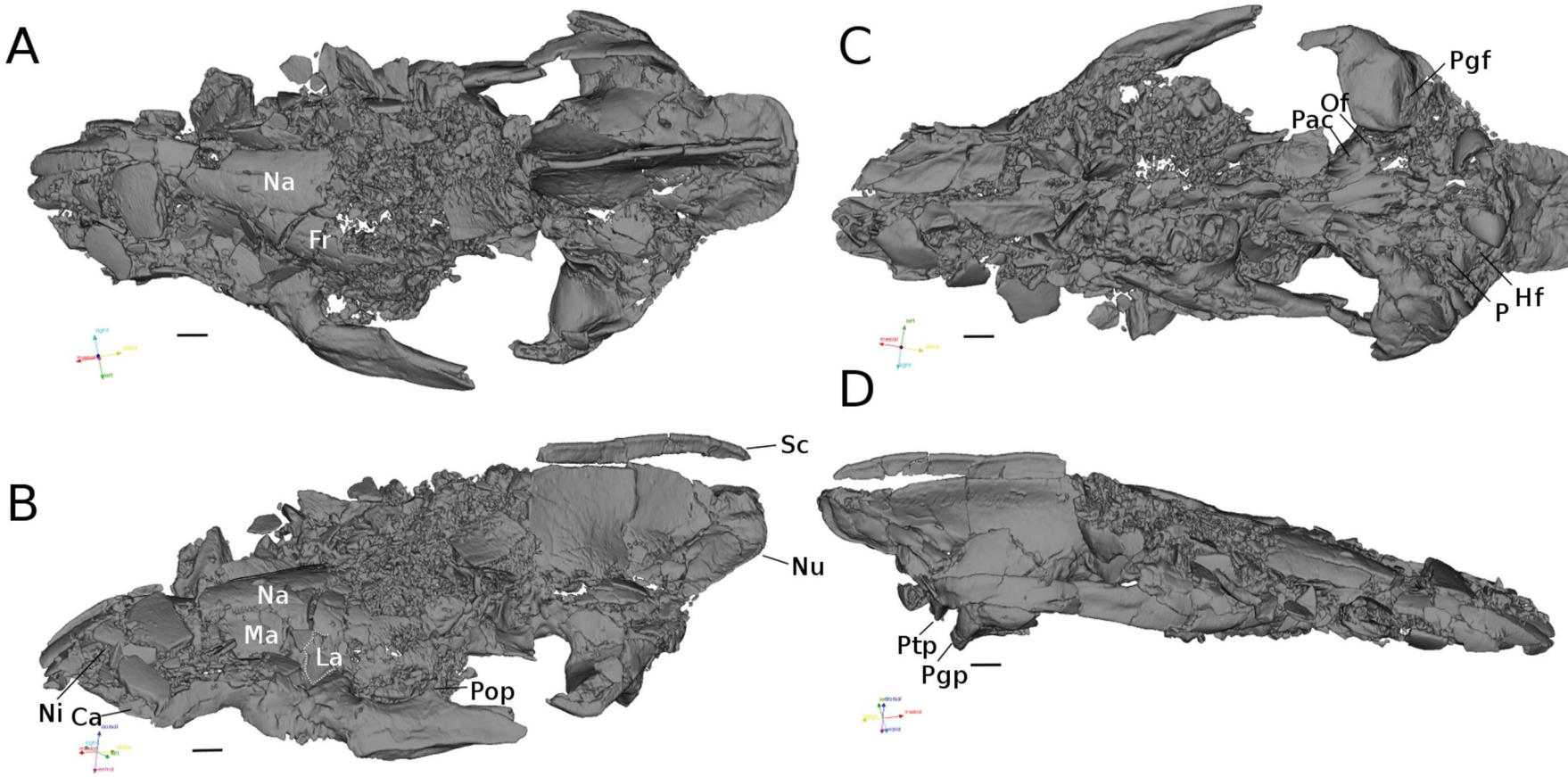

A
pop
nc
sop
C
B
Ca
Ni
Pmf
Pf
Of
Pa
Pgp
Ptp
P1
Oc
P
Ma
Pgf
D

Previous page

FIGURE 2. Cranium of *Lophiaspis maurettei*, MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 **A**, dorsal view; **B**, ventral view; **C**, 3D reconstruction in dorsal view; **D**, 3D reconstruction in ventral view. **Abbreviations: Ca**, canines alveoli; **Ma**, external auditory meatus; **Nc**, nuchal crest; **Ni**, nasal incision; **Oc**, occipital condyles; **Of**, oval foramen; **P1**, first premolar; **P**, petrosal, **Pac**, posterior opening of the alisphenoid canal; **Pf**, Pyriform fenestra; **Pfm**, major palatine foramina; **Pgf**, postglenoid foramen; **Pgp**, postglenoid process; **Pop**, post-orbital process; **Ptp**, post-tympanic process; **Sop**, supraorbital foramen. Scale bar equals 10 mm.

is strong in dorsal view (Fig 2A,C, 3A). The braincase is small and sligthly swollen in dorsal view (Fig 2A,C, 3A). The nuchal crests are wide, strongly inclined nuchally (Fig 3B,D) and form a flat angle, in dorsal view, at the junction with the sagittal crest. The nuchal crests are highly curved and extend rostrally to the lateral portions of the paraoccipital process (Fig 2A,C, 3D). The zygomatic arches are transversally thin and enlarged at the M2 level. The jugal bears a short post-orbital process more nuchally placed than the process of the frontal (Fig 2A,C, 3B). The zygomatic arches are low. The dorsal edge of the nuchal part of the zygomatic arches is lower than the superior edge of the orbit.

The palate is flat, except at the C-P1 diastema level where it shows a slight concavity. The choanae open at the level of the anterior half of M3 (Fig 2B,D; 3B, D) and are not surrounded by a torus. Two major palatine foramina open at the level of the anterior edge of M3 for the major palatine nerve and vessels (Wible and Rougier, 2000), just rostro-lateral to the aperture of the choanae on MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 (Fig 2B,D). The pterygoid laminae are high and blade-like. The interpterygoid is narrow. The vomer and the presphenoid are not visible. The posterior opening of the alisphenoid canal opens directly rostro-lateral to the pterygoid lamina (Fig 2B,D, 3C). The foramen ovale opens just posterior to the alisphenoid canal (Fig 2B,D, 4). The pyriform fenestra opens just caudally to the foramen ovale. The two foramina are not confluent and are separated by a ridge, the tympanic process of the alisphenoid (Fig 2B, 4).


A
Na
Fr
B
Sc
Nu
Na
Ma
La
Pop
Ni
Ca
C
Pgf
Of
Pac
P
Hf
D
Ptp
Pgp

Previous page

FIGURE 3. 3D models of MHN.AIX.PV.2017.6.4. **A**, in dorsal view; **B**, in three quarter view; **C**, in ventral view; **D**, in lateral view; **Abbreviations: Ca**, canine alveoli; **Fr**, frontal bone; **Hf**, hypoglossal foramen; **La**, lacrimal bone; **Ma**; maxillar bone; **Na**, nasal bone; **Ni**, Nasal incision; **Nu**, nuchal crest; **Of**, oval foramen; **P**, petrosal; **Pac**, posterior opening of the alisphenoid canal; **Pgf**, postglenoid foramen; **Pgp**, postglenoid process; **Pop**, post-orbital process; **Ptp**, post-tympanic process. Scale bar equals 10 mm.

The glenoid cavity has an oval shape and is slightly concave (Fig 2B,D, 3C). The postglenoid processes are wide, long transversally and the anterior facets are slightly oriented rostro-laterally in MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 (Fig 2B,D). A small postglenoid foramen is present just posteromedial to the postglenoid-process (Fig 2B,D, 4). The post-glenoid and the post-tympanic process of the squamosal are separated and the external auditory meatus is open ventrally (Fig 2B). The post-tympanic process is slightly shorter than the postglenoid process (Fig 3D). This character is present in eomoropids and is interpreted as a witness of the presence of an auditory bulla (Holbrook, 2001). However, the basicranium is crushed in all specimens from Palette and no fragment of auditory bulla is visible (Fig 2B, 3C, 4). The absence of fragments could indicate either an absence of bulla or a loose attachment of the ectotympanic bones with the skull as in tapiromorphs (Radinsky, 1965; Holbrook, 2001). The post-tympanic process forms the posterior margin of the external auditory meatus. The paroccipital processes are broken in all specimens. The right petrosal is preserved in MHN.AIX.PV.2017.6.1.1. The fenestra vestibuli (oval window) of the petrosal opens laterally and the external aperture of the cochlear fossula (leading internally to the fenestra cochleae) opens ventrally and distally (Fig 4). There is no nutrient foramen on the lateral side of the petrosal. Posterior to the secondary facial foramen, the facial sulcus is very thin but deep (Fig 4). Posteriorly, the fossa for the stapedius muscle is well-marked and elongated. The occipital

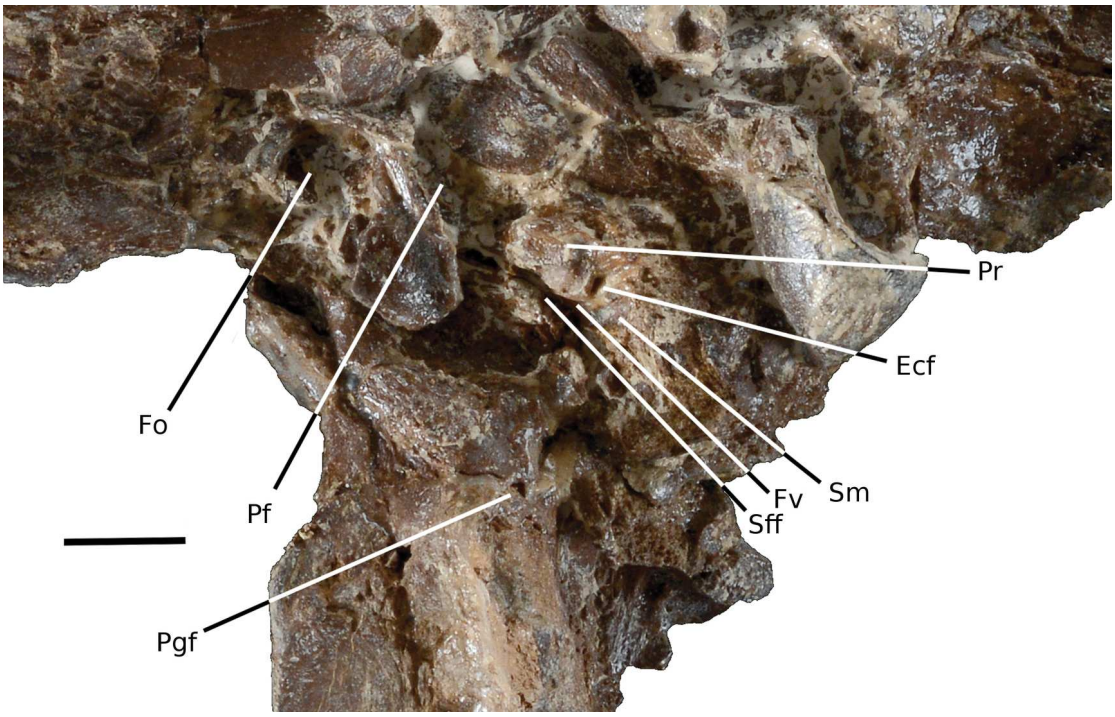


FIGURE 4. Close up of the basicranium of *Lophiaspis maurettei*, MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 **Abbreviations: Ecf**, external aperture of the cochlear fossula; **Fo**, foramen ovale; **Fv**, fenestra vestibuli; **Pf**, pyriform fenestra; **Pgf**, postglenoid foramen; **Pr**, promontorium;**Sff**, secondary facial foramen; **Smf**, stapedius muscle fossa. Scale equals 10 mm.

condyles are low and are transversally elongated. The hypoglossal foramen opens behind the base of the paroccipital process, laterally to the occipital condyles (Fig 3C).

Due to the lack of material of comparison, the complete description of the internal and external anatomy of the petrosal as well as other internal preserved cranial structures of *Ls. maurettei* will be included in another study, with the inclusion of new material from other early diverging perissodactyls and lophiodontids.

Mandible—The rostral part of the mandible (MHN.AIX.PV.2017.6.1.2) is long and thin with a great transversal constriction at the c-p2 diastema. The symphysis is strong, totally fused, and ends at the level of p2. The mandibular body increases in height under the diastema but is constant under the cheek teeth (Fig 5A,C, Tab 3). Three mental foramina are visible on the adult specimen (Fig 5A,C). The most anterior foramen is located below the canine-p2 diastema. The second

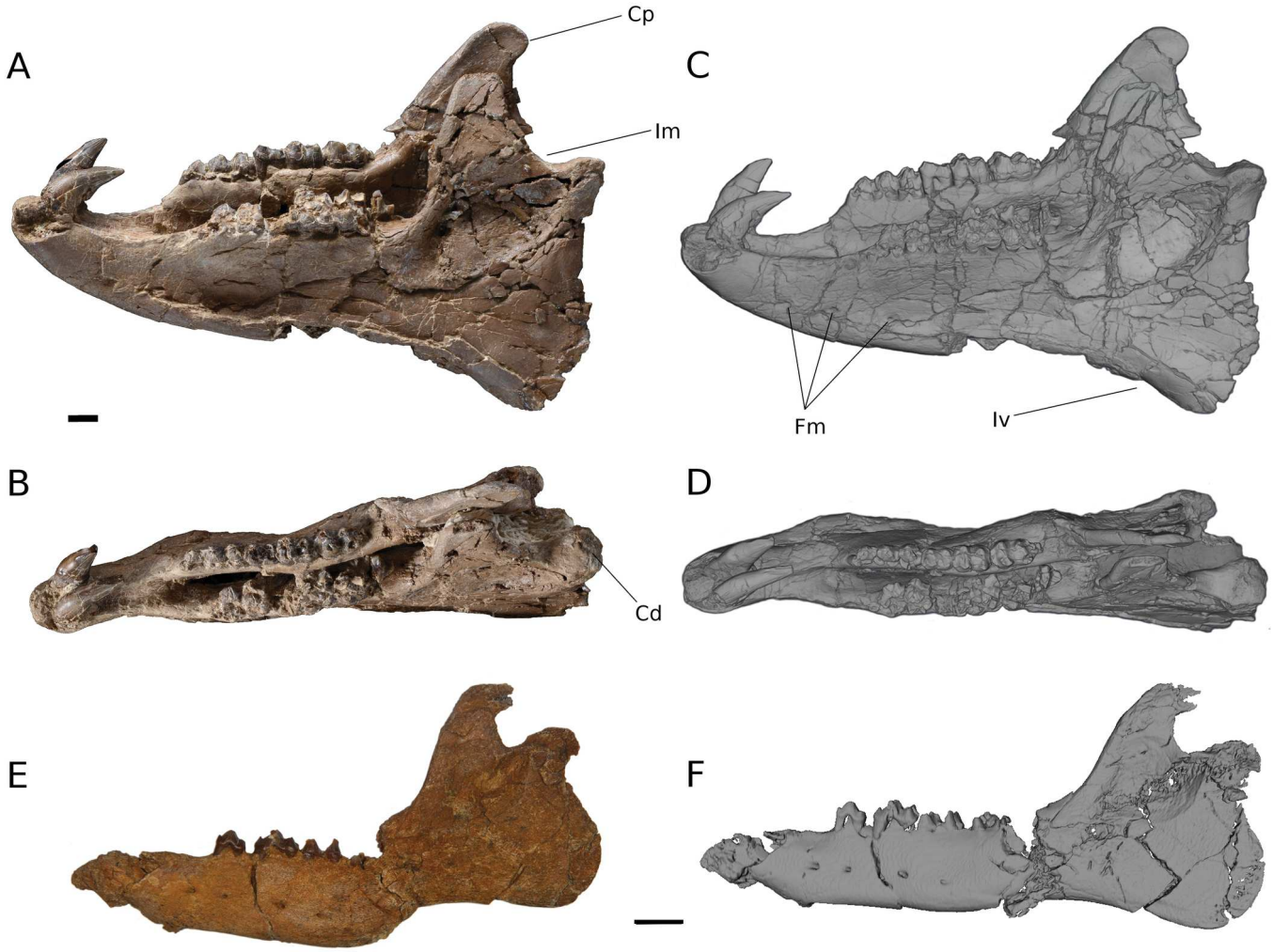


FIGURE 5. Mandibles of *Lophiaspis maurettei* from Palette. **A**, MHN.AIX.PV.2017.6.1.2 in lateral view; **B**, MHN.AIX.PV.2017.6.1 in occlusal view; C, 3D reconstruction of MHN.AIX.PV.2017.6.1 in lateral view; D, 3D reconstruction of MHN.AIX.PV.2017.6.1 in occlusal view; E, MHN.AIX.PV.2018.26.3 (Reversed) in lateral view; B 3D reconstruction of MHN.AIX.PV.2018.26.3 (Reversed) with the mandibular angle re-positioned. **Abbreviations: Cd**, condylar process; **Cp**, coronoïd process; **Fm**, mental foramina; **Im**, incisura mandibulae; **Iv**, incisura vascularis. Scale bar equals 10 mm.

foramen is present below the p2. The most posterior foramen is located below the p3. The incisura vascularis is relatively long but not deep. The mandibular angle is broad and is greatly extended ventrally and slightly nuchally (Fig 5A,C). The coronoid crest forms a nearly right angle and does not overlap the molars. The tip of the coronoid process forms a small hook distally (Fig 5A,C). The incisura mandibulae (mandibular notch) is short but deep (Fig 5A,C). The condylar process is

TABLE 3. Mandible measurements (in mm) of *Ls. Maurettei*. **Abbreviations: M**, male; **Hp2**, height under p2 or dp2; **Hm**, height under molar; **DL**, diastema length; **TRL**, teeth row length; **L**, length of the mandible; **RS**,retromolar space; **DMA**, distal height of the mandibular angle; **WMA**, width of the mandibular angle; **PML**, Posterior length of the mandibular angle.

Spécimens	Age	Sex	Hp2	Hm	DL	TRL	L	RS	DMA	WMA	PML
MHN.AIX. PV.2017.6.1	Adult	M	40.3	45	33.8	70.1	199	11	90.6	79.8	66.3
MHN.AIX. PV.2018.26.3	Juvenile	?	17	17.9	16.1	-	115.9	-	40.4	43.6	43.1

bulbous and long rostro-nuchally (Fig 5B,D). The posterior edge of the ascending process is relatively flat with a small concavity under the condylar process (Fig 5A,C).

Juvenile Specimen—The juvenile specimen (MHN.AIX .PV.2018.26.3) displays a non-erupted m1 and lacks germs for the last molars or the premolars. It exhibits unworn deciduous premolars (dp2-4).

This juvenile mandible is more gracile than the above-described adult mandible. The canines are missing but the diastema between the canine alveoli and the dp2 is long (Fig 5E-F, Tab 3). The symphysis ends rostrally to the dp2. The mandible is proportionally less high under the tooth row (Fig 5E-F, Tab 3) than in the adult. Four mental foramina are present, under the c-p2 diastema, the dp2, the dp3 and under the dp4 (Fig 5E-F). The mandibular angle is less ventrally enlarged than in the adult but is slightly more extended nuchally. The incisura vascularis is not marked, and nearly not visible. The ascending branch is more posteriorly inclined than in the adult specimen. The incisura mandibulae is shorter and deeper in the juvenile than in the adults (Fig 5E-F).

Upper teeth—The upper incisors are represented by the I3 in AMU13084. The I3 has a semicircular crown and is constricted transversally, with a slightly concave lingual side (Fig 6H). The I3 and the canine are separated by a diastema on AMU13084 (Fig 6H). The canines lack

cingulum at their cervix (Fig 6D-E). The canine of AMU13084 has a medium size (Fig 6D, Tab 4), it is slightly curved and lacks crests. The root is mesiodistally extended but is constricted transversally. The canine of MHN.AIX.PV.2018.26.1 is broader with a wider root (Tab 4, Fig 6E). The canines of MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 and MHN.AIX.PV.2017.6.4 are absent but their alveoli are broad and similar in size with MHN.AIX.PV.2018.26.1.

The P1 is separated from the canine by a long diastema (Fig 2B,D). The P1 is unicuspidate and is constricted labiolingually (Fig 2B,D). It has two roots sagittally aligned. The cingulum, nearly absent, is only distally present. The P1 and P2 are separated by a diastema (Fig 2B,D).

The P2 is triangular in occlusal view with a distally placed protocone. The parastyle is absent (MHN.AIX.PV.2019.5.1) or small. On AMU13084, MHN.AIX.PV.2019.5.1 and AMU70397 (SuppData 3, Fig. 1S), the P2 has a unique labial cusp. The paracone is high and broad, the short preparacrista joins the parastyle. A small metacone is present on AMU200196 and on MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 (Fig 6A-B). The two labial cusps are nearly fused and are only separated by a shallow labial groove. There is no endoparacrista. The protocone is broad but low and is strongly distally placed (Fig 6A-B). A small preprotocrista is present on MHN.AIX.PV.2019.5.1. This tooth presents a broad basin distolabially to the protocone (Fig 6A-B). The cingulum is very thin lingually and slightly thicker labially under the parastyle and the metacone.

The P3 is triangular in occlusal view. The parastyle is higher and more distinct than in P2. The paracone is high and broad. There is no endoparacrista. The metacone is twinned with the paracone. The two cusps differ only by a shallow labial groove and a slight lingual depression. The metacone is slightly more lingual than the paracone on the holotype UBCL-FSL 2084, MHN.AIX.PV.2017.6.1.1, and MHN.AIX.PV.2019.5.1 (Fig 6A-C) but is sagittally aligned on AMU70397 and AMU13084. Labially, the metacone is relatively flat in the holotype and is more convex on the other specimens. A small endometacrista is present lingual to the metacone. The

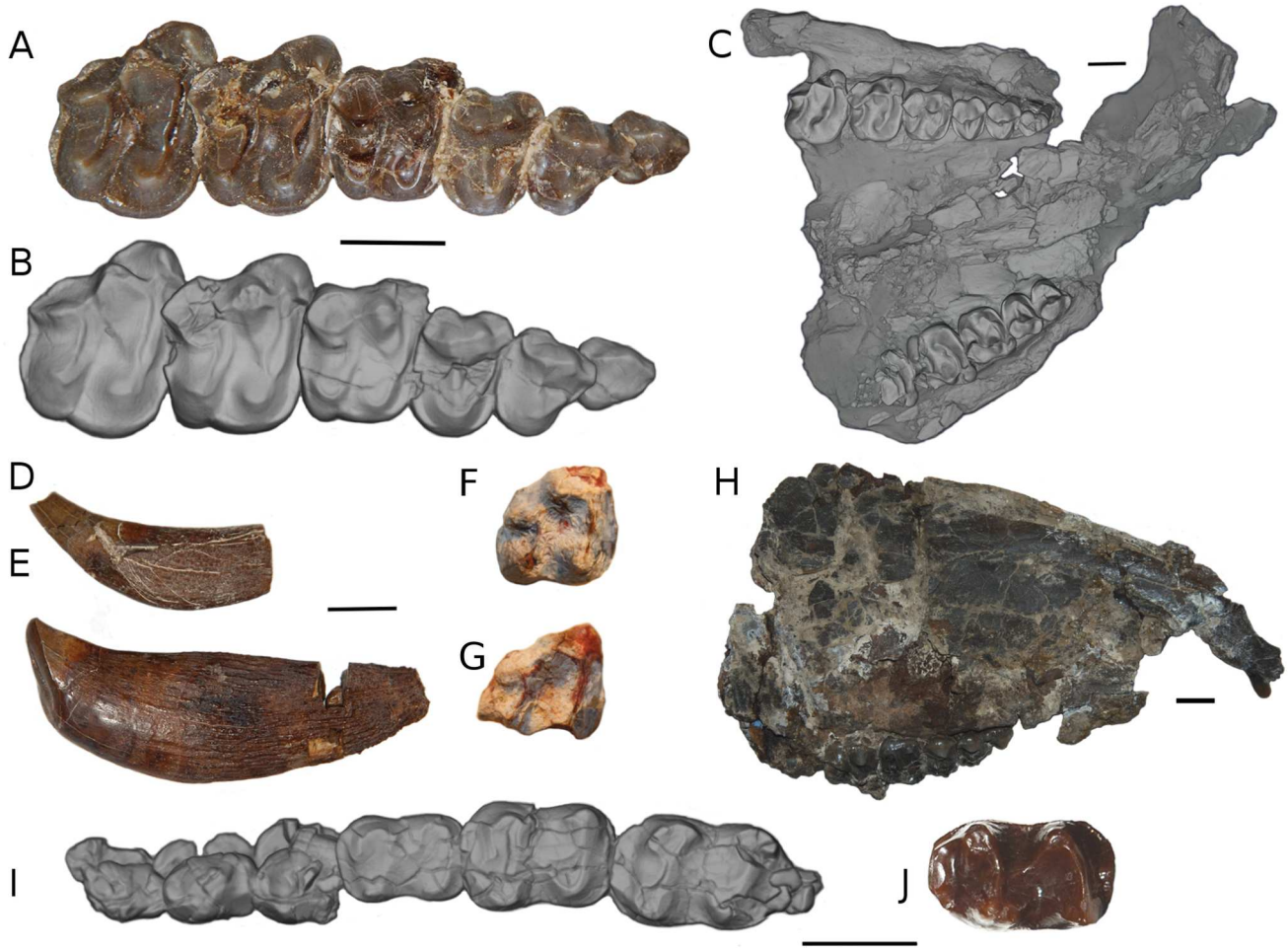


FIGURE 6. Teeth of *Lophiaspis maurettei* from Palette and other localities. **A**, left teeth row from MHN.AIX.PV.2017.6.1.1 (P2-M3); **B**, 3D reconstruction of MHN.AIX.PV.2017.6.1.1; **C**, 3D reconstruction of FSL2084 (holotype); **D**, canine of AMU13084; **E**, canine of MHN.AIX.PV.2018.26.1; **F**, right M3 from Les Salères, IPS-5778; **G**, left M3 from Les Salères, IPS-5735; **H**, cranium of AMU13084 in lateral view; **I**, 3D model of right teeth row from MHN.AIX.PV.2017.6.1.2 (P2-M3); **J**, left m2 from Mutigny, cast of MNHN Louis 194Mu. Scale bar equals 10 mm.

postmetacrista reaches the distal edge of the teeth. The preprotocrista is short, oriented mesiolabially and does not join the ectoloph. All the specimens, except MHN.AIX.PV.2019.5.1 and the right P3 of FSL2084, display a blunt postprotocrista oriented toward the endometacrista. In AMU13084 a small endoprotocrista is oriented distally. The crista is short and does not join the

edge of the tooth. The cingulum is thin mesio-distally and is very thick lingual to the metacone and the parastyle.

The P4 is wider labiolingually than the P3 (Tab 4). The parastyle is higher and more labial. The paracone and the metacone are more distinct from each other than on the P3. The paracone is strongly convex labially and does not present an endoparacrista lingually. The metacone is smaller than the paracone and is more lingual. The metacone is labially flat on all specimens, except in MHN.AIX.PV.2019.5.1. The protocone is broader and higher than on P3. The preprotocrista is longer and joins the ectoloph at the junction of the postparacristule and the preprotocrista. The postprotocrista is present and joins the endometacrista. The postprotocrista is blunt in MHN.AIX.PV.2019.5.1 and salient in other specimens. Contrary to P3, there is no endoprotocrista. The cingulum is thin mesially and distally. On AMU13084, a thin cingulum is visible lingual to the protocone. The cingulum is thick labial to the metacone and the parastyle.

The upper molars are quadrangular. All molars present a prominent parastyle. The parastyle on M1 is slightly more labial than the paracone and the two cusps are separated by a deep groove. The parastyle of M1 bears mesially a preparacristyle oriented lingually which contacts the distal end of the P4 postmetacrista. Distally, a short postparacristyle joins the preparacrista. The paracone is high and broad with a convex labial side. The lingual side of the paracone is convex but does not present an endoparacrista. The metacone is slightly smaller than the paracone and is more lingually placed. The metacone is labially flat with a small middle convexity. The metacone and the paracone are linked by a straight centrocrista. The molars do not present an ectostyle. The protocone and hypocone are equal in size with the protocone being slightly more lingual. The molars present a broad and distinct paraconule (Fig 6A-C). A small notch is visible lingually to the paraconule on the preprotocrista. The hypocone is extended labially by a prehypocrista that joins the ectoloph just mesial to the metacone. There is no distinct metaconule. The metaloph and the protoloph are slightly oblique and parallel to each other. The cingulum is thin mesially and distally and is thick

labial to the paracone and the metacone. The lingual cingulum is thin and interrupted lingual to the protocone and the hypocone on all molars, except on the M3 of MHN.AIX.PV.2017.6.1.1. The M2 is larger and slightly broader than M1 but has an overall similar morphology. The parastyle is more labial and the groove separating the parastyle and the paracone is broader than on M1. On AMU13084, an endoparacrista is still visible despite the damages on the specimen. On other specimens, the paracone is lingually convex but does not present any endoparacrista. The metacone on M2 is flatter than on M1 and does not show any convexity. The parastyle of M3 is broader and projected more labially than on other molars giving a trapezoidal outline to the tooth (Fig 6A-C). The metacone is less lingually oriented and is slightly more labial than on M2.

Lower teeth—The lower incisors figured in Repelin (1930) have a semi-circular crown and are mesio-lingually constricted. The labial border of the incisors is slightly convex and the lingual part is concave, giving a shovel form to the teeth. The i1 and i2 have similar size. The i3 is missing but there is no diastema between the canine and the alveolus of the i3 in the specimen figured by Repelin (1930). The canines are constricted transversally and are slightly curved. There is no mesial or distal crest and the cingulum does not form a "bud" at the cervix. The lower canines present long wear surfaces due to the contact with the upper canine and the I3. The canines of MHN.AIX.PV.2017.6.1.2 are strong, high and slightly curved (Fig 5A). The canine of the mandible figured by Repelin (1930) is smaller and straighter. The canine is separated from the cheek teeth by a long diastema (Fig 5A).

There is no p1. The p2 is oval in occlusal view (Fig 6I). The metaconid and the entoconid are absent. The anterior part of the tooth is crushed and the presence of a paraconid cannot be attested. The hypoconid is central and the prehypocristid reaches the basis of the protoconid. The hypoconid bears a short lingual posthypocristid. The p3 is wider labiolingually (Tab 4) and is more quadrangular than p2. A small paraconid is present mesially (Fig 6I). The protoconid is twinned with the metaconid. The two cusps are equal in size and the metaconid is more distally placed. The

TABLE 4. Upper teeth measurements (in mm) of *Ls. maurettei*. **Abbreviations: N**, number of specimen; **SD**, standard deviation.

		N	Min-Max	Mean	SD
	Length	2	5.1-7.6	6.4	1.8
Upper C	Width	2	3.4-4.6	4	0.8
	Height	1	7.2	7.2	-
P1	Width	4	5.8-7.7	6.7	0.8
	Height	4	2.2-4.2	3.4	0.9
P2	Width	6	7.2-8.2	7.7	0.4
	Height	6	4.9-5.7	5.3	0.3
P3	Width	7	8.8-9.9	9.3	0.4
	Height	5	9.8-10.9	10.3	0.4
P4	Width	6	9.2-10.1	9.5	0.4
	Height	6	11.5-13.3	12.4	0.6
M1	Width	6	12.8-14.4	13.4	0.6
	Height	4	13.9-15.5	14.3	0.7
M2	Width	3	15-15.6	15.3	0.5
	Height	3	16.7-17.7	17.2	0.5
M3	Width	2	15.9-17.0	16.5	0.8
	Height	2	19.7-20.4	14.1	0.3
DP4	Width	1	11.2	11.2	-
	Height	1	10.6	10.6	-
	Length	2	13.4-15.5	14.5	1.5
Lower c	Width	2	7.7-9.2	8.5	1.1
	Height	2	24.3-29.5	26.9	3.7
	Length	1	7.4	7.4	-
p2	Trigonid width	1	4.3	4.3	-
	Talonid width	-	-	-	-
	Length	2	8.0-8.2	8.1	0.1
p3	Trigonid width	1	6.1	6.1	-
	Talonid width	1	6	6	-
	Length	1	8.9	8.9	-
p4	Trigonid width	1	6.9	6.9	-
	Talonid width	-	-	-	-

Table 4. (Continued)

	Length	1	12	12	-
m1	Trigonid width	1	7.8	7.8	-
	Talonid width	1	7.9	7.9	-
	length	1	14.4	14.4	-
m2	Trigonid width	1	9.7	9.7	-
	Talonid width	1	9.3	9.3	-
	Length	1	18.2	18.2	-
m3	Trigonid width	1	10	10	-
	Talonid width	1	9.7	9.7	-
	Hypoconulid width	1	4.6	4.6	-
	Length	1	9.3	9.3	-
Dp2	Trigonid width	1	4.5	4.5	-
	Talonid width	1	4.6	4.6	-
	Length	1	4.9	4.9	-
Dp3	Trigonid width	-	-	-	-
	Talonid width	-	-	-	-
	Length	1	5.3	5.3	-
Dp4	Trigonid width	-	-	-	-
	Talonid width	-	-	-	-

trigonid and the talonid have the same width (Tab 4). The hypoconid is central and the prehypocristid joins the protolophid between the protoconid and the metaconid. The entoconid is absent. The p4 is quadrangular with a wider trigonid than p3 (Tab 4). The paraconid is absent. The metaconid is more distant from the protoconid but the two cusps are still partially fused at their basis. As on p3, the metaconid is distal to the protoconid. The hypoconid is more labial than on p3. The posthypocristid is salient and lingually oriented.

The lower molars are quadrangular and bilophodont. The protolophid is formed by the postprotocristid and the postmetacristid, and the hypolophid is formed by the posthypocristid and the postentocristid. The m1 is very worn on all specimens and most of the cristids are not visible.

The protolophid and the hypolophid are slightly oblique and parallel to each other. The prehypocristid joins the protolophid at its basis and midlength (Fig 6I). The cingulum is thick mesialy and distally, and thin on the labial side of the teeth. Lingually, the cingulum is not visible. On the m2, the preprotocristid reaches the mesial side of the teeth. The entoconid is slightly more distal than the hypoconid. The entoconid displays a short preentocristid (Fig 6I). On m3, a short postectometacristid is visible distal to the metaconid (Fig 6I). The entoconid is damaged and the presence of a preentocristid cannot be observed. The talonid is narrower than the trigonid (Tab 4). The lingual and the labial walls of this tooth are not parallel but slightly convergent distally. The hypoconulid is low and has the same size as the hypoconid. The hypoconulid does not present a prehypocristulid.

Lacteal Dentition—The DP4 is fully molarized and is morphologically similar to the M1. The protocone and the hypocone are equally developed (Fig 7A), the protoloph and the metaloph are more oblique than on upper molars (Fig 7A), the paraconule is broad and the preprotocrista is notched. The lingual side of the paracone is convex and there is no endoparacrista (Fig 7A). There is no ectostyle between the paracone and the metacone and the metaconule is absent.

The dp2 is simple (Fig 7E-F) with a broad mesial distinct paraconid, a high protoconid and a low hypoconid. The postprotocristid is blunt and oriented toward the disto-lingual corner of the tooth (Fig 7E-F). A short prehypocristid connects the hypoconid to the protoconid. The metaconid and the entoconid are absent.

The dp3 has a triangular outline in occlusal view (Fig. 7E-F). The paraconid is broad, while the metaconid is small and twinned with the protoconid. The hypoconid is broader and higher than in dp2. The posthypocristid is salient and joins a high and well-defined entoconid. The entoconid presents a short preentocristid (Fig 7E-F).

The dp4 is broader than the dp3 and more molariform. Its morphology is nearly identical to the m1 (Fig 7E-F). The paraconid is absent and the preprotocristid is curved and connected to the

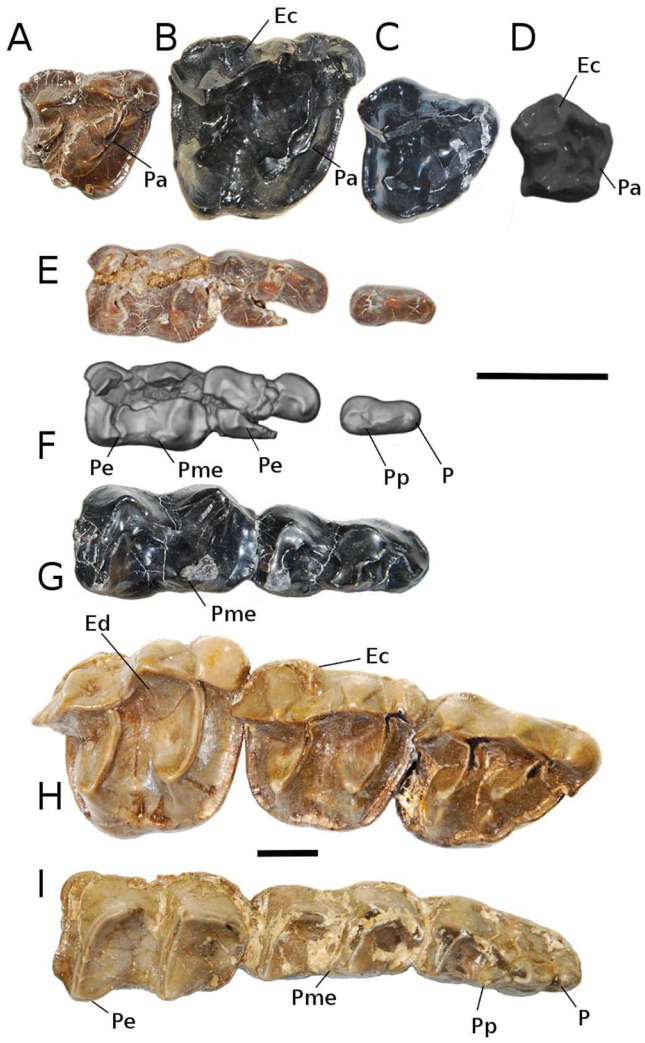


FIGURE 7 Deciduous teeth of lophiodontids. **A**, right DP4 of *Lophiaspis maurettei* from Palette (MHN.AIX.PV.2019.5.3); **B**, right DP4 of *Eolophiodon laboriense*, APSO.2007.SP2-126; right DP3 of *E. laboriense,* APSO.2007.SP2-140; **D**, right DP4 of *Ls. maurettei* from Silveirinha, SV3-337; **E**, right dp2-dp4 of *Lophiaspis. Maurettei*, MHN.AIX.PV.2018.26.3; **F**, 3D model of MHN.AIX.PV.2010.26.3; **G**, left dp3-dp4 of *Eolophiodon. Laboriense,* APSO.2007.Sp2-102; **H**, right DP2-DP4 of *Lophiodon lautricense,* UM RBS 1457; **I**, left dp2-dp4 of *Lophiodon lautricense,* UM RBS 7378. **Abbreviations: Ec**, ectostyle; **Ed**, endoparacrista; **P**, paraconid, **Pa**, paraconule; **Pe**, preentocristid; **Pme**, postectometacristid; **Pp**, postprotocristid. Scale bar equals 10 mm.

mesial basis of the metaconid. The metaconid is high, well defined and distinct from the protoconid. A strong postectometacristid forms a metastylid (Fig 7E-F). A short preentocristid is present mesial to the entoconid.

Postcranials—The postcranial elements have not been found in association with the dental material of *Ls. maurettei*. The specimens have been attributed to *Lophiaspis maurettei* after comparison with *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Depéret, 1907; Holbrook, 2009) and other postcranial elements of early perissodactyls (Osborn, 1913; Colbert, 1934; Radinsky, 1965; Wood et al., 2011; Bai et al., 2017).

The scapula is dorso-ventrally crushed and the dorsal part is broken (Fig 8A). The glenoid cavity is oval in shape and is slightly constricted dorsoventrally. The cavity is slightly concave but is not deep. A coracoid process is present on the dorsal edge of the glenoid cavity. The process is rectangular and robust and is slightly curved medially, forming a hook. The corascapular notch is shallow. The infraspinous fossa is smaller than the supraspinous fossa. The scapular spine is straight, high and salient. The tip of the spine is deformed and fold toward the supraspinous fossa. The acromion is broken but its basis is still visible.

The innominate is heavily damaged (Fig 8B). The acetabulum has an oval shape in lateral view and is 23.7 mm wide and 13 mm deep. The edges of the acetabulum are high and broad, with a flat dorsal margin. The ilio-pectineal line tuberosity is prominent, rough and narrow and is bordered cranially by a shallow notch. Ventrally to the tuberosity, the specimen presents an oval shaped depression corresponding to the attachment of the rectus femoris.

The tibia is strongly compressed transversally and the proximal epiphysis is absent (Fig 8C). The tibia is long and slender. The tibial crest is deformed and folded against the diaphysis. The distal extremity of the crest forms an oval rugosity for the insertion of the cranial tibial muscle. Distally, the lateral process is long and broad and is slightly curved medially.

The articular surface with the astragalus is dissymetric. The medial surface is broad, oval in shape and is concave. The lateral facet is narrower, deeper and is extend craniocaudally. The two facet are separated by a blunt ridge. The medial maelleolus is high and broad.

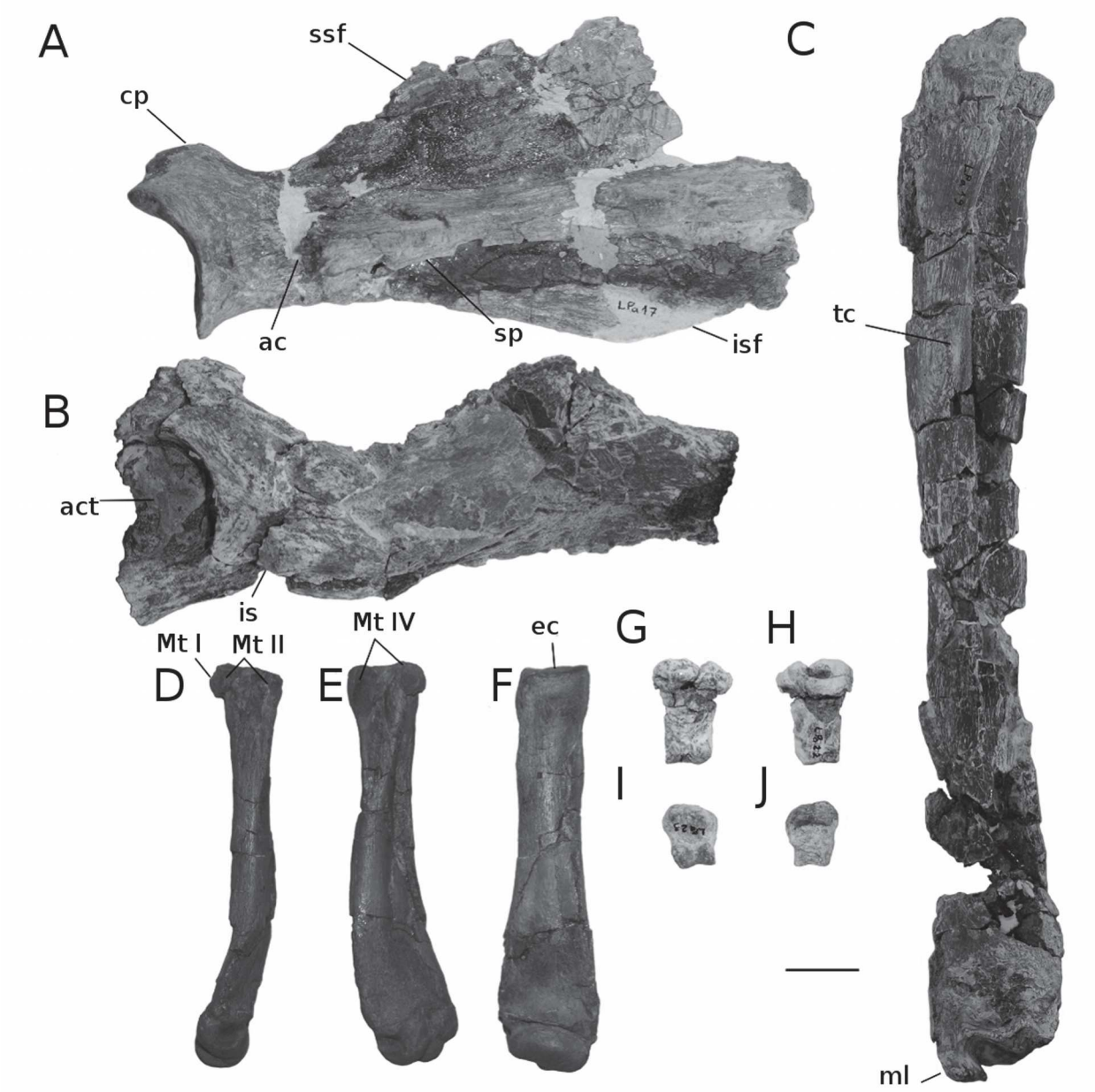


FIGURE 8. Post-cranial elements of *Lophiaspis maurettei* from Palette. **A**, Scapula in lateral view, MHN.AIX.PV.2019.5.7; **B**, fragmentary innominate in lateral view, MHN.AIX.PV.2019.5.10; **C**, tibia in cranial view, MHN.AIX.PV.2019.5.8; **D**, third metatarsus in medial view, MHN AIX.PV.2017.6.5; **E**, third metatarsus in lateral view, MHN.AIX.PV.2017.6.5; **F**, third metatarsus in cranial view, MHN AIX.PV.2017.6.5; **G**, proximal phalanx in caudal view, MHN.AIX.PV.2019.5.11; **H**, proximal phalanx in cranial view, MHN.AIX.PV.2019.5.11; **I**, medial phalanx in caudal view, MHN.AIX.PV.2019.5.12; **J**, medial phalanx in cranial view; MHN.AIX.PV.2019.5.12. **Abbreviations: ac**, acromion; **act**, acetabulum; **cp**, coracoid process; **ec**, ectocuneiform facet; **isf**, infraspinous fossa; **il**, ilio-pectineal line; **ml**, malleolus; **Mt I**, articular facet for the metatarsus I; **Mt II**, articular facet for the metatarsus II; **Mt IV**, articular facet for the metatarsus IV; **ssf**, supraspinous fossa; **tc**; tibial crest. Scale bar equals10 mm.

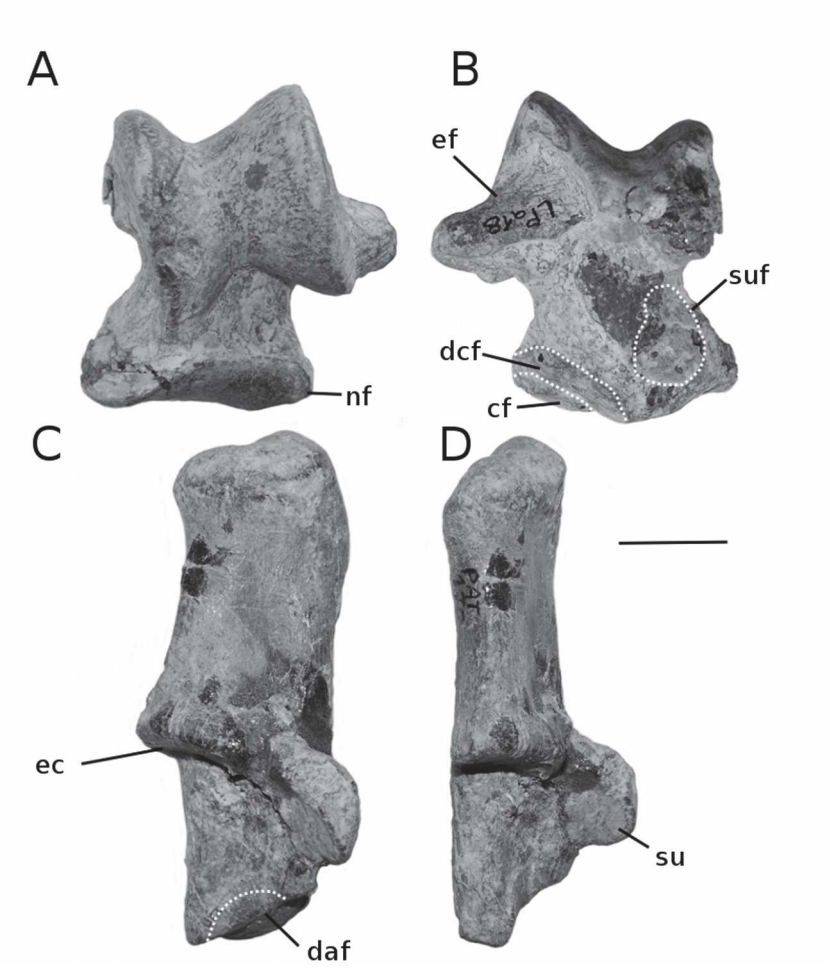


FIGURE 9. Astragalus and calcaneum of *Lophiaspis maurettei* from Palette, MHN.AIX.PV.2019.5.9 and MHN.AIX.PV5.6. **A**, Astragalus in cranial view; **B**, Astragalus in caudal view; **C**, Calcaneum in lateral view; **D**, Calcaneum in cranial view. **Abbreviations: af**, astragaler facet; **cf**, cuboid facet; **dcf**, distal calcaneal facet; **ef**, ectal facet; **nf**, navicular facet; **su**, sustentaculum; **suf**, sustentaculum facet. Scale bar equals 10 mm.

The astragalus is relatively high and slender with a non-oblique throchlea (Fig 9A). The medial ridge of the trochlea is narrow and steep. The lateral ridge is wider and extends more proximally. The medial side of the neck of the astragalus is concave. The lateral portion bears a strong tubercle (Fig 9A-B). The sustentacular facet is flat, rectangular and distally extended (Fig 9B). The sustentacular and navicular facets are separated by a narrow sulcus. Another sulcus, deeper and broader, separates the sustentacular and ectal facets (Fig 9B). On

MHN.AIX.PV.2019.5.9, the distal calcaneal facet is triangular and does not join the sustentacular facet (Fig 9B). On MHN.AIX.PV.2019.5.1, the facet is more striplike and laterally extended, and joins the sustentacular facet. Ventrally, the distal calcaneal facet contacts the cuboid facet at a nearly right angle. The ectal facet is located on the caudal part of the lateral tubercle of the astragalus. The facet is fan shaped, slightly concave and caudo-dorsally oriented (Fig 9B). Distally the navicular facet is saddle shape as in other perissodactyls (Holbrook, 2001). The navicular facet contacts laterally the cuboid facet forming an obtuse angle. The cuboid facet is strip like, thinner mesially and slightly concave.

The calcaneum is long with a transversally compressed tuber (Fig 9C-D). The proximal part of the tuber is rugose and oval. The ectal facet faces distally, at a nearly right angle with the long axis of the calcaneum. The ectal facet is crescentiform and slightly concave. A shallow depression for the distal part of the fibula is located posterodorsally to the ectal facet. A broader and shallower depression is located proximally to the junction of the ectal and sustentaculum facets of the calcaneum. The sustentaculum facet is oval and slightly oblique (Fig 9C-D). The distal astragalar facet is striplike and convex (Fig 9C). The cuboid facet is crescentiform with a broader cranial part. A small posteromedial pit is present on the cuboid facet. There is no surface of contact with the navicular confluent with the distal astragalar facet. The distal end of the calcaneum does not present a peroneal tubercle.

The third metatarsal is long (73 mm) and thin (11.5 mm)(Fig 8D-F). The specimen has been compressed ventrally during the fossilization. The articular surface for the ectocuneiform is reiniform and slightly convex. Proximoposteriorly, the metatarsal presents a small rectangular and convex surface for the articulation of the MT I (Fig 8E). Medially to the proximal head the bone surface is rugose and presents two small surfaces for the MT II (Fig 8E). The proximomedial surface is circular small and slightly convex. The proximal caudal surface is broader, more quadrangular and flatter. Two articular surfaces are present on the lateral side for the MT IV,

separated by a narrow sulcus (Fig 8F). The distal articular surface is convex and bears a sharp keel. The pit for the insertion of the flexor ligaments are deep and well-marked (Fig 8E-F).

The proximal phalanx is high and thin. The proximal surface has an oval outline and is concave. Proximo-caudally, the surface margin presents an indentation (Fig 8G) flanked by two tubercles. The median groove is narrow and shallow. The body of the phalanx is convex anteriorly and slightly concave posterioly. The distal articular surface is laterally flanked by two small pits for the insertion of the flexors ligaments.

The medial phalanx is wider and shorter (Fig 8I-J). A faint ridge splits the articular surface in two semi-circular surfaces. The two surfaces are equal in size and slightly concave. The medial phalanx does not present an indentation of the posterior margin of the proximal surface. The surfaces for the insertion of the flexor ligaments are relatively broader and deeper than on the proximal phalanx.

Comparisons

Some early Eocene specimens from Europe have been described as close to *Ls. maurettei*, on the basis of the upper molar morphology (Savage et al., 1966; Estravis, 1992; Checa Soler, 1997). We compare these specimens with the new material from the type locality and propose a systematic revision of the species.

Comparison with Putative *Ls. maurettei* from Other Localities Close to MP7

Silveirinha: A small tooth found in the older MP7 Portuguese locality of Silveirinha (Marandat et al., 2012) was identified as an upper molar and assigned to cf. *Lophiaspis maurettei* (Estravis, 1992). Only the metacone, part of the paracone and lophs are preserved (Fig 7D). The specimen is smaller than the molars of Palette and presents slightly more oblique lophs; in this aspect, it resembles more the DP4 MHN.AIX.PV.2019.5.3 of *Ls. maurettei* from Palette and

deciduous premolars of other lophiodontids (Fig 7). In addition, as in MHN.AIX.PV.2019.5.3, the metacone is flat and slightly tilted lingually. There is a trace of a paraconule as well as a small notch in the preprotocrista which is diagnostic in *Ls. maurettei*. However, the cingulum labial to the metacone is broader and forms an ectostyle (Fig 7D), which is absent in the deciduous teeth from Palette. Such polymorphism is known for upper molars of Lophiodontidae (Vautrin et al., 2019) and might also be present on deciduous teeth. We propose to assign the specimen to *Ls. maurettei* as a DP4. Thus, if the relative dating of the localities proposed by Marandat et al. (2012) is correct, the specimen from Silveirinha is the oldest known specimen of *Lophiaspis maurettei*.

Saint-Pierre-des-Champs: The specimen (UM-SCP-1) from the new locality is badly preserved but the tooth is quadriscuspidate and bilophodont. Most of the characters have been erased. However, the size and morphology of the tooth are similar to the m1 of *Ls. maurettei*. The mesial cingulum is still visible and the trigonid basin is short. The mesial part of the prehypocristd contacts the protolophid at midpoint as in *Ls. maurettei*. However, the lingual part of the tooth is greatly damaged and the presence/absence of lingual cristids cannot be assessed. Due to its size, its bilophodont morphology, the short trigonid basin and the orientation of the prehypocristid, we proposed to assign tentatively this tooth as a m1 of *Lophiaspis* ? *Maurettei*.

Comparison with Putative *Ls. maurettei* from MP8+9 and MP10 Localities

Mutigny MP8+9: Upper and lower isolated teeth from the locality of Mutigny in the Paris Basin were attributed to *Ls. maurettei* by Savage et al. (1966). The teeth of Mutigny (MNHN.F.MU-12299, MNHN.F.MU-194-L, MNHN.F.MU-195-L, UCMP 63667, UCMP 66353 and UCMP 68037) are slightly larger than the holotype (15%) but present the diagnostic characters of *Ls. maurettei.* The M2 ((UCMP 63667) bears a broad paraconule, with a notched preprotocrista, and the ectostyle is absent (Savage et al., 1966). The premolars are plesiomorphic with a salient postprotocrista connecting the metaloph and forming a V as in *Ls. maurettei* from Palette. Although

a small paraconule is present on one P4 (MNHN.F.MU-195-L), this conule is absent in the specimens from Palette. However, such polymorphism is present in early Lophiodontidae (Vautrin et al., 2019).

The trigonid basin of MNHN.F.MU-194-L is wider and longer than in MHN.AIX.PV.2017.6.1.2 (Fig 6J) and the labial and lingual walls are parallel and not convergent. The postectometacristid is larger than in the Palette specimen and forms a metastylid (Fig 6J) as in *Litolophus* or *Protomoropus* (Hooker and Dashzeveg, 2004; Bai et al., 2010). However, instraspecific size variation of the postectometacristid is known in other lophiodontids (Vautrin et al., 2019). In *E. laboriense* and *L. lautricense* the postectometacristid varies from medium size to very weak, and the cristid is even absent in some specimens.

Due to the size and morphological differences observed, we propose to change the determination of the material from Mutigny to cf. *Lophiaspis maurettei*.

Les Salères, MP10: Two upper molars from Northern Spain have been assigned to *Lophiaspis maurettei* because of the presence of a paraconule (Checa Soler, 1997). The specimens are indeed very similar to *Ls. maurettei* of Palette, with the absence of an ectostyle and of an endoparacrista. However, the presence of the paraconule remains ambiguous in the Spanish specimens. The protoloph of both specimens is worn, with badly preserved enamel and the protoloph is not thicker at the emplacement of the paraconule as observed in the specimens of Palette (Fig 6F-G). Moreover, there is no trace of a notch on the preprotocrista (Fig 6F-G) as in the Lophiodontinae (Robinet et al., 2015). The morphology of the molars protoloph, without paraconule, is similar to that of *Lophiodon*, and the absence of ectostyle and endoparacrista is also observed in some specimens of Lophiodontinae (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). Two small species of *Lophiodon* are present in geographically and temporally close localities (Corsà III, Sant Miquel, Corral de l'Andreu Sud IV) (Checa Soler, 1997). Pending new specimens, we attribute the two upper molars from Les Salères to *Lophiodon* sp.

Comparison with Other *Lophiaspis* Species

The fragmentary holotype of *Lophiaspis baicherei* Depéret, 1910 (UML-FSL3099) from the temporally poorly constrained upper Ypresian locality of Bagnoles (Aude, France) displays a similar morphology to *Ls. maurettei* but it differs by some features (Depéret, 1910). *Lophiaspis baicherei* is larger, it presents a blunt endoparacrista and a longer metacone on its upper molars, with a shallower notch on the preprotocrista. Lingually, the cingulum of the molars is thicker and is uninterrupted below the protocone. Checa Soler (1997) attributed to *Ls. baicherei* several toothless mandibles and a maxillary (IPS-3747) from the MP10 of El Mas de Mantayana, Spain. These specimens differ from *Ls. maurettei* by their larger size, the presence of a salient endoparacrista on M1-M2, a slightly reduced paraconule and a shallower notch of the preprotocrista.

Lophiaspis occitanicus (Depéret, 1910) from the ?post-Ypresian localities of Issel and La Livinière, is larger than *Ls. maurettei* and differs from it by a broader and higher hypoconulid on m3 (see differential diagnosis of *Ls. maurettei* above), a lack of preentocristid and postectometacristid, parallel labial and lingual walls of the m2 and m3 and a more distant protoconid from metaconid on the p3 (see Cuvier, 1822).

The specimens of *Ls. occitanicus* from the Montpellier area (close to MP10) (Roman and Gennevaux, 1907; Depéret, 1910) differ from *Ls. maurettei* in having a smaller paraconule and a shallower notch of the preprotocrista on the M3. The metacone is longer mesiodistally on M2-M3 and is slightly more convex. On the lower molars, the postectometacristid and the preentocristid are absent. Finally the labial and lingual walls of the m2-m3 are parallel and not convergent.

Comparison with Other Genus of Ancylopoda and Lophiodontids

Paleomoropus jepseni (Wasatchian0-2) from Wyoming is morphologically very similar to *Ls. maurettei (Radinsky, 1964)*. The North American species mostly differs from *Ls. maurettei* by its

metacone that is less lingually tilted on upper molars. In addition, the protocone and hypocone are less deflected posteriorly and the lophs are lower (see diagnosis of the genus *Lophiaspis* above). The paracone is less convex and less labially extended on the M3. The cingulum is lingually thicker and does not show interruption lingual to the protocone and the hypocone on all molars.

Protomoropus gabuniai (Hooker and Dashzeveg, 2004) from the quarry of Tsagan Kushu (Early Bumbanian) in Mongolia, is morphologically very close to *Ls. maurettei* but it differs from it by the following characters: *Protomoropus gabuniai* is smaller than *Ls. maurettei,* the paracone of upper molars of *P. gabuniai* (PIN.3104-323, PSS.20-220) is less lingual than in *Ls. maurettei* and is labially pinched, the metacone is less lingually tilted, the lingual cingulum is continuous on molars, the metacone is convex labially on the DP4 (PSS.20-55, PSS.20-56) and not flat. Moreover, the hypoconulid of the m3 of *Protomoropus* (PSS.20-9, PIN.3104-481) is wider, surrounded by thicker cingulum and displays a salient prehypocristulid. The postectometacristid of the lower molars (PSS.20-9, PIN.3104-480, PIN.3104-481) is stronger and forms a metastylid. The cingulum is also stronger labially on the lower teeth.

Eolophiodon laboriense from La Borie (MP8+9, France) is better known than the previous lophiodontids (Robinet et al., 2015) and its well-preserved material allows a more extensive comparison with *Ls. maurettei*. *Eolophiodon laboriense* differs mainly from *Ls. maurettei* by its larger size, the absence of diagnostic P1 and smaller and less distinct paraconule on the upper molars. On the M3, the metacone is less labial than in *Ls. maurettei* in few specimens (e.g. MHNT.PAL.2018.3.3). The canines of *E. laboriense* are relatively smaller than those of *Ls. maurettei*. The P2 of *E. laboriense* presents a less distal protocone and smaller occlusal basin than in *Ls. maurettei*. The P3 of *E. laboriense* lacks the lingual furrow between the paracone and the metacone. On lower molars, the postectometacristid is weaker in *E. laboriense* and is even absent in few specimens (e.g. MHNT.PAL.2018.3.7, UM BRI 6; Vautrin et al., 2019). The hypoconulid is broader and higher on m3 with parallel labial and lingual wall (see diagnosis of *Ls. maurettei*

above). The deciduous teeth of *E. laboriense* differ by the presence of an ectostyle on the DP3-4 (Fig 7B-C), broader paraconid and more distant protoconid from metaconid on the dp3, and by the absence of a preentocristid on the dp3-4 (Fig 7G). The mandibles of *E. laboriense* display relatively smaller mandibular angle, less ventrally extended, with smaller concavity under the condylar process. The incisura vascularis is shorter and less marked. The condylar process is less bulbous and more blade like. The zygomatic arches are thicker and higher. Ventrally, the choanae and the palatine foramens are more rostral in *E. laboriense* and the choanae are surrounded rostrally by a torus. The glenoid cavity is more extended rostrally. The postglenoid processes are more rostro-laterally oriented and are subegal in size with the post-tympanic processes.

Lophiodon and *Paralophiodon* are the most recent and the best known lophiodontids. Both genera differ from *Ls. maurettei* by a series of characters already mentioned by several authors (Filhol, 1888; Depéret, 1907; Butler, 1952; Savage et al., 1966; Dedieu, 1977; Holbrook, 2009; Vautrin et al., 2019). The cranium of *Lophiodon/Paralophiodon* differs from *Lophiaspis* by the same features as for *E. laboriense,* with the addition of a less concave glenoid cavity and the absence of the postglenoid foramen. On the mandible the symphysis ends more distally, at the level of p3 or p4 in *Lophiodon-Paralophiodon*. The mandibular angle is less ventrally and distally extended. Among dental characters, *Lophiodon-Paralophiodon* differs from *Lophiaspis* by their absence of P1, their premolars more quadrangular in occlusal view, and by their absence of paraconule and notched preprotocrista on upper molars. The canines of *Lophiodon-Paralophiodon* display a bud of cingulum at the cervix. The parastyle of M1 and the metacone of M3 are less labial. The M3 has a more triangular outline in *Paralophiodon* and varies in shape from triangular to quadrangular in some species of *Lophiodon*. Furthermore, the upper molars display an ectostyle and an endoparacrista, which are polymorphic in *L. aff. eygalayense* and *L. lautricense*. The postectometacristid is weaker or absent on lower molars and the hypoconulid is broader and higher on the m3. The deciduous upper teeth of *Lophiodon* lack the paraconule on the protoloph and they

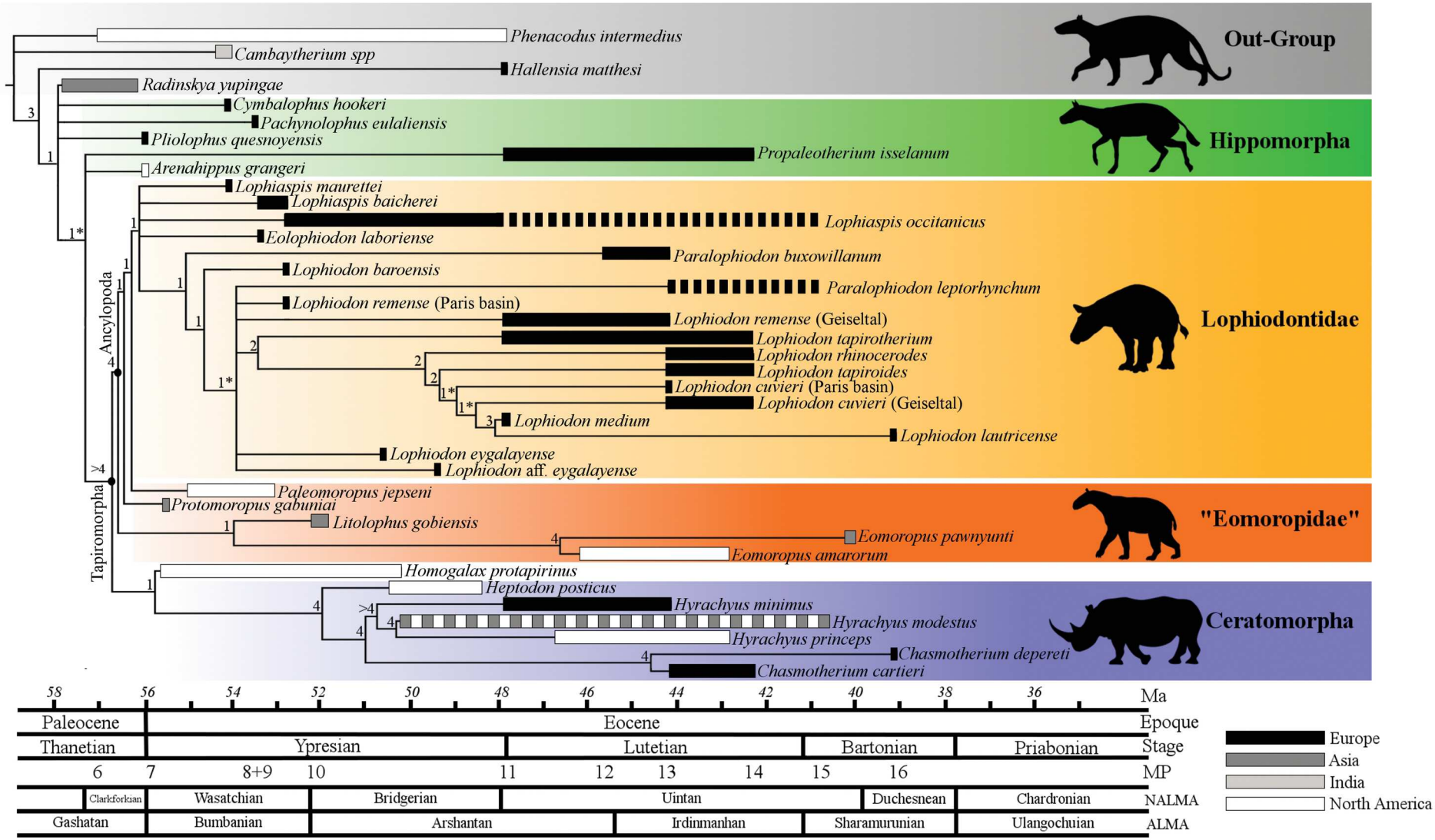
present an endoparacrista and a strong ectostyle (Fig 7H). The DP3 is more quadrangular (Fig 7H) than in *Ls. maurettei*. The lower deciduous teeth are more molariform in *Lophiodon* (Fig 7I). The paraconid is broader on dp2 and the entoconid is well defined. The protoconid and the metaconid are more distant and the dp3 lacks the paraconid. The postectometacristid of the deciduous teeth is fainter in the specimens attributed to *Lophiodon-Paralophiodon* (Fig 7I). A small metaconid is also present on the dp2 of *P. leptorhynchum* from Cesseras (UM CES 4224) and the preentocristid is always absent on all its lower deciduous teeth.

Regarding the postcranial elements, *Lophiodon* appears more massive than *Ls. maurettei*. The astragalus is broader and shorter, and the angle between the cuboid and the calcaneal facet is flatter in *L. tapirotherium, L. rhinocerodes* and *L. lautricense*. The calcaneum presents a broader ectal facet. The phalanges are shorter and broader in *Lophiodon* than in *Ls. maurettei*.

PHYLOGENETIC ANALYSIS

The analysis of the extended matrix (see Material and Methods) resulted in 1848 most parsimonious trees. The strict consensus is 859 steps long (Fig 10). The homoplasy index is 0.77, the re-scaled consistency index is 0.34 and the retention index is 0,59. These later indexes are similar to those found in other phylogenies of basal Perissodactyla (Holbrook and Lapergola, 2011; Robinet et al., 2015) and is the result of important dental convergences between various perissodactyl families (Radinsky, 1969; Holbrook, 2009; Holbrook and Lapergola, 2011).

Lophiaspis maurettei is positioned within the Lophiodontidae on a polytomy with *E. laboriense* and the other *Lophiaspis* species (Fig 10). The monophyly of the Lophiodontidae is supported by 18 synapomorphies. However, due to the incompleteness of *Ls. occitanicus*, *Ls. baicherei* and the high dental polymorphism of *E. laboriense* only two of these synapomorphies are


Phenacodus intermedius
Cambaytherium spp
Hallensia matthesi
Radinskya yupingae
Cymbalophus hookeri
Pachynolophus eulaliensis
Pliolophus quesnoyensis
Propaleotherium isselanum
Arenahippus grangeri
Lophiaspis maurettei
Lophiaspis baicherei
Lophiaspis occitanicus
Eolophiodon laboriense
Paralophiodon buxowillanum
Lophiodon baroensis
Paralophiodon leptorhynchum
Lophiodon remense (Paris basin)
Lophiodon remense (Geiseltal)
Lophiodon tapirotherium
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodon tapiroides
Lophiodon cuvieri (Paris basin)
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
Lophiodon medium
Lophiodon lautricense
Lophiodon eygalayense
Lophiodon aff. eygalayense
Paleomoropus jepseni
Protomoropus gabuniai
Litolophus gobiensis
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
Homogalax protapirinus
Heptodon posticus
Hyrachyus minimus
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps
Chasmotherium depereti
Chasmotherium cartieri
Ancylopoda
Tapiromorpha
Out-Group
Hippomorpha
Lophiodontidae
"Eomoropidae"
Ceratomorpha
58 56 54 52 50 48 46 44 42 40 38 36 Ma
Paleocene Eocene Epoque
Thanetian Ypresian Lutetian Bartonian Priabonian Stage
6 7 8+9 10 11 12 13 14 15 16 MP
Clarkforkian Wasatchian Bridgerian Uintan Duchesnean Chardronian NALMA
Gashatan Bumbanian Arshantan Irdinmanhan Sharamurunian Ulangochuian ALMA
Europe
Asia
India
North America

Previous page

FIGURE 10. Strict consensus tree of the 1848 most parsimonious topologies obtained by heuristic search of the "extended matrix"on PAUP 4.0a162. **Tree length** = 859 steps, **CI** = 0,.7, **RI** = 0.59. The Bremer indexes are calculated for each node. ***** symbolizes the collapsed nodes in the alternative topology. The position of the MP8+9 and MP10 follow Yans et al., 2014; Noiret et al., 2016. The temporal distribution of the two Lophiodontidae from the "Minervois" Ls. occitanicus and P. leptorhynchum are represented as doted line after the MP11 as the need of a revision of the age of the reference locality of the MP15 has been pointed recently (Godinot et al., 2018, Rémy et al., 2019)

unambiguous: the presence of an endoparacrista on the M1-M2 (55^1) and an interruption of the lingual cingulum in front of the protocone and the hypocone on the M1-M2 (187^1).

The *Lophiodon-Paralophiodon* clade is supported by 12 unambiguous synapomorphies: a triangular non labiolingually compressed P2 (18^1), a parastyle lingually less extended than the paracone (50^0), absence of a distinct paraconule on the molars (61^1), unotched preprotocrista (63^1), a metacone on M3 at the same position as on M2 (72^1), a broad cingulum at cervix of the lower canine (80^1), absence of the postglenoid foramen (123^1), glenoid cavity not concave but anteroposteriorly slanted (133^0), posterior extension of the mandibular symphysis ending distally to the p2 (138^1), a mandibular angle not ventrally extended (143^1), absence of paraconule on the upper deciduous teeth (172^1), and the presence of an endoparacrista on the upper deciduous teeth (175^1) which is the only non-homoplastic character among those synapomorphies.

It is worth noting that the genus *Paralophiodon* is polyphyletic in this topology. *Paralophiodon buxowillanum* is the sister taxon of all other *Lophiodon-Paralophiodon* and *P. leptorhynchum* is found in a polytomy with *L. remense* from the Paris Basin and the Geiseltal. The polyphyly of the genus *Paralophiodon* in our topology is another argument for a critical reappraisal of the genus, already suggested by Holbrook (2009) and Godinot et al. (2018)

Protomoropus and *Paleomoropus* are placed as successive sister taxa to the Lophiodontidae and the family Eomoropidae appears paraphyletic on the strict consensus cladogram. Other eomoropids constitute a clade that is the sister taxon to the grouping of *Protomoropus*, *Paleomoropus* and Lophiodontidae. The clade gathering the Lophiodontidae and the paraphyletic Eomoropidae here corresponds to the Ancylopoda, as already supported by Hooker and Dashzeveg (2004) and which also contain the later Chalicotheriidae. The Ancylopoda clade is here supported by a Bremer index of 4 and by 6 unambiguous synapomorphies: presence of a diastema between P1 and P2 (8^1); metacone of P3 more lingual than the paracone (27^1); presence of a postprotocrista in P3(33^1), preprotocrista of the upper molars notched lingual to the paraconule (63^1); flat metacone labially on M3 (71^0); nasal notch positioned rostrally to the canine (118^0); and one unambiguous non homoplasic character: absence of p1 (82^1).

The node grouping *Protomoropus, Paleomoropus* and the Lophiodontidae is less supported but presents two unambiguous synapomorphies: labially flat metacone on upper premolars (28^0) and on M1-M2 (54^0). The presence of a metacone more labial on M3 than on M2 (72^0) is an unambiguous synapomorphy of the clade gathering *Paleomoropus* and the Lophiodontidae.

The Ancylopoda and the Ceratomorpha, including *Homogalax*, are sister taxa and form the Tapiromorpha, *sensu* Hooker (1984, 1989). This clade is strongly supported with a Bremer index superior to 4 and by 11 non unambiguous synapomorphies: presence of a distinct parastyle on P2 (10^1), high parastyle in P3-P4 (25^1), quadrangular P4 (41^1), absence of paraconule on P4 (45^1), absence of the metaconule on P4 (46^1) connection between the postprotocrista and the endometacrista/ectoloph on P4 (48^1), connection between the metaloph and the ectoloph on upper molars (60^1), absence of posthypocristid on p3-p4 (87^1), presence of a distinct postorbital process on the jugal (128^1), constant height of the mandible under the tooth row (142^1) and presence of a tuber spinae (145^1).

The analysis of the reduced matrix resulted in 1008 most parsimonious trees of 772 steps. The consensus tree (SuppData 3, Fig. 2S) presents an homoplasy index of 0.75, a re-scaled consistency index of 0.37 and a retention index of 0,62.The nodes that are collapsed in the reduced topology are figured with an "*" on the topology of the extended matrix (Fig. 10). The phylogenetic relationships between the Hippomorpha are better resolved in this topology. However, the Bremer index for these nodes are weak (Bremer index=1). The nodes of the Tapiromorpha, the Ceratomorpha and the Ancylopoda are still well supported in the reduced topology with high Bremer index. The phylogenetic relations between the group of interest of the early lophiodontids and eomoropids are unchanged. However, the nodes between *L. baroensis* and the other Lophiodontinae collapses and the taxa are branched on a polytomy. The relationships among the more recent lophiodontids have also changed with the *L. cuvieri* from Jouy and the Geiseltal now being sister taxa.

DISCUSSION

Reassessment of *Ls. maurettei* and Phylogenetic Implications

The inclusion of the new material of *Ls*. *maurettei* considerably improves our understanding of the morphology of basal lophiodontids. *Lophiaspis maurettei* is now the best known perissodactyl from the earliest Ypresian of Europe, and the first one for which the cranium is documented. The new remains enlarge considerably the diagnosis of *Ls. maurettei*, document new characters absent in later lophiodontids, and reassess the importance of *Ls maurettei* as a key taxon to understand the phylogenetic relationships of lophiodontids within perissodactyls.

Our phylogenetic results support the attribution of *Ls. maurettei* to the Lophiodontidae. This is consistent with the early assessment of Depéret (1910) and the phylogeny of Robinet et al. (2015). The Lophiodontidae, including *Ls. maurettei*, are nested within the Ancylopoda according

to our analysis. This topology is consistent with those of Hooker and Dashzeveg (2004) and Bai et al., (2018). However, our topology differs from these previous studies by the position of *Protomoropus* as a stem lophiodontid rather than as the sister taxon of all other Ancylopoda, and by the monophyly of Lophiodontidae. This topology also contrasts with the phylogeny of Holbrook (2009) where *Ls. maurettei* was not included and which placed *Lophiodon* within the Ceratomorpha. *Lophiaspis maurettei* displays a morphology that is close to early eomoropids, notably with the presence of a diastema between P1-P2, the absence of p1 as well as the retention of a broad paraconule and postectometacristid on lower molars. These characters are absent in early Ceratomorpha. Furthermore, the dental similarities observed between the more recent Lophiodontinae and Ceratomorpha (e.g. molarized premolars in *Chasmotherium*; presence of endoparacrista in *Hyrachyus* and loss of the paraconule on both taxa) are absent in early Lophiodontidae, and they appear as convergences between late diverging lophiodontids and ceratomorphs in the analysis.

The morphology of *Ls. maurettei* is relatively archaic for a lophiodontid, as it retains several plesiomorphic characters absent in more recent taxa, notably the presence of the P1. As the earliest diverging lophiodontid, *Ls. maurettei* does not present yet the evolutionary trends observed in later diverging member of this family. Indeed, the premolars of *Ls. maurettei* are not molarized, and most of the specimens display a sharp postprotocrista, which is only present in early lophiodontinae (Checa Soler, 1997; Robinet et al., 2015). The morphology of dp2 and dp3 is simple and less molarized than in more recent taxa (Butler, 1952). In addition, the upper molars of *Ls. maurettei* bear a broad paraconule with a notched preprotocrista, whereas the paraconule becomes smaller and disappears during the evolutionary history of later diverging lophiodontids (Depéret, 1910; Robinet et al., 2015). Furthermore, the molars lack an ectostyle and most of the specimens also lack an endoparacrista, whereas these features are characteristic in the later diverging genus *Lophiodon* (Savage et al., 1966). *Lophiaspis* also retains the postglenoid foramen, like in *E. laboriense*

(Robinet et al., 2015), this feature being absent in more recent taxa (Holbrook, 2009). The glenoid cavity of *Ls. maurettei* is also more concave and less extended anteriorly than in *Eolophiodon* and *Lophiodon* (Holbrook, 2009; Robinet et al., 2015). The dental polymorphism observed in *Ls. maurettei* is similar to that found in other Lophiodontidae (Sudre, 1971; Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). The size differences between the canine of AMU13084, the mandible figured by Repelin (1930) and MHN.AIX.PV.2018.26.1 is not surprising as a strong sexual dimorphism is present in many lophiodontids (Depéret, 1907; Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). We tentatively identify AMU13084 and the mandible of Repelin as females and MHN.AIX.PV.2018.26.1, MHN.AIX.PV.2017.6.1.2 and MHN.AIX.PV.2017.6.4 as males. In addition, it is worth noting that the size differences is higher in *Ls. maurettei* (Tab 4, Fig 6) than in *E. laboriense* and in the other lophiodontids (Vautrin et al., 2019).

Robustness of the Phylogenetic Hypotheses among Early Diverging Perissodactyls

Our alternative tests showed that only a few nodes of our phylogenetic reconstructions are sensitive to potential covariations between characters as they collapsed after the analysis of the reduced matrix (see Material and Methods, Results, and SuppData 2). The collapsing nodes correspond mainly to the early radiation of *Paralophiodon-Lophiodon* and to the more recent lophiodontids. This result is not a surprise as these taxa present a high level of dental polymorphism, even emphasised by the fusion of characters from successive loci in the reduced matrix (see below). Furthermore *Lophiodon-Paralophiodon* species are distinguished by characters mostly linked to the molarisation of the premolars. Fusion of characters from upper and lower premolars could downweigth differences between taxa with different degrees of molarisation between the P3-P4 or p3-p4. However, overall the phylogenetic relationships within the lophiodontids remain similar with the topology from the extended matrix. Finally, the relationships between the early hippomophs are better resolved, but remain weakly supported.

Our analyses therefore suggested rather low effects of potential covariations among successive teeth on the phylogenetic reconstructions of early diverging perissodactyls. Yet, more research on the correlated patterns of dental variation in the group remains desirable. For the construction of the reduced matrix, we have used a rather simplistic approach by merging into a single character the potentially covarying traits on successive molars or premolars (see Material and Methods). When the configuration was different among successive loci for a given taxon, the merged character was scored as polymorphic for this taxon in the reduced matrix. This methodology, which is not very satisfactory (see Billet and Bardin, 2019), was only used to estimate the potential effects of covariation as a complementary test to the extended matrix. In addition, it must be emphasized that dental covariations may not only concern serial features on successive teeth, but also different structures on a same tooth (e.g.,Kangas et al., 2004). Future systematic works on early diverging perissodactyls should therefore concentrate their efforts on unraveling patterns of dental covariations within the group and on building adapted character models (Billet and Bardin, 2018).

Other issues potentially affecting the robustness of the phylogenetic results among the group concern the large amount of polymorphic dental characters (SuppData 1) while some taxa are scored based on a single specimen. This can cause differential sampling of morphs among polymorphic taxa and affect the topology of the reconstructed trees (Watanabe, 2016). This is particularly the case for lophiodontids, which present a high dental polymorphism in the species with numerous specimens (Sudre, 1971; Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019) and where more studies on intraspecific variation is needed. The very large proportion of dental characters in the matrix is also an aspect that requires further improvement (see Sansom et al., 2017), possibly with the addition of more cranial and postcranial characters and the study of internal cranial structures (e.g., Danilo et al., 2015).

Paleobiogeography

The phylogenetic topology suggests that lophiodontids took their origin from a chalicotheroid stock as proposed by Hooker and Dashzeveg (2004) and Bai et al., (2018). The locality of Palette is considered close to the MP7 (Marandat et al., 2012), the separation between the lophiodontids and the *Protomoropus*-*Paleomoropus*-like eomoropids may have occurred during the late Paleocene, shortly after the separation between Ancylopoda and Ceratomorpha (Bai et al., 2018).

Hooker and Dashzeveg (2004) proposed that Lophiodontidae derived from paleomoropid-like chalicotheres in North America, and then dispersed through Europe via the Atlantic-Greenland land Bridge. However, lophiodontids are absent from the well documented Eocene fossil record of North America, as well as from North European localities dated from the earliest Ypresian (MP7). At that time, *Lophiaspis maurettei* is confined to Southern Europe. During the early Ypresian, mammalian faunas from Southwestern Europe were characterized by a strong provincialism with a high number of endemic species (Marandat et al., 2012; Solé et al., 2014, 2017). The restricted geographical distribution of the earliest and basal-most lophiodontids exemplifies their Southern European endemism at the MP7. Their absence from Northern European deposits seems incongruent with a North American origin for the family, as most of faunal exchanges between North America and Europe passed by Northern Europe and the Atlantic -Greenland land Bridge (Smith et al., 2006; Bai et al., 2018).

The Ancylopoda are absent from Europe before the apparition of lophiodontids. Lophiodontids could have emerged from an eomoropid stock from Central Asia before the dispersion of *Paleomoropus* to North America and dispersed through Europe. Indeed, *Ls. maurettei* from Palette and *Paleomoropus* are morphologically and phylogenetically close to *Protomoropus gabuniai* from Tsagan Kushu, Mongolia. In addition, the faunal resemblances between these early Eocene localities of Southern France and Mongolia have already been noticed in other ungulates.

Lessnessina praecipuus and *Lessnessina packmani* are two species belonging to the hyopsodontid ungulates known from the ~MP7 localities of Palette (France; Godinot et al., 1987), Le Clot (France; Marandat et al., 2012) and Abbey Wood (England; Hooker, 1979). The closest relative of these two European species is *Lessnessina kushuensis* from the early Bumbanian of Tsagan Kushu, Mongolia (Hooker and Dashzeveg, 2003; Marandat et al., 2012), a locality which interestingly also yielded remains of *Protomoropus gabunai*. *Lessnessina kushuensis* is less derived than the two European species and a dispersion from a Central Asian to Europe across the Turgai strait has been proposed for this genus (Hooker and Dashzeveg, 2003). Similar dispersion from Asia to Europe during the early Eocene has also been proposed for the isectolophid *Chowliia* (Bronnert et al., 2018b), equoids (Godinot and Lapparent De Broin, 2003; Hooker and Dashzeveg, 2003) and for adapids (Godinot and Lapparent De Broin, 2003) and omomyid (Smith et al., 2006) primates. During the Thanetian and the early Ypresian four marine regressions have been documented between 57.2 and 54.5 Ma (Iakovleva et al., 2001). The Turgai strait would have been narrower, or dried out during these low sea events, thus favoring the dispersal of terrestrial mammals (Godinot and Lapparent De Broin, 2003; Hooker and Dashzeveg, 2003), including the lophiodontids.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is dedicated to the memory of Henri-Pierre Labarrère, an amateur paleontologist who has dedicated part of his life to the study of lophiodontids. We first want to thank the Rougier family, owner of the site, who kindly provided access, help and support for paleontological research on the locality of Palette. Preparation of several specimens was done by E. Zoukouba (Ecole Pratique des Hautes Etudes, Paris) and A.L Charruault (Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier). 3D data acquisitions were performed using the μCT facilities of the MRI platform member of the national infrastructure France-BioImaging supported by the French National

Research Agency (ANR-10-INBS-04, «Investments for the future»), and of the Labex CEMEB (ANR-10-LABX-0004) and NUMEV (ANR-10-LABX-0020). Recent excavations at Palette and scans of the material were funded thanks to the Actions Transversales du Muséum (ATM Palette, MNHN funding). We thanks E. turini and L. Mohring for their precious help during the excavations. We are indebted to S. Jiquel (Université de Montpellier, France), C. Argot (Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France), E. Robert (Université Claude Bernard Lyon 1, France), O. Wings (GeiseltalMuseum, Halle, Germany), L. Costeur (Naturhistorisches Museum Basel, Switzerland) and J. Galindo (Institut Català de Paleontologia Miquel Crusafont, Sabadell, Spain) who gave us access to the collection in their care.

REFERENCES

Bai, B., Y. Wang, and J. Meng. 2010. New Craniodental Materials of *Litolophus gobiensis* (Perissodactyla, " Eomoropidae ") from Inner Mongolia, China, and Phylogenetic Analyses of Eocene Chalicotheres. American Museum Novitates 3688:1–27.

Bai, B., Y. Wang, and J. Meng. 2018. The divergence and dispersal of early perissodactyls as evidenced by early Eocene equids from Asia. Communications Biology 1:1–10.

Bai, B., Y. Wang, H. Wang, and L. Holbrook. 2017. Osteology of the middle Eocene Ceratomorph *Hyrachyus modestus* (Mammalia, Perissodactyla). Bulletin of the American Museum of Natural History 413:1–68.

Billet, G., and J. Bardin. 2018. Serial Homology and Correlated Characters in Morphological Phylogenetics : Modeling the Evolution of Dental Crests in Placentals. Systematic Biology 68:267–280.

Bronnert, C., E. Gheerbrant, M. Godinot, and G. Métais. 2018a. A primitive perissodactyl (Mammalia) from the early Eocene of Le Quesnoy (MP7, France). Historical Biology 1–13.

Bronnert, C., E. Gheerbrant, M. Godinot, and G. Metais. 2018b. First European 'Isectolophidae' (Mammalia, Perissodactyla): *Chowliia europea*, sp . nov., from the lower Eocene of Le Quesnoy, France. Journal of Vertebrate Paleontology 38:1–9.

Butler, P. M. 1952. The milk molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. Proceedings of the Zoological Society of London 4:777–817.

Checa Soler, L. 1997. [Los Perisodactilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno Catalan]. Paleontologia i Evolució 149–234. [Spanish]

Cojan, I., M. G. Moreau, and L. E. Stott. 2000. Stable carbon isotope stratigraphy of the Paleogene pedogenic series of southern France as a basis for continental-marine correlation. Geology 28:259–262.

Colbert, M. W. 1934. Chalicotheres from Mongolia and China in The American Museum. Bulletin of the American Museum of Natural History LXVII:1–387.

Cooper, L. N., E. R. Seiffert, M. Clementz, S. I. Madar, S. Bajpai, S. T. Hussain, and J. G. M. Thewissen. 2014. Anthracobunids from the Middle Eocene of India and Pakistan Are Stem Perissodactyls. PloS ONE 9:1–15.

Cuvier, G. 1822. [Recherches Sur Les Ossemens Fossiles (Nouvelle Éditions), Volume 2, Part 1] (G. Dufour and E. D'Ocagne (eds.)). Paris, france, 604 pp. [French]

Danilo, L., J. A. Remy, M. Vianey-Liaud, S. Mérigeaud, and F. Lihoreau. 2015. Intraspecific Variation of Endocranial Structures in Extant *Equus*: A Prelude to Endocranial Studies in Fossil Equoids. Journal of Mammalian Evolution 22:561-582.

Dedieu, P. 1977. [Sur la Systematique des Tapiroidea (Mammalia) de l'Éocène européen]. Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences de Paris 284:2119–2222. [French]

Depéret, C. 1907. [Études paléontologiques sur les *Lophiodon* du Minervois]. Archives Du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon 9:1–48. [French]

Depéret, C. 1910. [Études sur la famille des Lophiodontidés]. Bulletin de La Société Géologique de France 558–577.

Estravis, C. 1992. [Estudo dos mamiferos do Eocénico inferior de Silveirinha (Baixo Mondego)]. Lisboa, 248 pp. [Portuguese]

Filhol, H. 1888. [Étude sur les vertébrés fossiles d'Issel (Aude)]. Mémoires de La Société Géologique de France 1–188. [French]

Fischer, V. K. 1977. [Neue Funde von *Rhinocerolophiodon* (n. gen.), *Lophiodon* und *Hyrachyus* (Ceratomorpha, Perissodactyla, Mammalia) aus dem Eozän des Geiseltals bei Halle 2]. Zeitschrift für geologische Wissenschaft, Berlin

5:1129–1152. [German]

Foley, N. M., M. S. Springer, and E. C. Teeling. 2016. Mammal madness: is the mammal tree of life not yet resolved? Philosophical Transactions B 1–11.

Franzen, J. L. 1990. [*Hallensia* (Mammalia, Perissodactyla) aus Messel un dem Pariser Becken sowie Nachträge aus dem Geiseltal]. Bulletin de l'Institut Royal Des Sciences Naturelles de Belgique 60:175–201. [German]

Gingerich, P. D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene – Eocene thermal maximum. Trends in Ecology & Evolution 21:246–253.

Godinot, M. 1981. [Les mammifères de Rians (Eocène inférieur, Provence)]. Paleovertebrata 10:43–126. [French]

Godinot, M., and F. Lapparent De Broin. 2003. Arguments for a mammalian and reptilian dispersal from Asia to Europe during the Paleocene-Eocene boundary interval; pp. 255–276 in J. W. F. Reumer and W. Wessels (eds.), Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in Honour of Hans de Bruijn.

Godinot, M., J.-Y. Crochet, J. Hartenberger, B. Lange-Badré, D. E. Russell, and B. Sigé. 1987. [Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence)]. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A:273–288. [French]

Godinot, M., H. Labarrère, J. Erfurt, J. L. Franzen, B. Lange-Badré, F. Lapparent De Broin, and D. Vidalenc. 2018. [Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (MP 10-11), dans la série molassique d'Issel (Aude, France)]. Revue de Paléobiologie, Genève 37:143–335. [French]

Holbrook, L. T. 2001. Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia , Perissodactyla). Zoological Journal of the Linnean Society 132:1–54.

Holbrook, L. T. 2009. Osteology of *Lophiodon* Cuvier, 1822 (Mammalia, Perissodactyla) and its Phylogenetic Implications. Journal of Vertebrate Paleontology 29:212–230.

Holbrook, L. T., and J. Lapergola. 2011. A new genus of perissodactyl (Mammalia) from the Bridgerian of Wyoming, with comments on basal perissodactyl phylogeny. Journal of Vertebrate Paleontology 31:895–901.

Hooker, J. J. 1979. Two new condylarths (Mammalia) from the early Eocene of southern England. Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology Series 32:43–56.

Hooker, J. J. 1984. A primitive ceratomorph (Perissodactyla, Mammalia) from the early Tertiary of Europe. Zoological Journal of the Linnean Society 82:229–244.

Hooker, J. J. 1989. Character polarities in early Perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships; pp. 79–101 in D. R. Prothero and R. M. Schoch (eds.), The evolution of Perissodactyls, Oxford Uni. New York.

Hooker, J. J. 2010. The mammal fauna of the Blackheath Formation of Abbey Wood, London. Monograph of the Palaeontographical Society 164:1–162.

Hooker, J. J., and D. Dashzeveg. 2003. Evidence for direct mammalian faunal interchange between Europe and Asia near the Paleocene-Eocene boundary. Geological Society of America Special Paper 369:479–500.

Hooker, J. J., and D. Dashzeveg. 2004. The origin of Chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia). Palaeontology 47:1363–1386.

Iakovleva, A. I., H. Brinkhuis, and C. Cavagnetto. 2001. Late Palaeocene - Early Eocene dinoflagellate cysts from the Turgay Strait , Kazakhstan ; correlations across ancient seaways. Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology 172:243–268.

Kangas, A. T., A. R. Evans, I. Thesleff, and J. Jernvall. 2004. Nonindependence of mammalian dental characters. Nature 432:11–14.

Lebrun, R. 2019. MorphoDig, an open-source 3D freeware dedicated to biology IPC5, Paris, France. Version 1.4. .

Maddison, and Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. http://www.mesquiteproject.org. .

Marandat, B., S. Adnet, L. Marivaux, A. Martinez, M. Vianey-Liaud, and R. Tabuce. 2012. A new mammalian fauna from the earliest Eocene (Ilerdian) of the Corbières (Southern France): palaeobiogeographical implications. Swiss Journal of Geosciences 105:417–434.

Meredith, R. W., J. E. Janec, J. Gatesy, O. A. Ryder, C. A. Fisher, E. C. Teeling, A. Goodbla, E. Eizirik, T. L. L. Simão, T. Stadler, D. L. Rabosky, R. L. Honeycutt, J. J. Flynn, C. M. Ingram, C. Steiner, T. L. Williams, T. J. Robinson, A. Burk-herrick, M. Westerman, N. A. Ayoub, M. S. Springer, and W. J. Murphy. 2011. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg Extinction on Mammal Diversification. Science 334:521–525.

Missiaen, P., F. Quesnel, C. Dupuis, J. Storme, and T. Smith. 2013. The earliest Eocene mammal fauna of the Erquelinnes Sand Member near the French-Belgian border. Geologica Belgica 16:262–273.

Osborn, H. F. 1913. *Eomoropus*, an American Eocene Chalicothere. Bulletin of the American Museum of Natural History 32:261–274.

Quinet, G. E., and W. Verlinden. 1970. [Sur *l'Hyracotherium* d'Erquelinnes (Jeumont)]. Bulletin de l'Institut Royal de Sciences Naturelles de Belgique 46:1–10. [French]

Radinsky, L. B. 1964. *Paleomoropus*, a New Early Eocene Chalicothere (Mammalia, Perissodactyla), and a Revision of Eocene Chalicotheres. American Museum Novitates 2179:1–28.

Radinsky, L. B. 1965. Evolution of the Tapiroid Skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 134:69–106.

Radinsky, L. B. 1969. The early evolution of the Perissodactyla. Evolution 23:308–328.

Repelin, J. 1930. [Description Géologique Succinte Du Département Des Bouches-Du-Rhône], Société an. Marseille, 1-256 pp. [French]

Robinet, C., J. A. Rémy, Y. Laurent, L. Danilo, and F. Lihoreau. 2015. A new genus of Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) from the early Eocene of La Borie (Southern France) and the origin of the genus *Lophiodon* Cuvier, 1822. Geobios 48:25–38.

Roman, F., and N. Gennevaux. 1907. [Note sur un nouveau gisement de mammifères éocènes aux environs de Montpellier]. Bulletin de La Société Géologique de France 4:18–23. [French]

Rose, K. D., L. T. Holbrook, R. S. Rana, K. Kumar, K. E. Jones, H. E. Ahrens, P. Missiaen, A. Sahni, and T. Smith. 2014. Early Eocene fossils suggest that the mammalian order Perissodactyla originated in India. Nature Communications 5:1–9.

Sansom, R. S., M. A. Wills, and T. Williams. 2017. Dental Data Perform Relatively Poorly in Reconstructing Mammal Phylogenies : Morphological Partitions Evaluated with Molecular Benchmarks. Systematic Biology 66:813–822.

Savage, D. E., D. E. Russell, and P. Louis. 1966. Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) From the lower Eocene Paris basin, France. University of California Publication in Geologic Sciences 1–38.

Smith, T., K. D. Rose, and P. D. Gingerich. 2006. Rapid Asia – Europe – North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene – Eocene Thermal Maximum. PNAS 103:11223–11227.

Solé, F., J. Falconnet, and L. Yves. 2014. New proviverrines (Hyaenodontida) from the early Eocene of Europe ; phylogeny and ecological evolution of the Proviverrinae. Zoological Journal of the Linnean Society 171:878–917.

Solé, F., M. Godinot, Y. Laurent, A. Galoyer, and T. Smith. 2017. The European Mesonychid Mammals : Phylogeny, Ecology, Biogeography, and Biochronology. Journal of Mammalian Evolution 1–41.

Steurbaut, E., R. Magioncalda, C. Dupuis, S. Van Simaeys, E. Roche, and M. Roche. 2003. Palynology, paleoenvironments, and organic carbon isotope evolution in lagoonal Paleocene-Eocene boundary settings in North Belgium; pp. 291–317 in S. L. Wing, P. D. Gingerich, B. Schmitz, and E. Thomas (eds.), Causes and Consequences of Globally Warm Climates in the Early Paleogene, Geological. Boulder Colorado.

Sudre, J. 1971. [Étude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet]. Palaeovertebrata 4:67–95. [French]

Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). .

Vautrin, Q., R. Tabuce, Y. Laurent, D. Vidalenc, and F. Lihoreau. 2019. Intraspecific variation of *Eolophiodon laboriense*, a basal Lophiodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of Southern France. Geobios 53:51–63.

Viret, J. 1958. Perissodactyla; pp. 368–475 in J. Piveteau (ed.), Traité de Paleontology, Tome IV, Masson & C. Paris.

Watanabe, A. 2016. The impact of poor sampling of polymorphism on cladistic analysis. Cladistics 32:317–334.

Wible, J. R., and G. W. Rougier. 2000. Cranial Anatomy of Kryptobaatar dashzevegi (Mammalia, Multituberculata), and its bearing on the Evolution of Mammalian Characters. Bulletin of the American Museum of Natural History 1–124.

Wiens, J. 1998. Testing Phylogenetic Methods with Tree Congruence: Phylogenetic Analysis of Polymorphic Morphological Characters in Phrynosomatid Lizards. Systematic Biology 47:427–444.

Wood, A. R., R. M. Bebej, C. L. Manz, D. L. Begun, and P. D. Gingerich. 2011. Postcranial Functional Morphology of *Hyracotherium* (Equidae , Perissodactyla) and Locomotion in the Earliest Horses. Journal of Mammalian Evolution 18:1–32.

Yans, J., B. Marandat, E. Masure, J. Serra-kiel, J. Schnyder, J. Storme, L. Marivaux, S. Adnet, M. Vianey-liaud, and R. Tabuce. 2014. Refined bio- (benthic foraminifera , dinoflagellate cysts) and chemostratigraphy (δ 13 C org) of the earliest Eocene at Albas-Le Clot (Corbières, France): implications for mammalian biochronology in Southern Europe. Newsletters on Stratigraphy 47:331–353.

Submitted July 23, 2019; revisions received Month DD, YYYY; accepted Month DD, YYYY

Chapitre 3 *Eolophiodon*, une radiation endémique du Sud de l'Europe

1. Description de deux nouvelles espèces d'*Eolophiodon*.

Cette section correspond à l'article suivant :

Vautrin, Q. R. Tabuce, D. Vidalenc, E. Lopez, D. Teodori, Y. Laurent, F. Lihoreau. Two new species of *Eolophiodon* (Mammalia, Perissodactyla): Evidence of surprising diversity of early lophiodontids in the Middle Ypresian of Southern France

Résumé :

Les lophiodontidés est une famille endémique de périssodactyles particulièrement abondante dans les localités éocènes européennes. Cette famille de grands herbivores apparaît au début de l'Yprésien avec le genre *Lophiaspis* dans le sud de l'Europe et se diversifie après le MP10 avec l'apparition du genre *Lophiodon,* présent de l'Angleterre jusqu'à la péninsule Ibérique. Cependant, si les lophiodontidés sont bien connus à partir du MP10, leur histoire évolutive reste peu documentée entre leur apparition au MP7 et la radiation de *Lophiodon*. Dans ce travail, nous décrivons deux nouvelles espèces du sud de la France attribuées au genre *Eolophiodon* (*E*. nov. sp. A et *E*. nov. sp. B), un genre de lophiodontidé basal précédemment restreint à la seule localité MP8+9 de La Borie (Aude, France). La description des deux nouvelles espèces permet de renforcer la diagnose du genre *Eolophiodon*, et d'identifier ce taxon dans la localité MP10 de Moli del Pont en Espagne et ainsi d'étendre la distribution temporelle du genre jusqu'à la fin de l'Yprésien. Les analyses phylogénétiques positionnent les deux nouveaux taxons à la base du clade des lophiodontidés, aux côtés de *E. laboriense* et des deux lophiodontidé basaux mal connus et au statut débattu que sont *Ls. baicherei* et *Ls. occitanicus*. Les deux taxons présentent un fort polymorphisme dentaire, similaire à celui de *E. laboriense* et mettant en lumière l'importance de ce dernier au sein des lophiodontidés basaux. L'identification de plusieurs espèces du genre *Eolophiodon* dans plusieurs localités du sud de l'Europe témoigne d'une diversité des lophiodontidés basaux jusqu'alors inconnue. Cette radiation des lophiodontidés basaux mise en évidence dans ce travail est restreinte à la Province Mésogéenne et apparaît contemporaine des événements hyperthermiques du début de l'Éocène et souligne l'importance des faunes du Minervois dans la compréhension de l'histoire évolutive des faunes européenne à l'Éocène.

Remarque: Cette section dispose de sa propre numérotation des figures et tableaux. Les données supplémentaires et les annexes relatives à cette partie sont disponibles dans l'Annexe 6.

Two new species of *Eolophiodon* (Mammalia, Perissodactyla): Evidence of surprising diversity of early lophiodontids in the Middle Ypresian of Southern France

Authors : Vautrin Quentin[1], Tabuce Rodolphe[1], Vidalenc Dominique[2], Lopez Eric[3], Teodori Dominique[4], Laurent Yves[56], Lihoreau Fabrice[1]

[1]Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier, Université Montpellier, CNRS, IRD, EPHE Cc 064; place Eugène Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

[2]103, avenue F. Mitterand, 31800 St. Gaudens, France

[3] 2 rue Pasteur, F-21200 Beaune, France

[4]8 impasse de San Marino, 31140 Pechbonnieu, France

[5] Association Paléontologique du Sud-Ouest (APSO), 13, chemin des Telles, 31360 Roquefort-sur-Garonne, France

[6]Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, 35, allées Jules-Guesde, 31000 Toulouse, France

ABSTRACT

The Lophiodontidae is an endemic family of perissodactyls that is particularly abundant in european localities of the Eocene. This family of large herbivorous mammals appeared at the early Ypresian with the genus *Lophiaspis* in southern Europe, and diverged after the MP10 with the appearance of the genus *Lophiodon*, present from England to the Iberian Peninsula. However, while lophiodontids are well known after the MP10, their evolutionary history remains poorly documented between their appearance at the MP7 and the radiation of *Lophiodon*. In this work we describe two new species from the south of France attributed to the genus *Eolophiodon* (*E*. nov. sp.

A and *E*. nov. sp. B), a basal lophiodontid genus previously restricted to the MP8+9 locality of La Borie (Aude, France). The description of the two new species strengthen the diagnosis of the genus *Eolophiodon*, and allow us to identify the genus in the MP10 locality of Moli del Pont in Spain and thus to extend the temporal distribution of the genus to the late Ypresian. Phylogenetic analyses place the two new taxa at the base of the Lophiodontidae, alongside *E. laboriense* and *Ls*. *baicherei* and *Ls*. *occitanicus,* two poorly known and debated basal lophiodontids. Both taxa show a strong dental polymorphism, similar to that of *E. laboriense,* highlighting its preponderance within basal lophiodontids. The identification of several species of the genus *Eolophidon* in several localities in the south of Europe testifies to a diversity of basal lophiodontids previously unknown. This radiation of basal lophiodontids, highlighted in this work, is restricted to the Mesogean Province and appears contemporary with the hyperthermal events of the early Eocene and highlighted the importance of the fauna from the Minervois region in the understanding of evolutionary history of European fauna during the Eocene.

INTRODUCTION

The Eocene is a pivotal period in the evolutionary history of the placental mammals. The early Eocene is characterized by a series of brief but intense global warming events (Zachos et al., 2001; Vandenberghe et al., 2012; D'Haenens et al., 2014), coincident with the emergence and the rapid diversification of several modern orders of placental mammals (Gingerich, 2006). Among them, the perissodactyls (Odd toed ungulates) brutally diversified at the beginning of the Eocene with the first radiation of their major sub-orders (Hippomorpha, Titanotheriomorpha, Ceratomorpha and Ancylopoda) on all the Northern hemisphere (Bai et al., 2018).

The basal radiation of the perissodactyls, notably the equoidea, is well documented in North America due to the presence of fossil-rich and continuous geological series that cover the beginning of the Eocene in the Wyoming (Radinsky, 1963; Gingerich, 1991; Gingerich and Smith, 2006; Rose

et al., 2012). The European early Eocene evolutionary history of the perissodactyls is more enigmatic due to the lacks of such long geological series. The Lophiodontidae are one of the emblematic family of perissodactyls from the European Eocene. The lophiodontids appeared during the earliest Eocene (near the European Mammal Paleogene level ~MP7; Biochrom'97) in South Europe with *Lophiaspis maurettei* Depéret 1910 (Vautrin et al., submitted). They are present in nearly a hundred localities in all Western Europe, mostly after the MP10 (Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994; Remy, 2015). However, the lophiodontids are poorly known during most of the Ypresian (i.e., during the interval MP7-MP10). For instance, lophiodontids are only represented from three localities at the MP8+9,. Indeed, isolated teeth assigned to *Ls.* cf. *maurettei* are documented from the Paris basin locality of Mutigny (Savage et al., 1966); a fragmentary maxillary of *Ls. baicherei* have been described at Bagnoles, Southern France (Depéret, 1910), but the locality is poorly constrained in age (Marandat, 1987) and is possibly close to the MP10; and the genus *Eolophiodon* is described from the locality of La Borie based of large amount of material (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., 2019). However, this genus is only documented in the locality of La Borie and is monospecific. Despite the description of abundant material of *Eolophiodon laboriense*, the specific diversity of lophiodontids remains low during the middle Ypresian (close to the MP8+9).

Here, we report new material of Lophiodontidae from two localities in the Minervois basin (Southern France): Sainte Eulalie for which an age close to the MP8+9 was proposed (Danilo et al., 2013) and an original site, Tourouzelle. The material is abundant with completed tooth row in both localities and cranio-mandibular elements in Sainte Eulalie. The fossil remains from the two localities document the presence of two new lophiodontids morphologically close to *E. laboriense*. The description of these new taxa evidences an unsuspected diversity of the basal lophiodontids and partially fills the fossiliferous gap for lophiodontids between the MP7 and the MP10.

GEOLOGICAL SETTING

Sainte Eulalie: The site of Sainte Eulalie is located in the Minervois Basin, Southern France (Fig 1). The fauna was proposed close to MP8+9 because the fossiliferous level (Assignan Molasse) is inserted conformably between the Ventenac Limestone unit, which was dated during the interval MP7-MP8+9 (Fournes fauna), and the Agel Limestone unit, which is close to the MP10 (Azillanet fauna; (Marandat, 1987; Noiret et al., 2016). Chemostratigraphic data placed Sainte Eulalie at the top or just above of the "ETM3 interval", at a mid-biochron NP12 age, estimated close to 53-52 Ma (Noiret et al., 2016). The locality is characterized by a succession of sandstone facies with cross-bedded stratification, sandstone with ripple marks, sandstone beds with reworked oncolites and stromatolites, and clay deposits. These deposits are interpreted as a shallow water environment with

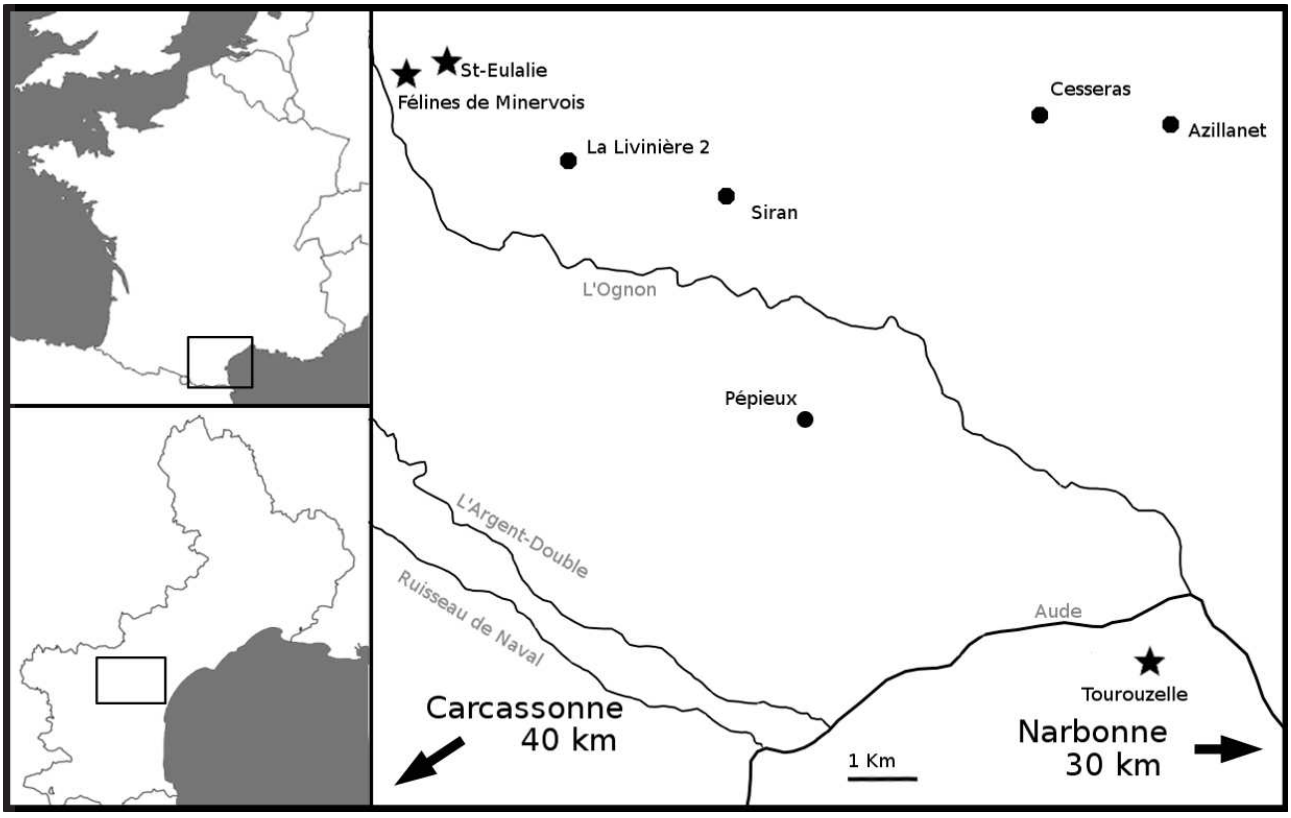


Figure 1. Map of the locality of Sainte Eulalie and Tourouzelle. Star : localities with remains of MP8+9 lophiodontids, Black circle: other localities MP10-15.

alternation of low and high energy environments, probably a shoreline or a floodplain (Danilo et al., 2013). The vertebrate fossils have been founded in a thick (0.8 m) level of sandstone with oncolites and stromatolites.

Tourouzelle: The site of Tourouzelle is near the eponym commune of Tourouzelle, 15 km from Sainte Eulalie (Fig 1), and consists of a lens of strongly indurated fossiliferous greenish clay with alternation of thin bed of micritic limestones and red sandstone beds The locality is poorly temporally constrained and is include in a formation dated from the Ypresian to the end of the Lutetian (Berger et al., 1990).

MATERIAL AND METHODS

The material presented in this study is the result of years of excavation by independent researcher and by a team from the University of Montpellier in Southern France. The material consists of 49 specimens from Tourouzelle and 13 specimens from Sainte Eulalie. The material is mostly composed of dental remains but cranial and mandibular elements are also known from Sainte Eulalie (Table 1). The material of both localities is temporary housed at the University of Montpellier and a cast of each specimen exist in the Montpellier collection. The material follows the numbering: UM-TOU-XXX for the specimens from Tourouzelle and UM-SEL-XXX for the specimens from Sainte-Eulalie. Dental and cranio-mandibular terminology and measurements follow Vautrin et al. (2019).

The phylogeny is investigated by a cladistic analysis. It is based on the matrix of Vautrin et al., (submitted) modified by the addition of the two new taxa and *Lophiodon parisience*, a recent representative (late Lutetian from the Paris Basin) of the family. Furthermore, we add a supplementary hippomorph taxa (*Eurohippus messelense*) and three isectolophids (*Isectolophus latidens*, *Cardiolophus radinsky* and *Chowlia europea*) in order to get better resolution for the basal

Table 1. List of material oncluded in this study

Specimens	Locality	Taxa	Nature
UM-TOU-28	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Maxillar with P3-M3
UM-TOU-29	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Dp4-M1
UM-TOU-30	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	M2
UM-TOU-31	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P4
UM-TOU-32	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P3
UM-TOU-33	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P2
UM-TOU-34	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P2
UM-TOU-36	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Fragmental mandible m1-m3
UM-TOU-37	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Fragmental mandible p4-m3
UM-TOU-38	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Fragmental mandible p4-m3
UM-TOU-39	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m2
UM-TOU-40	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m2
UM-TOU-41	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m1
UM-TOU-42	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	p4
UM-TOU-43	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	p4
UM-TOU-44	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	DP3
UM-TOU-45	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P2
UM-TOU-46	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-47	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-48	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Throchlea humerus
UM-TOU-49	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Ulna
UM-TOU-50	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Femur distal
UM-TOU-51	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Femur distal
UM-TOU-53	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Cuboid
UM-TOU-57	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Phalanx
UM-TOU-80	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	p4
UM-TOU-81	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Maxillar with P2-M3
UM-TOU-84	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Palate with P3-M3 P4-M3
UM-TOU-85	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-87	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m3
UM-TOU-88	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Canine
UM-TOU-89	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m2-m3
UM-TOU-90	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m3
UM-TOU-91	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m3
UM-TOU-92	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	m2
UM-TOU-94	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	p3
UM-TOU-96	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Maxillar with P4-M3
UM-TOU-99	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P4

Table 1. continued

UM-TOU-100	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P4
UM-TOU-101	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	P3
UM-TOU-109	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Canine
UM-TOU-110	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-111	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-112	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-113	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-116	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Incisor
UM-TOU-118	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	p4
UM-TOU-119	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	p2
UM-TOU-120	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	dp3
UM-TOU-121	Tourouzelle	*Eolophiodon* nov. sp. A	Femur
UM-BRI-9	La Borie	Eolophiodon nov. sp. B	P2-M3
A/16.SP0.16	La Borie	Eolophiodon nov. sp. B	M3
UM-SEL-42	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Nuchal part of the cranium
UM-SEL-57	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Cranium with P2-M2 P2-P4
UM-SEL-104	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Cranium
UM-SEL-105	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Mandible p2-m3
UM-SEL-107	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Fragmental mandible c-m2
UM-SEL-108	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	m2-m3
UM-SEL-109	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	p3-m3
UM-SEL-110	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	m2-m3
UM-SEL-111	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	p3-m3
UM-SEL-112	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	P3-M3
UM-SEL-113	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	P2-M3
UM-SEL-114	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	P2-M3
UM-SEL-115	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	M2
UM-SEL-116	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	m1-m2
UM-SEL-117	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Metacarpus III
UM-SEL-118	Sainte Eulalie	Eolophiodon nov. sp. B	Metacarpus III
S.L.FM1	Féline Minervois	Eolophiodon nov. sp. B	P4
S.L.FM2	Féline Minervois	Eolophiodon nov. sp. B	M2
S.L.FM3	Féline Minervois	Eolophiodon nov. sp. B	p2-p4

relationships of Perissodactyla. The characters 187 to 197 are original characters compared to Vautrin et al. (submitted).

We analyzed the matrix using heuristic search option in Paup 4.0a162 (Swofford, 2003) with 1000 replications and branch swapping with random stepwise addition with the TBR swapping algorithm. The consistency and retention indexes, as well as Bremer indexes for each node have been calculated under Paup 4.0a162. The number of unambiguous synapomorphies has been tracked on the Mesquite software (Version 3.04;Maddison and Maddison, 2015).

SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

Order : PERISSODACTYLA OWEN, 1848

Suborder: TAPIROMORPHA HAECKEL, 1873

Infraorder: ANCYLOPODA COPE, 1889

Family : LOPHIODONTIDAE GILL, 1872

Genus : *Eolophiodon* Robinet, Remy, Laurent, Danilo and Lihoreau, 2015

Type species: *Eolophiodon laboriense* Robinet, Remy, Laurent, Danilo and Lihoreau, 2015

Diagnosis (Vautrin et al., 2019)**:** small Lophiodontidae with a relatively narrow braincase and reduced preglenoid process on the cranium. No metacone on P2; endometacrista on P3; paracone and metacone close together but not fused on P4; incomplete protoloph and metaloph on P3 and P4; metaconule missing on P4. No distinct paraconule but ectostyle present on upper molars. Prehypocristid directed to the middle of the protolophid on lower molars; wide hypoconulid on m3 surrounded by a complete cingulum.

Eolophiodon nov. sp. A

(figure 2, table 2)

Holotype: UM-TOU-28, right P3-M3 (Fig 2C)

Paratype: UM-TOU-37, fragmentary mandible with p4-m3.

Material: see Table 1

Type locality: Tourouzelle (Aude departement, Southern France), 20 km northwestward from Narbonne

Age of the locality and stratigraphy: Formation of "Molasse de Caracassonne" (Ypresian-Bartonian).

Diagnosis: Small lophiodontid, of the size of *E. laboriense*. Triangular P3 with close paracone and metacone, only separated by a lingual groove; DP4 and M1 with mesiodistally constricted lingual part; broad M3; upper molars with small paraconule and without mesostyle; Thin mesial, lingual and distal cingulum on upper premolars; quadrangular DP3.

Differential diagnosis: Differs from *E. laboriense* by the presence of a lingual groove on the ectoloph of the P3, by a more mesiodistally constrict M1 and DP4, larger M3, thinner cingulum on the upper premolars and a more quadrangular DP3. Differs from *Lophiaspis* by its smaller paraconule on the upper molars and its larger M3. Differs from *Lophiodon* and *Paralophiodon* by its small P2 with a distal occlusal basin, its more triangular P3, the presence of a distinct paraconule on the upper molars and the absence of ectostyle.

Upper incisor.

The crown of upper incisors is semicircular. UM-TOU-84 is larger than the other incisors and is interpreted as a I2, which is the biggest incisor in *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907). The I2 is nearly conical, its lingual side is only slightly concave. A small crest extends the tip of the I2 to its distal edge. The cingulum is thick distally and lingually and is wrinkled on the lingual edge of the teeth. Labially, the cingulum is smoother and thinner. The root of the I2 is broad and slightly

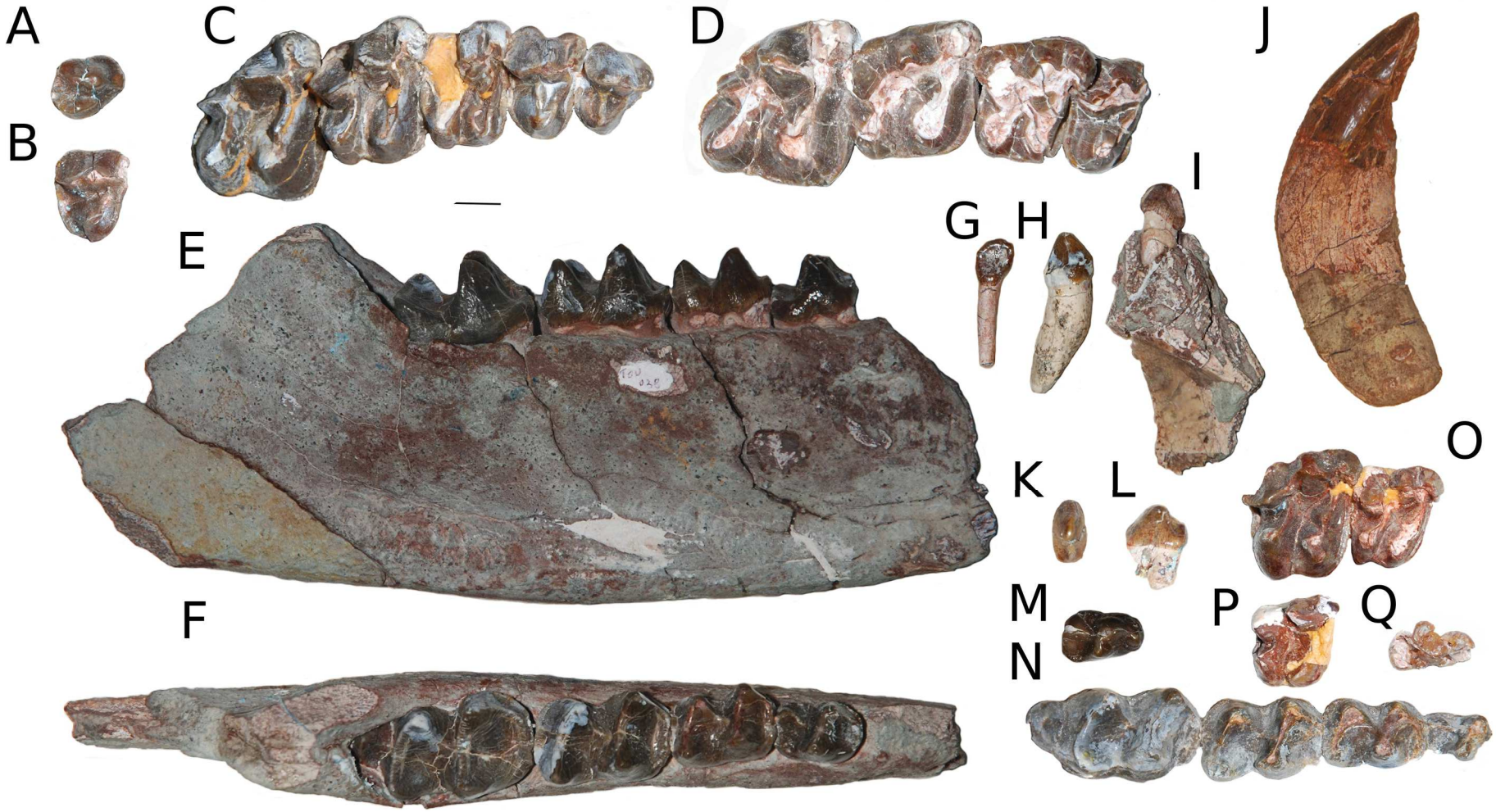
Table 2. Dental measurements (in mm) of E. nov. sp. A

Specimens	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3	LDP3	WDP3	LDP4	WDP4
UM-TOU-28			12.5	13.7	13.0	18.0	15.9	20.4	21.0	23.6	22.3	27.1				
UM-TOU-29							19.5	21.3							14.5	16.8
UM-TOU-30									23.9	23.5						
UM-TOU-31					15.0	16.7	19.5	21.3								
UM-TOU-32			12.4	14.8												
UM-TOU-33	11.2	8.0														
UM-TOU-34	10.6	8.4														
UM-TOU-44													14.0	14.3		
UM-TOU-45	11.6	8.6														
UM-TOU-81	10.6	8.4	13.0	13.2	14.0	16.2	19.9	19.0	23.3	22.7	24.8	26.1				
UM-TOU-84 left					14.1	19.1	18.7	19.6	24.1	23.0	25.3	28.5				
UM-TOU-84 right							18.9	19.0	25.2	22.0	25.4	29.0				
UM-TOU-96					12.8	18.8	18.5	20.8	22.3	21.4	23.8	26.1				
UM-TOU-99					13.3	18.8										
UM-TOU-100					14.7	18.0										
UM-TOU-101			12.7	15.5												
	Lp2	**Wp2**	**Lp3**	**Wp3**	**Lp4**	**Wp4**	**Lm1**	**Wm1**	**Lm2**	**Wm2**	**Lm3**	**Wm3**	**Ldp2**	**Wdp2**		
UM-TOU-36							17.1	13.2	19.5	15.2	28.8	18.0				
UM-TOU-37					14.1	8.7	16.8	11.5	21.3	14.4						
UM-TOU-38					11.7		17.2	12.5	20.9	15.9	28.5	16.0				
UM-TOU-39									23.4	15.0						
UM-TOU-40									21.2	14.0						
UM-TOU-41							17.0	12.2								
UM-TOU-42					14.9	10.2										
UM-TOU-43					15.5	10.2										
UM-TOU-80					16.3	11.8										
UM-TOU-87											34.3	17.0				
UM-TOU-89									23.2		33.5	18.1				
UM-TOU-90											34.4	16.4				
UM-TOU-91											29.8	17.6				
UM-TOU-92									22.3	12.6						
UM-TOU-94			13.3	8.2												
UM-TOU-118					14.2	9.5										
UM-TOU-119	9.8	5.6														
UM-TOU-120													12.1	5.7		

curved. The I3 (Fig 2I) is smaller and less high than the I2. The I3 is more spatulate than the I2 and is less pointed (Fig 2H,I). The root of I3 is slightly thinner than in I2.

Upper cheek teeth.

The P1 is unknown as no rostral part of the maxillary has been preserved. The P2 has a triangular occlusal outline and is narrow labiolingually (Fig 2A, tab 2) as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and *Lophiaspis maurettei* (Depéret, 1910). The parastyle is not distinct from the cingulum as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) but is smaller, lower and thinner. The P2 presents in most of the specimen a unique broad labial cusp, the paracone, as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). Only UM-TOU-45 displays a small metacone distal to the paracone (Fig 2A). This polymorphism is


A
B
C
D
J
I
G
H
E
K
L
O
M
N
P
Q
F

Previous page

Figure 2: Dental remains of *E.* nov. sp. A from Tourouzelle. A, P2 (UM-TOU-45); B P3 (UM-TOU-32; reverse), C, P3-M3 (UM-TOU-28; reverse); D, P4-M3 (UM-TOU-96), E, fragment of mandible and p4-m3 (UM-TOU-37) in labial viewand F, in occlusal view; G, i1 (UM-TOU-47) in lingual view; H, i2 (UM-TOU-85) in lingual view; I, i3 (UM-TOU-110) in lingual view; J, isolated canine (UM-TOU-109); K, p2 (UM-TOU-119) in occlusal view and; L in occlusal view; M, p3 (UM-TOU-94; reverse); N, p4-m3 (UM-TOU-38); O, DP4-M1 (UM-TOU-29; reverse), P, DP3 (UM-TOU-44); Q, Dp2 (UM-TOU-120). Scale bar =10mm

also observed in *Lophiaspis maurettei* (Vautrin et al., submitted). The metacone is not fully on UM-TOU-45 distinct from the paracone and the two cusps are only separated by a shallow groove on the labial and lingual side of the ectoloph. The labial side of the metacone is flat. The lingual side of the paracone of UM-TOU-81 shows an endoparacrista. The endoparacrista is salient, short, and does not contact the protocone. The protocone is low and slightly more distal than the paracone. The protocone of UM-TOU-45 extends mesially in a short and curved preprotocrista, which does not join the ectoloph. There is no paraconule on all the specimen. The P2 does not display a postprotocrista as in *Ls. baicherei*, *L. remense* and *L. baroensis* (Checa Soler, 1997; Savage et al., 1966; Vautrin et al., submitted) and contrary to *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907). The postprotocrista is polymorphic and can be present or absent in *L.* aff. *eygalayense* and *E. laboriense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). The occlusal basin is wide, semi-circular and, is surrounded by a distal cingulum as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015).

The P3 has a triangular outline in occlusal view (Fig 2B-D). The parastyle is higher and more salient than in P2 and is more distant from the paracone. The paracone and the metacone are close and not distinct. A shallow groove labially separates the two cusps as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) but a small lingual groove is also present. The metacone is smaller than the paracone and its labial side is flat as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The lingual side of the metacone bears a salient endometacrista. The protocone is extended mesially by a preprotocrista. The preprotocrista is short, straight and does not join the ectoloph as in *E. laboriense* (Robinet et

al., 2015) and contrary to *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Dedieu, 1977). The paraconule lacks in all specimens. The P3 always displays a long and salient postprotocrista, except on UM-TOU-32 (Fig 2B). In the latter, the postprotocrista joins the endometacrista as in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019), *Lophiaspis maurettei* (Vautrin et al., submitted) and *P. leptorhychum* (Dedieu, 1977). The cingulum is thin mesially and distally. Lingually, the cingulum is thinner than mesially and distally and is interrupted on the lingual margin of the protocone. Labially, the cingulum appears thicker below the parastyle and below the metacone.

The P4 is longer and quadrangular unlike the P3 in occlusal view, with a wider and higher parastyle (Fig 2C-D). The metacone is broader than in P3 and has the same size than the paracone. The paracone and the metacone are close as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). They are separated by shallow lingual and labial grooves. Labially, the metacone is flat as in P3 (Fig 2C-D). Most of the P4 from Tourouzelle displays a postprotocrista that joins the ectoloph. This postprotocrista is only lacking in two specimens (UM-TOU-96, UM-TOU-99; Fig 2D).

The M1 is quadrangular, long labiolingually but is highly compressed mesiodistally lingually (Fig2 C,D,O), unlike to the other lophiodontids (Filhol, 1888; Savage et al., 1966). The parastyle is high and broad. A deep narrow grove separates labially the parastyle and the paracone. The parastyle is projected mesiolingually and is more extended labially than the paracone as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015)(Fig 2C,D,O). Mesially the parastyle overlaps the distal part of the metacone of the P4. The preparacristyle is short, oriented lingually, and joins the postmetacrista of the P4. The postparacristule is oriented distolingually and joins the preparacrista. The paracone is high and broad and is highly convex labially. Lingually, the paracone appears convex without endoparacrista. The endoparacrista lacks as in most specimens of *Ls. maurettei* (Vautrin et al., submitted). The endoparacrista is polymorphic in *E. laboriense, L.* aff. *eygalayense* and in *L. lautricense* (Vautrin et al., 2019). The metacone is well separated from the paracone and is lingually shifted. The labial side of the metacone is flat, without central convexity as in *Ls. maurettei*, *E.*

laboriense and *Paralophiodon* (Dedieu, 1977; Robinet et al., 2015; Vautrin et al., submitted). There is no ectostyle as in *Ls maurettei* (Vautrin et al., submitted) and as in some specimen of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019).

The upper molars present a distinct paraconule (Fig 2C,O), absent in *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Depéret, 1907; Radinsky, 1964; Dedieu, 1977). The paraconule is slightly broader than in *E. laboriense* but is smaller than in *Lophiaspis* (Depéret, 1910; Robinet et al., 2015) and forms a broad convexity on the internal slope of the protoloph. The preprotocrista is salient and joins the paraconule. In two specimens (UM-TOU-28 and UM-TOU-29; Fig 2C,O), a small notch is present lingually to the paraconule and joins the preprotocrista as in *Lophiaspis (*Vautrin et al., submitted*)*. The notch on the preprotocrista is shallower than in *Ls. baicherei* and *Ls. occitanicus* housed in the FSL and ICP. The protoloph joins the ectoloph between the parastyle and the paracone. The metaloph is formed by a strong hypocone and the prehypocrista, which contacts the ectoloph mesiolingually to the metacone. The metaconule is absent, as in the other lophiodontids (Radinsky, 1969). The cingulum is thin mesially and distally. Lingually, the cingulum is interrupted below the protocone and the hypocone on all upper molars. The cingulum appears thicker lingually and is not interrupted on the M3 of the holotype of *Ls. baicherei* and in one specimen of *Ls. maurettei* from Palette (Vautrin et al., submitted).

The M2 is larger than M1 (Table 2) with a wider lingual part (Fig 2C,D). The parastyle is broader than in M1 but is less mesially extended. The preparacristule is more mesiolingually oriented. A long and blunt endoparacrista is present in only one specimen (UM-TOU-30). The M3 is significantly larger than the M2 with a greater M2/M3 size differences than in other basal lophiodontids (Fig 2C,D, Fig 3). The parastyle is more projected labially than in the other molars thus the M3 outline appears triangular as in *Paralophiodon* (Dedieu, 1977) and some specimen of *E. laboriense* and *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). A broad short blunt endoparacrista is present in the M3 of UM-TOU-84.

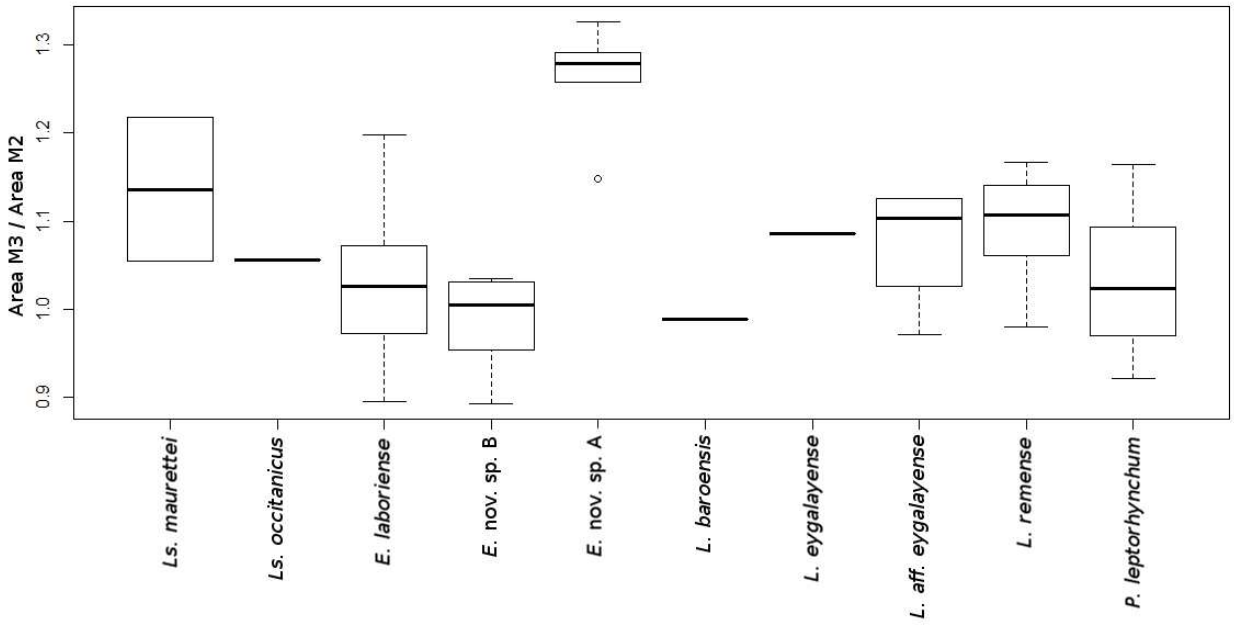


Figure 3: Boxplot of the ratio AreaM3/M2 in early lophiodontids.

Lower Incisors

The lower incisors are smaller than the upper one. (Fig 2G). The crown is nearly quadrangular in labial view and spatulate, with a slightly convex labial side and a concave lingual side. The root of the i1 is thin, compressed mesio-distally and is nearly straight.

Lower canine.

Two isolated lower canines are known from Tourouzelle. UM-TOU-109 is broad and high and slightly curved like a fang (Fig 2J) as in other lophiodontids (Filhol, 1888; Crochet et al., 1997; Robinet et al., 2015). The cingulum is very thin and does not present a bud surrounding the cervix contrary to *L. remense*, (Savage et al., 1966). There is no mesial crest unlike on the canine of *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Lingually, the canine displays a broad wear surface from its tip to nearly its basis. The root is broad mesiodistally and slightly constricted transversally. The canine is similar in size to the canine of a male of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). Tou88 is slender and smaller. The specimen is mesiodistally shorter and constricted transversally. It is not as small as in the presumed female of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019).

Lower check teeth

The p2 has an oval outline in occlusal view (Fig 2K). The p2 is transversely flattened and the trigonid is as wide as the trigonid. The protoconid is central. The p2 does not bear a paraconid (Fig 2K,L) as in most of the specimens of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). A short postprotocristid is present distolingually. The hypoconid is smaller and lower than the protoconid and is centrally located labiolingually (Fig 2K,L). The prehypocristid is high and connects with the protoconid. As in *E. laboriense*, only a very thin cingulum is visible on the mesiolabial side of the teeth.

The p3 is triangular in occlusal view, with a wider talonid than on p2 (Fig 2M). The protoconid and the metaconid are twinned. The metaconid is smaller than the protoconid and is more distally placed as in other lophiodontids. The preprotocristid is lingually curved and is connected mesially to a paraconid as in *L. remense* (Savage et al., 1966) and some specimens of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). The paraconid is lower than the protoconid and the metaconid but is slightly smaller than the metaconid. The inner lingual concavity of the protoconid is wide. The hypoconid is low as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The prehypocristid is short, slightly curved lingually and joins the protolophid between the protoconid and the metaconid. Distally, the p3 displays a curved posthypocristid that is connected to the lingual side of the metaconid. As in *Lophiaspis* and *E. laboriense* (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., 2019), the p3 does not bear an entoconid. A thin cingulum is only visible on the labial side of the tooth, as in *E. laboriense* and *L. tapirotherium* (Robinet et al., 2015).

The p4 is more rectangular than the p3 with a talonid as width as the trigonid. The protoconid and the talonid are more distant and more individualized than in p3 (Fig 2F-N). The metaconid is similar in size to the protoconid and is more distally placed. The postprotocristid and the postmetacristid are connected and form a short protolophid. There is no paraconid on the p4 (Fig 2E-F,N). The hypoconid is more lingual than in p2 and p3. The prehypocristid reaches the

protolophid on its middle as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). There is no entoconid on the p4 (Fig 2F,N) as in *Lophiaspis*, *E. laboriense*, *L. remense* and *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Savage et al., 1966; Robinet et al., 2015). The cingulum is thick below the preprotocristid and between the protoconid and the hypoconid, and is thinner below the protoconid.

The lower molars are rectangular and bilophodont as in other lophiodontids. The lophids are parallels and slightly oblique with the lingual cusps being more distal than the labial cusps. The prehypocristid is oriented toward the center of the protolophid as in the other lophiodontids (Robinet et al., 2015; Savage et al., 1966; Vautrin et al., submitted) and always reaches the basis of the protolophid in m1 and m2. Short preentocristid and postectometacristid are present on UM-TOU-38 (Fig 2N). The cingulum is thin, present on mesio-distal and labial margin and, is interrupted below the protoconid.

The m2 are longer than the m1 with more distant lophids but are otherwise morphologically similar to the m1. The postectometacristid is present in half of the specimens (2/4). The postectometacristid is longer and more salient than in m1 (Fig 2F,N), condition similar to that in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). The preentocristid, when present (UM-TOU-38 and UM-TOU-92; Fig 2N) is longer and sharper than in m1 as in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). The cingulum is slightly thicker labially than in m1.

The m3 are longer and wider than the m2. As in *Lophiodon, Paralophiodon* and *E. laboriense* the m3 display a broad and high hypoconulid. The hypoconid does not present a prehypocristulid. No accessory conulid is visible on the known specimens. The postectometacristid is present in all specimens (excepted UM-TOU-91) and is longer then in m2. The preentocristid is present in one third of the known specimens (UM-TOU-38 and UM-TOU-91; Fig 2N). The preentocristid is longer than in m2 and is more blunt. The prehypocristid is lower and shorter than in anterior molars so that it does not reach the protolophid in some specimens (UM-TOU-89 and

UM-TOU-87). This contact is also absent in UM-TOU-91 but the specimen is deformed. Labially, the cingulum is interrupted below the protoconid, the hypoconid and the hypoconulid.

Decidual teeth.

The DP3 (Tou44; Fig 2P) has a quadrangular outline in occlusal view. The DP3 is relatively longer mesiodistally than M1-M2 but present otherwise a similar morphology. The protocone and the hypocone have similar size and are aligned in the sagittal axis as in *Lophiodon* (Butler, 1952). In *E. laboriense* and *Ls. maurettei* the hypocone is larger than the protocone and is more lingually extended (Vautrin et al., submitted). The presence of an endoparacrista or a paraconule cannot be attested due to the damaged condition and wear of the tooth.

The DP4 (UM-TOU-29; Fig 2O) is labiolingually long but mesiodistally constricted as the M1. The tooth is nearly identical to the M1 with only a more convex metacone labially.

The dp2 (UM-TOU-120; Fig 2Q) is mesiodistally long and labiolingually narrow. The paraconid is broad as in *Lophiodon* (Butler, 1952) and nearly as wide as the protoconid. In *Ls. maurettei*, the paraconid is relatively smaller. The metaconid is absent and the tooth does not display a postprotocristid. The talonid is as wide as the trigonid. The talonid is heavily worn and the hypocone is not visible.

Postcranium

Few post-cranial material can be assigned to *E.* nov. sp. A a distal fragment of left humerus, a left femur a cuboid and a medial phalanx.

The capitulum of the humerus does not present a marked keel (Fig 4A) contrary to tapiromorph (Holbrook, 2001) but like in *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Holbrook, 2009).

The femur is long and more gracile (Fig 4B) than in *Lophiodon* (Holbrook, 2009) and is as high as in *Hyrachyus modestus* (Bai et al., 2017). The head is spherical with a *fovea capitis* placed away of the margin of the head as in *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Holbrook, 2009). The greater

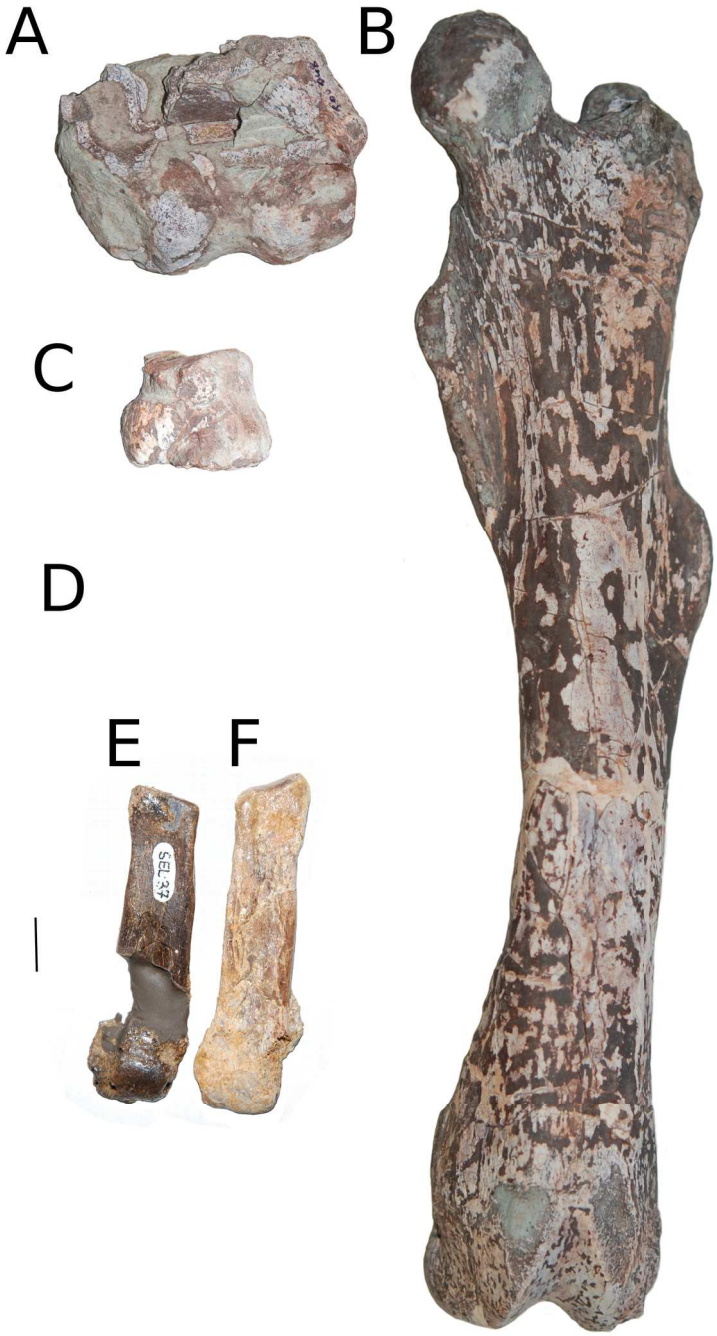


Figure 4: Postcranian remains of *E.* nov. sp. A from Tourouzelle. A, Trochlea of the humerus (UM-TOU-48) in posterior view; B, Ulna (UM-TOU-49) in medial view; C, femur (UM-TOU-121) in anterior view; D, Cuboid (UM-TOU-53), in medial view; E, Medial phalanx (UM-TOU-57) in anterior view. Scale bar=10mm

trochanter is small and not proximally extended and, it lays more distally than the femoral head. The lesser trochanter is weak and does not extend medially. It forms a thick ridge similar to what is described in *Eomoropus* (Osborn, 1913). The third trochanter is smaller and less extended than in *Lophiodon* and *Paralophiodon*. Distally, the medial condyle is larger than the lateral one and extends more caudally. The groove for the patella is wide and shallow. The cuboid and the medial phalanx (Fig 4C-D) found in Tourouzelle are morphologically similar to the one of *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Holbrook, 2009)

Eolophiodon nov. sp. B

(Figures 5-9 tables 3-5)

Holotype. A fragmentary cranium consisting in two fragments (UM-SEL-42 and UM-SEL-57) Fig 5-9)

Paratype: UM-SEL-105, complete mandible

Material:

UM-SEL-104, UM-SEL-105, UM-SEL-107, UM-SEL-108, UM-SEL-109, UM-SEL-110, UM-SEL-111, UM-SEL-112, UM-SEL-113, UM-SEL-114, UM-SEL-115, UM-SEL-116, UM-SEL-117. UM-SEL-118

Type locality: Sainte Eulalie, Château Sainte Eulalie, La Livinière 25 km northeastward from Carcassone(Hérault departement, France) (Annexes)

Other localities: Félines Minervois (lieu dit « les Enfer » 1km from Sainte Eulalie) ; La Borie (Saint -Papoul, Aude departement, see Laurent et al., 2010; Vautrin et al., 2019)

Age of the locality and stratigraphy: Assignan Molasse unit, ~MP8-9, early Eocene (Danilo et al., 2013), ETM3 interval, mid-NP12 (Noiret et al., 2016) estimated between 53 and 52 Ma.

Diagnosis: Small lophiodontid, size of *Lophiaspis baicherei* and the smallest *E. laboriense;*. *q*uadrangular P3 and P4; close but distinct paracone and metacone on the P3; small paraconule merged into the protoloph and unotched preprotocrista on the upper molars; distal part of the mandibular symphysis at the p2 level; presence of a postglenoid foramina; concave glenoid cavity and a high postorbital constriction.

Differential diagnosis: Differs from *Lophiaspis*, *E. laboriense* and *E.* nov. sp. A by its quadrangular P3 and by smaller paraconule merged into the protoloph on the upper molars. Further differs from *E. laboriense* by more distant paracone and metacone separated by a lingual groove on the ectoloph of the P3 and more concave glenoid cavity. Also differs from *E.* nov. sp. A by its smaller size and relatively small M3. Differs from *Lophiodon* and *Paralophiodon* by the presence of a postglenoid foramen, and a mandibular symphysis ending at the level of the p2.

Cranium.

The nasal is wide and overlays the premaxillary (Fig 5A). The nasal notch is shallow with its posterior border located at the mesial edge of the I3 like in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and other early perissodactyls (Holbrook, 2001; Holbrook, 2009). The premaxillary is the only bone that forms the posterior part of the nasal notch as in other lophiodontids (Holbrook, 2009). The premaxillary displays three incisor alveoli on UM-SEL-114. The suture between the premaxillae and the maxillary is slanted as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and *Lophiodon,* except *L. cuvieri* (Filhol, 1888) where it is more vertical. The maxillary is high and long and forms the majority of the rostrum as in other early perissodactyls (Holbrook, 2001). The canine alveolus is broad (10,9x9,6 mm in UM-SEL-57) as in other Lophiodontidae (Filhol, 1888). The post canine diastema is relatively long (Table 3) as in other Lophiodontidae, except *P. buchsowillanum* (Fischer,

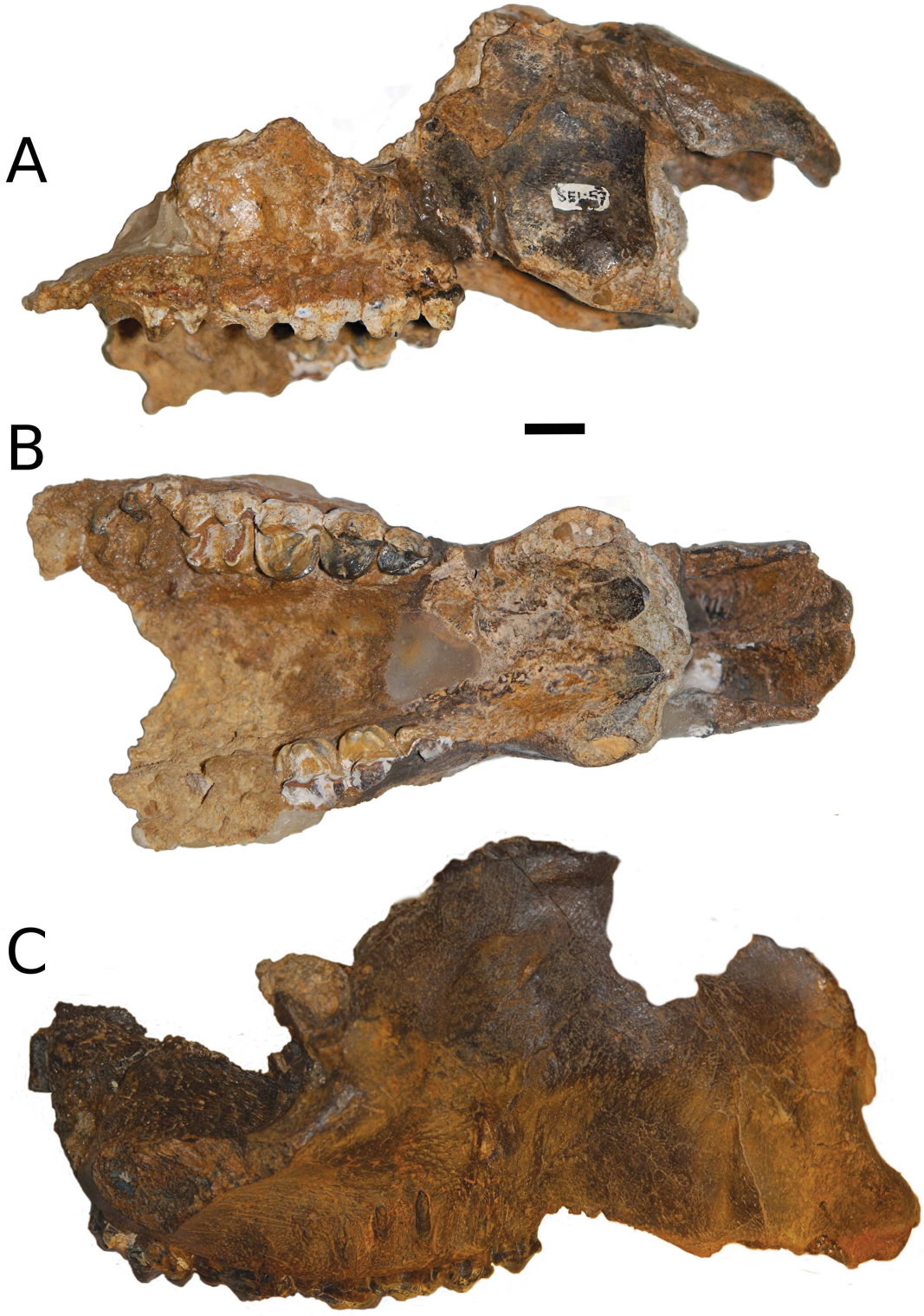


Figure 5: Anterior part of the cranium of *E.* nov. sp. B from Sainte Eulalie. A, UM-SEL-57 in lateral view; B, UM-SEL-57 in ventral view; C, UM-SEL-114 in lateral view. Scale bar=10mm

1977). The maxillary presents a slight constriction distally to the canine diastema (Fig 5B) as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). A wide, tear-shaped, infra-orbital foramen is open at the level of the P2-P3 contact. The anterior margin of the orbit is located above the M1. The facial part of the lacrimal is reduced as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and is relatively smaller than in *Lophiodon* (Holbrook 2009). The lacrimal does not contact the nasal on UM-SEL-114 (Fig 5C) as in the other lophiodontids (Holbrook, 2009; Robinet et al., 2015; Vautrin et al., submitted). The zygomatic arches start at the M2-M3 level and bear a sharp post-orbital process.

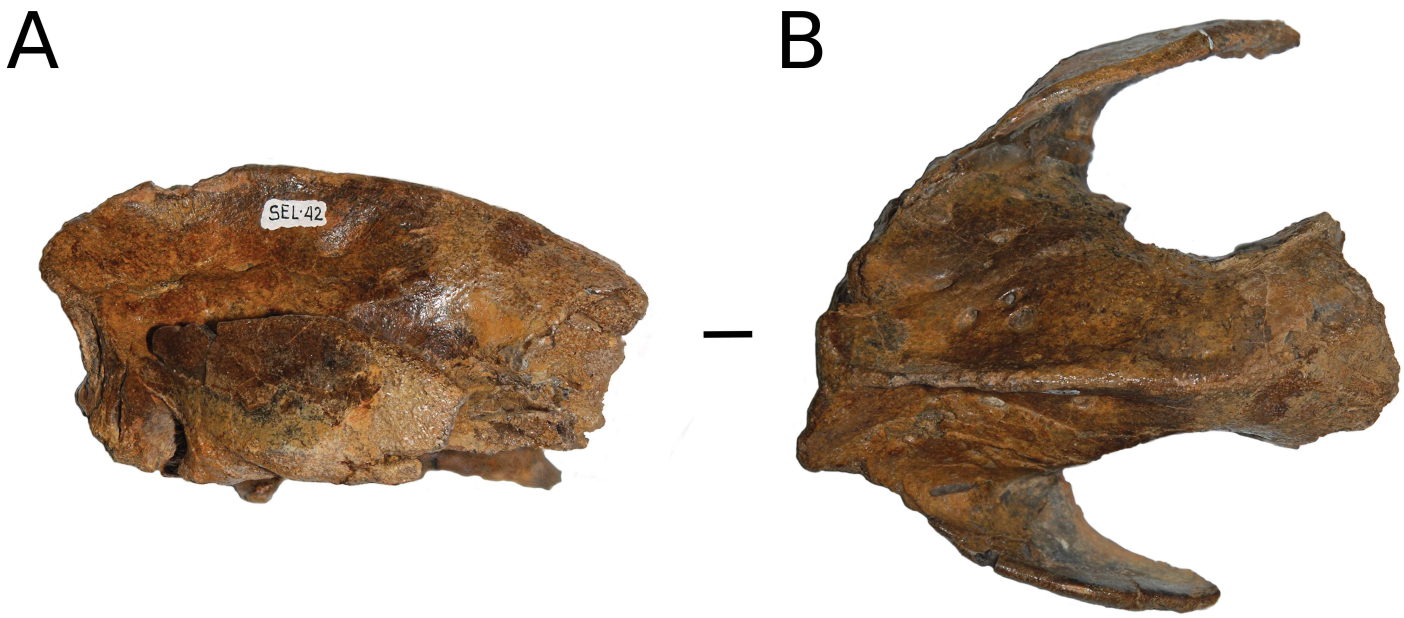


Figure 6: Posterior part of the cranium of *E.* nov. sp. B from Sainte Eulalie. A, UM-SEL-42 in lateral view; B, UM-SEL-42 in dorsal view. Scale bar=10mm

The cranium displays a high post-orbital constriction in dorsal view (Fig 6B). As described in *E. laboriense*, the post-orbital constriction is much more posterior to the orbit and the braincase is narrower than in *Lophiodon* (Robinet et al., 2015). The constriction is more pronounced that in *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Holbrook, 2009) and looks similar to that of *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The frontal line joins just behind the orbit as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The sagittal crest in UM-SEL-42 is less high than in male of *E. laboriense* and of *P. leptorhynchum*

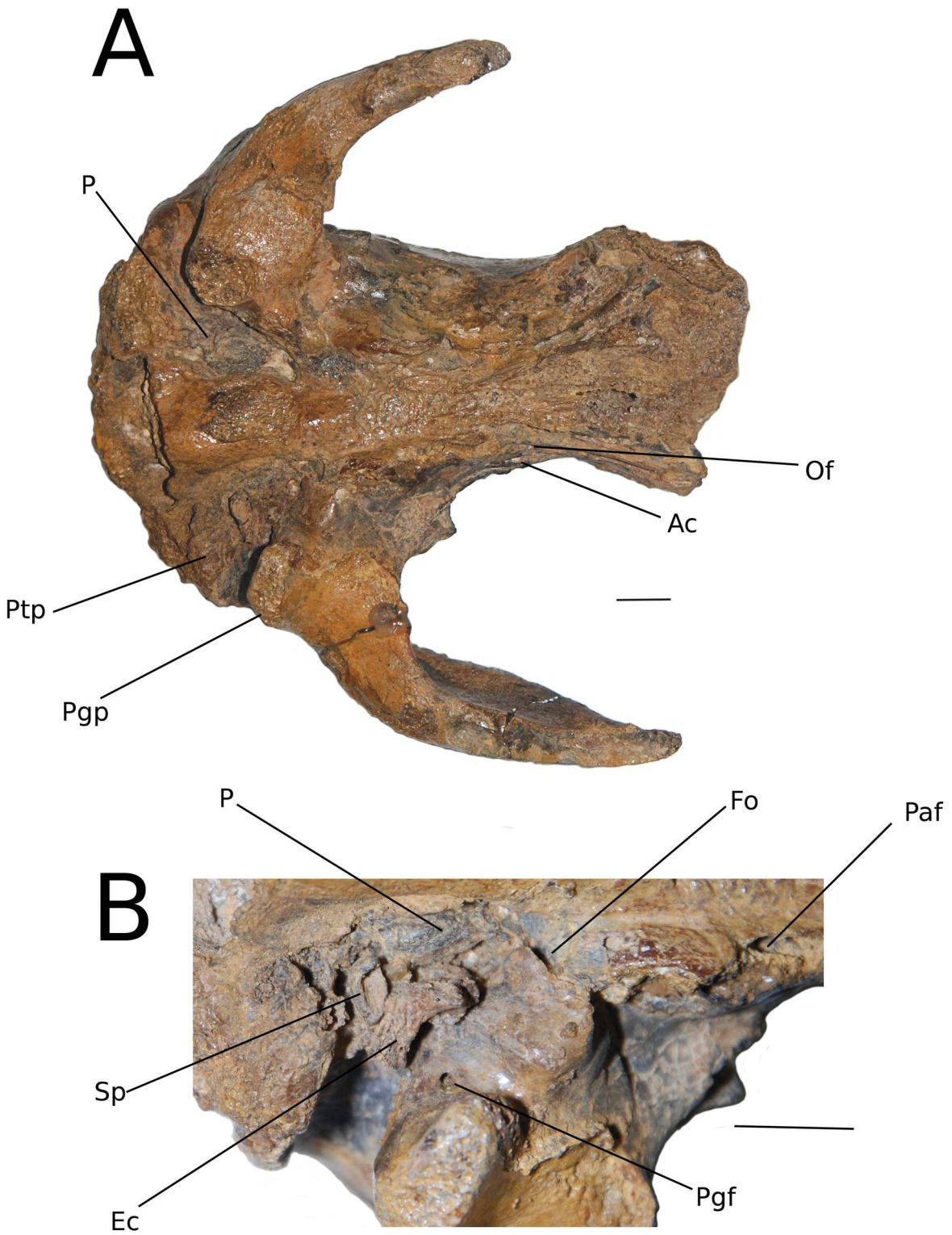


Figure 7: Basicranium of *E.* nov. sp. B from Sainte Eulalie. A, UM-SEL-42 in ventral view, B; close up of the auditory region of UM-SEL-42. Ac, Opening of the alisphenoid canal; Ec, Ectotympanic; Fo, Foramen ovale, Of, Optic foramen, P; Petrosal; Paf, Posterior opening of the alisphenoid canal; Pgf, Post-glenoid foramen; Pgp, Post-glenoid process; Ptp, Post-tympanic process; Sp, Styloid process. Scale bar=10mm

(Depéret, 1907; Robinet et al., 2015) and the nuchal crests are less nuchally inclined (Fig 6A) as in the female of *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907). The nuchal crests form nearly a flat angle in dorsal view at the junction with the sagittal crest as in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). The occipital condyles are badly damaged and the *foramen magnum* appears deformed.

The alisphenoid contacts the parietal just caudally to the post-orbital constriction and the suture between the two bones is oriented rostro-dorsaly. The alisphenoid also contacts the parietal as in *Hyrachyus* (Holbrook, 2001). The optic foramen and the sphenorbital foramen are equal in size. The foramen *rotundum* and the opening of the alisphenoid canal are confluent as in other early perissodactyls (Holbrook, 2001; Bai et al., 2017).

In ventral view the palate is concave and broader (Fig 5B) than in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). Two wide anterior fenestrae open at the incisors level. The posterior palatine foramina opens at the M3 level, more posteriorly than in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The choanae open at the M3 level on all specimens, as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). There is no torus delimiting the mesial edge of the choanae contrary to *E. laboriense* (Robinet et al., 2015).

The alare foramen is located latero-nuchally to the pterygoid lamina (Fig 7B). The pterygoid laminae are long and thin as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The glenoid cavity is concave as in *Lophiaspis maurettei* (Vautrin et al., 2019) but is more constricted rostro-caudally like in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and *Lophiodon* and *Paralophiodon*. The post-glenoid process is extended ventrally and ends in a small hook rostro-laterally curved (Fig 6A) as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The post-glenoid foramina is present medionuchally to the post-glenoid process (Fig 7B) as in *E. laboriense* and *Ls. maurettei* (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., submitted) whereas it lacks in *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Holbrook, 2009). Its presence is considered as a primitive condition for perissodactyls (Holbrook, 2001). The foramen ovale opens just caudally to the posterior opening of the alisphenoid canal (Fig 7B). The foramen lacerum opens caudally to the foramen ovale (Fig 7B). The post-tympanic process is broken and its length

cannot be measured. Laterally the stylomastoid foramen is wide, dorsoventrally elongated as in *Eolophiodon laboriense* (Robinet et al., 2015). The right ectotympanic is broken but attached to the skull (Fig 7A-B). Fragment of the ectotympanic are still present on the lateral side of the basioccipital (Fig 7B) and shows that the ectotympanic covered the petrosal as in the early chalichothere *Litolophus* and *Eomoropus* (Holbrook, 2001). In early *Heptodon* the ectotympanic is a thin horseshoe-shape ridge of bone and is loosely attached to the skull and does not cover the petrosal (Radinsky, 1965; Holbrook, 2001). The ectotympanic is not well preserved in *Lophiodon* and the morphology of the ectotympanic is unknown in *Lophiodon-Paralophiodon* (Holbrook, 2009). However, some specimens housed in the GeiseltalMuseum present fragment of the ectotympanic still attached to the skull. The styloid process is still visible and is oriented ventrally (Fig 7B). However, the presence of a fused tympanic bulla cannot be attested due to the fracturation of the bone.

Table 3. Cranial measurements (in mm) of E. nov. sp. B

Specimen	DL	DW	PW	HM1	OC	CZ	HZ	WZ	PGW	PGH	GCW	GCL
SEL-42			34.8		64.6	128.0	32.8	7.8	16.4	10.6	20.1	25.4
SEL-57	23.4	35.2										
UM-SEL-104	24.1	31.2		69.3					14.9	11.1		

DL: diastema length; DW: diastema width; HM1: height at M1; PW: postorbital width; OC: occipital length; CZ: cranium width at the zygomatic; HZ: height of the zygomatic arches; WZ: width of the zygomatic arches; PGW: post-glenoid width; PGH: post-glenoid height; GCW: glenoid cavity width; GCL: glenoid cavity length.

On the *promontorium*, the *fenestra vestibuli* and the *fenestra cochleae* are well visible. The *fenestra rotunda* is relatively bigger than in *Ls. mauretti* (Vautrin et al., submitted). The groove for the tympanic aperture is longer and deeper than in *Ls maurettei* (Vautrin et al., submitted). The inner morphology of the two petrosals are beyond the scope of this paper will be described in conjugaison with the petrosal of *Ls. maurettei* in a broader analysis.

Mandible.

The mandible displays a relatively long diastema between the canine and the first lower cheek teeth (Fig 8A-C) as in other lophiodontids, excepted *P. buchsowillanum* (Fisher, 1977). The mandible presents a deep post-canine lateral constriction and the symphysis ends at the p2 level as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and *Ls. maurettei* (Vautrin et al., submitted) (Fig 8A). In *Lophiodon* and *Paralophiodon*, the symphysis is stronger and ends at or after the p3 (Labarrère and Montenat, 2011).

Figure 8: Mandible and lower teeth of *E.* nov. sp. B from Sainte Eulalie. A, anterior part of the mandible (UM-SEL-107) in occlusal view; B, mandible (UM-SEL-105) in labial view (reverse); C, mandible with p3-m3 (UM-SEL-105) in dorsal view (reverse); D, fragmental mandible with p2-m3 (UM-SEL-109) in occlusal view; m2-m3 (UM-SEL-108) in occlusal view. Scale bar =10mm

The height of the *corpus mandibulae* is relatively constant under the teeth row (Table 4). The *incisura vascularis* is weak as in *Lophiodon-Paralophiodon* (Holbrook, 2009), *Lophiaspis* (Vautrin et al., submitted) and *Eolophiodon* (Robinet et al., 2015; Fig 8B). The mandibular angle is not distally extended but presents a broad edge on the labial side. On the lingual side, the mandibular angle is convex and presents marked muscular insertions. The ascending process forms a right angle with the rest of the mandible (Fig 8B). The pterigoid fossa is deep as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The coronoid apophysis is vertically oriented and does not extend toward the lower molars. The sigmoid notch is less elongated than in *E. laboriense* and is slightly deeper (Robinet et al., 2015). The mandibular condyle is transversely stretch (Fig 8C) as in *E. laboriense* and broader than in *L. eygalayense* (Labarrère and Montenat, 2011; Robinet et al., 2015).

Table 4: Mandibular measurements (in mm) of *E.* nov. sp. B

Specimen	AGE	Sex	Hp2	Hm2	DL	L	DMA	WMA	PML
UM-SEL-105	7	F	33.7	37.8	30.2	176.6	7.0	6.0	4.4
UM-SEL-107	8	F	41.2	45.2	31.3				
UM-SEL-109	4	?		33.2					
UM-SEL-116	5	?		35.9					
UM-SEL-110	7	?		42.8					

Hp2: height below p2; Hm2: height below m2; DL: diastema length; L: mandible length; DMA: depth of mandibular angle; WMA: width of the mandibular angle; PML: posterior mandibular length

Upper cheek teeth.

The three upper incisors and the canine are only represented by their alveoli. The canine alveoli are wide and long. The canine was probably as big as in other lophiodontids (Savage et al., 1966; Robinet et al., 2015). The canine are separated form the premolars by a long diastema as in other lophiodontids (Fig 5B), except *P. buchsowillanum* (Fisher, 1977).

The measurements of the jugal teeth of *E.* nov. sp. B are presented in table 5. The P1 is absent as in *E. laboriense*, *Paralophiodon* and *Lophiodon* (Robinet et al., 2015) and contrary to *Ls maurettei* (Vautrin et al., submitted). The P2 has a triangular outline in occlusal view (Fig 9).

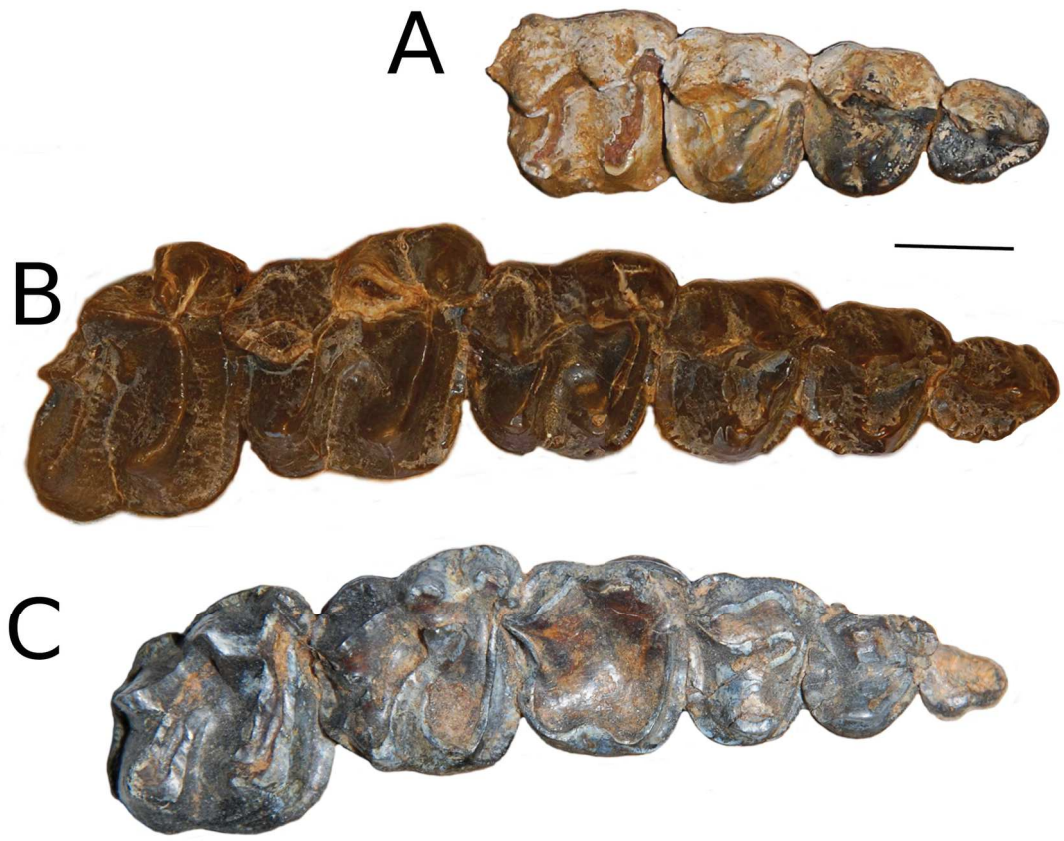


Figure 9: Upper teeth of *E.* nov. sp. B from Sainte-Eulalie in occlusal view. A, P2-M1 (UM-SEL-57); B, P2-M3 (UM-SEL-112); C, P2-M3 (UM-SEL-113; reverse).

Labially, most of the specimen displays a single and broad paracone as in *Eolophiodon* (Depéret, 1910; Robinet et al., 2015). A small metacone is present on UM-SEL-57 (Fig 9A). The metacone is small and sagittally aligned with the paracone. The metacone is barely visible, not fully distinct to the paracone. The two cusps are only separated by a shallow groove on their lingual face and between their tips. The parastyle is small and not distinct from the cingulum as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015) and *E.* nov. sp. A. The paracone and the metacone do not display an endoparacrista as in *Lophiaspis* (Depéret, 1910).

As in *E. laboriense* and *E.* nov. sp. A, the protocone is low and occupy most of the lingual side of the P2 (Robinet et al., 2015). A short preprotocrista run mesially to the protocone in all specimens and does not contact the ectoloph. A small paraconule is present on UM-SEL-57 (Fig

9A). The postprotocrista always lacks on P2 in *E.* nov. sp. A, *L. remense* and *L. baroensis* (Savage et al., 1966; Checa Soler, 1997). The occlusal basin is wide and semi-circular as in other *Eolophiodon* and *Lophiaspis* (Depéret, 1910; Robinet et al., 2015).

The P3 has a more quadrangular outline than on *E. laboriense* and *E.* nov. sp. A in occlusal view (Fig 9) like for *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Godinot et al., 2018). The paracone and the metacone are close but more distinct than on *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). Indeed, the two cusps are separated by a shallow groove on their lingual and labial side. The metacone is similar in size with the paracone and is more lingually situated like in *L. remense* (Savage et al., 1966). The labial side of the metacone is convex as in *Lophiodon* and *Paralophiodon* and unlike to *E.laboriense* (Vautrin et al., 2019) and *E*. nov. sp. A, except in UM-SEL-113 where it is flatter. Mesially, the parastyle is low but broad and is more distinct than on the P2. There is no endoparacrista as in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). Lingually, the metacone displays a salient endometacrista. On the lingual part of the P3, most specimens display a unique protocone as in all lophiodontids, excepted in *L. lautricense* (Sudre, 1971). Like in *Lophiaspis*, *E. laboriense, E.* nov. sp. A and *L. remense*, the preprotocrista does not join the ectoloph (Depéret, 1910; Savage et al., 1966; Robinet et al., 2015). On UM-SEL-57, the preprotocrista is thicker than in other specimens and more blunt. A postprotocrista is present on UM-SEL-104 (Fig 9B). It is long and salient and joins the endometacrista forming a distal loph. The tooth thus appears to be V-shaped as in *Lophiaspis*, *Eolophiodon* and in *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Depéret, 1910; Vautrin et al., 2019). The postprotocrista is absent in UM-SEL57 (Fig 9A) and the other teeth are too worn to observe it.

An hypocone is present in UM-SEL-57 (Fig 9A). This cusp is distolingually attached to the protocone, and the two cusps are only separated by a shallow groove on their lingual side. The hypocone and the protocone are similar in size and height. The mesial cingulum is thin between the

Table 5. Dental measurements of (in mm) of *E.* nov. sp. B

Specimen	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3
UM-SEL-57	9.0	8.0	11.0	11.3	11.5	15.0						
UM-SEL-57	8.5	8.5	11.1	12.2	12.7	14.3	16.5	16.5	20.3	19.2		
UM-SEL-113	9.4	6.8	11.3	12.2	11.6	14.0	14.4	15.6	19.8	18.6	18.9	20.3
UM-SEL-114	9.4	7.4	10.3	12.6	12.5	14.0	15.4	16.3	18.8	19.7	19.3	20.6
UM-SEL-115									21.9	21.3		
UM-SEL-104					12.6	13.4						
UM-SEL-104	10.2	8.4	11.3	11.8	13.3	14.4	17.1	16.6	21.8	20.2	18.3	21.6
UM-SEL-112			10.1	9.8	11.3	14.3	16.1	16.8	18.9	19.3	18.7	20.7
S.L.FM1					11.6	14.6						
S.L.FM2									20.0	19.6		
A.16.SP0.16											19.5	22.5
UM-BRI9	8.2	5.8	10.3	11.5	12.5	14.6	16.3	17.7	20.2	20.8	19.2	23.4
Specimen	Lp2	Wtp2	Lp3	Wtp3	Lp4	Wtp4	Lm1	Wtm1	Lm2	Wtm2	Lm3	Wtm3
UM-SEL-105		4.3	10.6	7.2	12.9	8.2	15.2	9.7	18.5	11.6	26.5	12.2
UM-SEL-111			9.9	6.1	12.0	7.8	14.0	8.6	17.9	10.3		11.2
UM-SEL-110									17.8	10.7	26.1	12.4
UM-SEL-109				7.1	12.6	8.3	14.7	9.9	17.9	11.0	27.1	12.4
UM-SEL-116							16.0	9.6	18.8	11.7		
UM-SEL-107	9.6	4.9	11.2	7.1	12.4	8.9	13.5	11.1	17.6	11.8		
UM-SEL-108									20.8	13.7		14.8
S.L.FM3	9.1	4.6	10.4	6.5	15.5	8.6						

parastyle and the protocone. Lingually, the cingulum vanishes under the protocone and the hypocone, when present. The distal cingulum is slightly thicker.

The P4 is quadrangular and displays three cusps on all specimens (Fig 9). The parastyle is wider and more mesially placed than in P3. The paracone and metacone are more distinct and more distant from each other. The metacone is slightly smaller than the paracone in two specimens UM-SEL-113 and UM-SEL-112 and, is always more lingually placed. An endometacrista is present in all the specimens, except in UM-SEL-112. The protocone is high and wide. The preprotocrista is long, salient and joins the ectoloph between the paracone and the parastyle. The postprotocrista is present in UM-SEL-104 and UM-SEL-57 and joins the endometacrista as in P3 (Fig 9A-B). On UM-SEL-57 a short and blunt endoprotocrista is present distally to the protocone. The cingulum is thin mesially and thick distally as in P3 and is interrupted lingually below the protocone.

The upper molars are quadrangular and bilophodont. The M1 and the M2 are very similar and are differentiated only by their size (Fig 9B-C). The broad M1 differs from the mesiodistally constrict M1 of *E.* nov. sp. A The paracone is high and broad with a convex labial side. A long and

blunt endoparacrista is present like in some specimen of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). The centrocrista is straight. The metacone is as broad as the paracone but is slightly lingually tilted and more lingually placed. The labial side of the metacone appears slightly convex on the M1 of UM-SEL-57 and is flat on other specimens (Fig 9). The paraconule is smaller than in *E. laboriense, E.* nov. sp. A and than in *Lophiaspis* (Depéret, 1910; Robinet et al., 2015) and is completely merged into the protoloph (Fig 9A-B). The preprotocrista is unotched as in *Lophiodon-Paralophiodon* and unlike to *Lophiaspis* (Vautrin et al., submitted).

The parastyle is broad and high but does not reach the size of the paracone on M1. The parastyle is slightly more labial than the paracone. A small preparacristule reaches mesiolingually the end of the postmetacrista of the P4. A small postparacristule links the parastyle and the paracone otherwise separated by a shallow labial groove. Between the paracone and the metacone, the labial cingulum form an ectostyle (Fig 9B-D), except in UM-SEL-57 (Fig9A) and UM-SEL-112. The ectostyle is aslo polymorphic in *E. laboriense* and *L. lautricense* (Vautrin et al., 2019) and is absent in some specimen. The cingulum is thick mesially and distally and labially to the parastyle. On the M2, the parastyle is more labially extended than in M1 and the postparacristule is shorter. The M3 has roughly the same size than the M2 (Fig 3,9B-C). In the M3 of UM-SEL-104, the parastyle is strongly projected labially and the metacone is lingually shifted compared to the M2, appearing as triangular in shape compared to the other M3 (Fig 9B), more like in *E.* nov. sp. A and *Paralophiodon* (Dedieu, 1977). On UM-SEL-113 and UM-SEL-112, the M3 presents a parastyle less labially projected and a metacone less lingually placed and their M3 appears thus more trapezoidal (Fig 9C) like the M3 of *Lophiodon* (Dedieu, 1977) and *Lophiaspis* (Depéret, 1910). This polymorphism on occlusal shape of M3 is also present in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019) and *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). The endoparacrista is long and highly salient. A short ectostyle is present on the M3 of UM-SEL-113 and UM-SEL-104 but is absent on UM-SEL-112.

Lower incisors.

The specimen UM-SEL-105 present three incisor alveoli with the second lower incisor preserved. The i2 is small and spatulate with a slightly convex labial side and a slightly convex lingual side as in *E.* nov. sp. A (Fig 8B).

Canine.

The canine of UM-SEL-107 is relatively smaller than in *Lophiaspis* and has similar dimension than in female of *E. Laboriense* (cf Table, Vautrin et al., 2019). The teeth is slightly deformed and laterally projected and is heavily worn (Fig 8A). The tip of the teeth has been erased and the mesial wear facet extended in more than half of the height of the canine. The distal wear facet is mostly extended on the labial side of the teeth. The lingual side of the canine is flattened. The odd position of the wear facets and the labially projected canine could be the result of an abnormal position or a pathology. The cingulum of the canine is smooth at the cervix as in *E. laboriense, E.* nov. sp. A and *Lophiaspis* (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., submitted) and does not form a "bud" as in *Lophiodon remense* (Savage et al., 1966).

Lower cheek teeth.

The p1 is absent as in *Lophiaspis* (Depéret, 1910; Vautrin et al., submitted), *E. laboriense* (Robinet et al., 2015), *Lophiodon* (Filhol, 1888) and *Paralophiodon* (Dedieu, 1977). The p2 has an oval outline and is transversely flattened (Fig 8A). The mesial half of the teeth is occupied by a broad and high protoconid. The preprotocristid rises from the tip of the protoconid and contacts the mesial cingulum. The talonid is reduced and bears a single low and centrally placed hypoconid. A thin cingulum is present on the labial side of the teeth.

The p3 is more rectangular than the p2 and displays a wider talonid (Fig 8A, C-D). A paraconid is present in UM-SEL-105 (Fig 8C) but is absent in all other specimens. The preprotocristid is higher and more curved than in p2. The p3 presents a small metaconid close to the protoconid and slightly more distally placed. In UM-SEL-111, the two cusps are more distinct and are separated by a shallow groove. A short and salient postectometacristid is present distally to the metaconid. The hypoconid is higher and more labial than in p2. The prehypocristid is more curved and joins the protolophid between the protoconid and the metaconid. The p3 displays a curved and short posthypocristid that joins the lingual side of the teeth. On most of the specimens, the entoconid is absent as in *Ls. maurettei* (Vautrin et al., submitted), *E. laboriense* (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., 2019), *E.* nov. sp. A, *L. remense* (Savage et al., 1966) and *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907). A small distolingual entoconid is present on UM SEL-105 (Fig 8C) as observed in *L. lautricense* (Remy, 2015). Like on p2, a thin cingulum is present on the labial side of the p3.

The p4 is more rectangular than the p3. The protoconid and the metaconid are more distant and individualized than on p3 (Fig 8A,C-D). The metaconid shows the same size than the protoconid and is slightly more distally placed. The talonid is as wide as the trigonid with a distinct low but broad hypoconid. The posthypocristid is higher than in p3. Two specimens (UM-SEL-105 and UM-SEL-109) present a small and low distolingual entoconid (Fig 8C, D). On UM-SEL-109 a short preentocristid is present. The cingulum is labially thin, with a slight thickening below the preprotocristid and between the protoconid and the hypoconid.

The four cusps of the lower molars are well differentiated and of similar size. The lophids are straight and parallels, except in UM-SEL-109 where the hypolophid is more oblique than the protolophid (Fig 8D). The protoconid displays a salient preprotocristid that reaches the mesial side of the metaconid. The prehypocristid is always oriented toward the middle of the protolophid. In m1 and m2, the prehypocristid is long and always reaches the protolophid at its basis as in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019) and *E.* nov. sp. A. In most of the m3s, the prehypocristid still

connects the protolophid. The prehypocristid is shorter in UM-SEL-109 and does not close the valley between the protolophid and the hypolophid (Fig 8D). This polymorphism is similar than in *E.* nov. sp. A, *E. laboriense* and *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). The metaconid bears mesially a short premetacristid more prominent in m2 and m3. Distally to the metaconid, the postectometacristid is short but particularly salient on unworn specimens such as UM-SEL-111 and UM-SEL-108 (Fig 8E). The postectometacristid is only absent on the molars of UM-SEL-116 and on the m3 and UM-SEL-105. The preentocristid is longer than in *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019) and *E.* nov. sp. A. The preentocristid is very salient in most of the specimens (UM-SEL-109, UM-SEL-111; Fig 8D) but can be more blunt as in UM-SEL-105 and UM-SEL108 (Fig 8 C,E). The m3 presents a broad and high hypoconulid as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015), *Lophiodon* (Savage et al., 1966) and *Paralophiodon* (Dedieu, 1977). The prehypocristulid is absent unlike in *L. glandicus* (Astre, 1960). The cingulum is present only on the labial side of the molar as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015). The cingulum is slightly thicker below the preprotocristid and is interrupted labially to the protoconid and the entoconid.

Post cranium.

The postcranial element of *E.* nov. sp. B is restricted to two isolated metacarpals III. The metacarpals are thinner than in *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Holbrook, 2009), but present overall a similar morphology (Fig 4F-G).

PHYLOGENY

The cladistic analysis results in 8296 most parcimonious trees. The strict consensus tree (Fig 10) is 1029 steps long and presents an homoplasy index of 0.79 and a re-scaled consisteny index of 0.33. The lophiodontids appear monophyletic and are positioned as the sister taxa of the

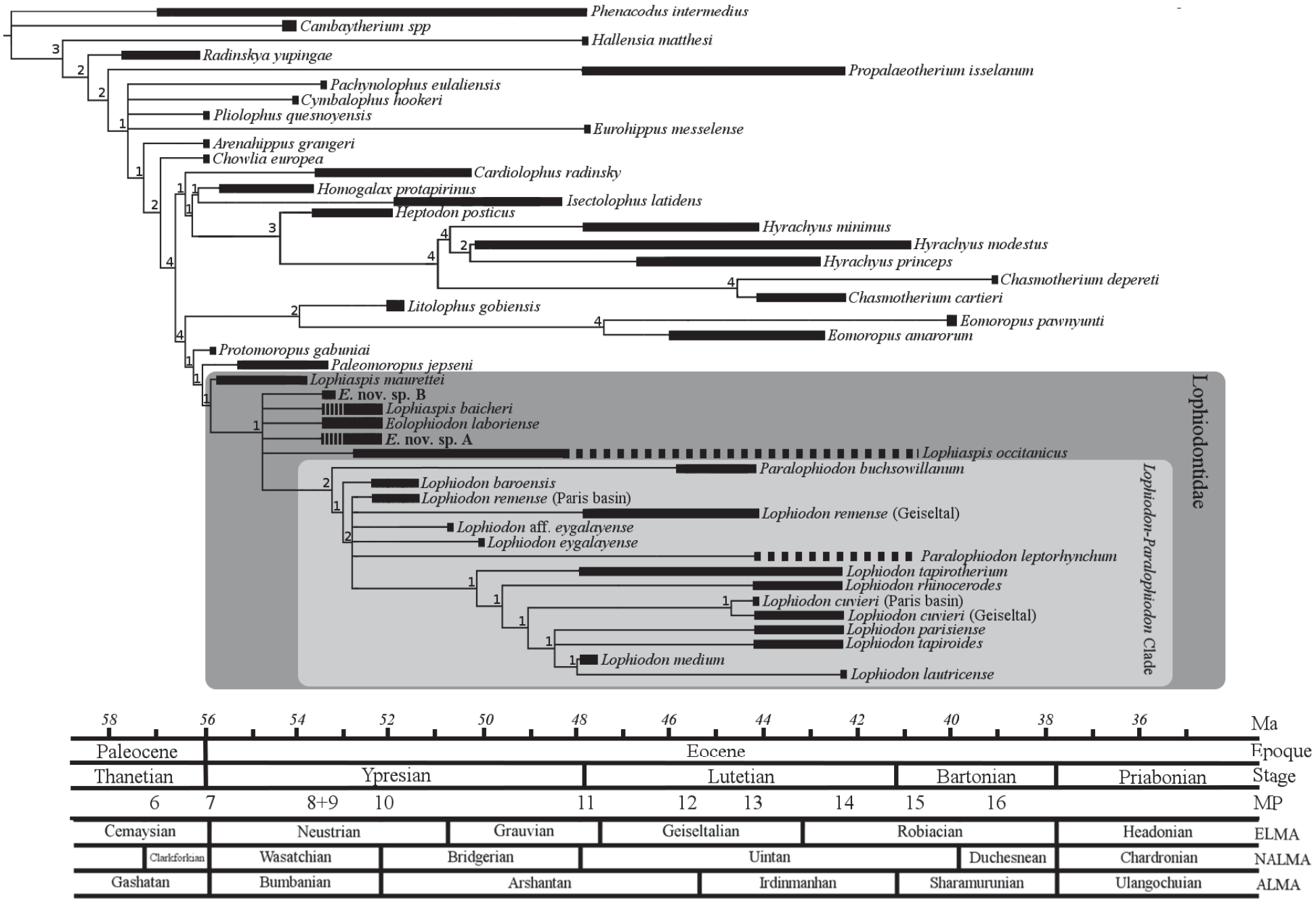
Eomoropidae within the infra-order of the Ancylopoda as in previous study (Hooker, 1989; Hooker and Dashzeveg, 2004; Vautrin et al., submitted).

Lophiaspis maurettei is placed as the sister taxa of all other lophiodontids. The Lophiodontidae are supported by a Bremer index of one and one unambiguous synapomorphy: 187(1) interruption of the lingual cingulum in front of the protocone and the hypocone on the M1-M2. Other lophiodontids are gathered in a monophyletic clade. The node is supported by a Bremer index of one and three unambiguous synapomorphies: $54^{(1)}$ presence of a blunt endoparacrista on M1-M2, $72^{(1)}$ presence of an endoparacrista on M3, $138^{(1)}$ a ventrally less extended mandibular angle and two non homoplasic synapomorphies: $7^{(1)}$ loss of the P1 and $174^{(1)}$ the presence of broad paraconid on the Dp2.

The *Lophiodon* - *Paralophiodon* clade is supported by a Bremer of two and ten unambiguous synapomorphies: $16^{(1)}$ labially convexe metacone on the p2, $18^{(1)}$ triangular P2 in occlusal view, $49^{(0)}$ parastyle of the M1 labially less extended than the paracone, $60^{(1)}$ loss of the paraconule on the upper molars, $62^{(0)}$ loss of the notch of the preprotocrista, $71^{(1)}$ metacone of the M3 as lingual as in M2, $118^{(1)}$ absence of the post-glenoid foramen, $122^{(0)}$ moderate facial extension of the lacrimal, $128^{(1)}$ anteroventrally slanted glenoid cavity, and $143^{(2)}$ posterior extension of the symphysis of the mandible after p2.

DISCUSSION

Both *E.* nov. sp. A and *E.* nov. sp. B present the diagnostic characters of the genus *Eolophiodon*, such as the loss of the P1, close metacone and paracone on the P3 but distant on P4, the absence of metaconule on the P4 and the presence of a small paraconule on the upper molars (Robinet et al., 2015; Vautrin et al., 2019). *Eolophiodon* species display several evolutionary trends,


Phenacodus intermedius
Cambaytherium spp
Hallensia matthesi
Radinskya yupingae
Propalaeotherium isselanum
Pachynolophus eulaliensis
Cymbalophus hookeri
Pliolophus quesnoyensis
Eurohippus messelense
Arenahippus grangeri
Chowlia europea
Cardiolophus radinsky
Homogalax protapirinus
Isectolophus latidens
Heptodon posticus
Hyrachyus minimus
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps
Chasmotherium depereti
Chasmotherium cartieri
Litolophus gobiensis
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
Protomoropus gabuniai
Paleomoropus jepseni
Lophiaspis maurettei
E. nov. sp. B
Lophiaspis baicheri
Eolophiodon laboriense
E. nov. sp. A
Lophiaspis occitanicus
Paralophiodon buchsowillanum
Lophiodon baroensis
Lophiodon remense (Paris basin)
Lophiodon remense (Geiseltal)
Lophiodon aff. eygalayense
Lophiodon eygalayense
Paralophiodon leptorhynchum
Lophiodon tapirotherium
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodon cuvieri (Paris basin)
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
Lophiodon parisiense
Lophiodon tapiroides
Lophiodon medium
Lophiodon lautricense
Lophiodontidae
Lophiodon-Paralophiodon Clade
58
56
54
52
50
48
46
44
42
40
38
36
Ma
Paleocene
Eocene
Epoque
Thanetian
Ypresian
Lutetian
Bartonian
Priabonian
Stage
6
7
8+9
10
11
12
13
14
15
16
MP
Cemaysian
Neustrian
Grauvian
Geiseltalian
Robiacian
Headonian
ELMA
Clarkforkian
Wasatchian
Bridgerian
Uintan
Duchesnean
Chardronian
NALMA
Gashatan
Bumbanian
Arshantan
Irdinmanhan
Sharamurunian
Ulangochuian
ALMA

Previous page

Figure 10: Strict consensus tree of the 8296 most parsimonious topologies obtained by heuristic search on PAUP 4.0a162. Tree length L = 1029, CI = 0,55, RI =.0,59 The Bremer indexes are calculated for each node. The position of the MP8+9 and MP10 follow Yans et al., 2014; Noiret et al., 2016.

notably the separation between the paracone and metacone on the P2, the molarization of the DP3 with protocone and hypocone of equal size, a smaller paraconule than in *Lophiaspis* on the upper molars and, the loss of the notch of the preprotocrista in most of the specimens, features fixed later in *Lophiodon* and *Paralophiodon* (Butler, 1952; Radinsky, 1964; Savage et al., 1966). *Eolophiodon* nov. sp. B displays more derived characters than *E. laboriense* and *E.* nov. sp. A, notably more quadrangular and molarized premolars with supplementary conule in some specimens (hypocone on UM-SEL-57 or entoconid on UM-SE-105). Furthermore, its upper molars present smaller paraconule than in other *Eolophiodon* species that is completely merged into the protoloph, prefiguring its absence in *Lophiodon-Paralophiodon* (Depéret, 1910; Dedieu, 1977). However, *E.* nov. sp. B clearly differs from *Lophiodon-Paralophiodon* by the retention of a small P2 with a distal occlusal basin, a post-glenoid foramen and a mandibular symphysis ending at the p2 level as in *E. laboriense* (Robinet et al., 2015).

Both *E.* nov. sp. A and *E.* nov. sp. B display high dental polymorphism, respectively with 15 and 18 polymorphic dental characters, similar to the one of *E. laboriense* and *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). Their polymorphism is however slightly less marked than in *E. laboriense*, which displays 24 polymorphic characters. However, *E.* nov. sp. A and *E.* nov. sp. B are known from less specimens. High dental polymorphism is present in all the basal lophiodontids with a high number of specimen known, as well as in younger taxa like *L. lautricense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). Thus, dental polymorphism may also be present in early *Lophiodon-Paralophiodon* and should be investigated in further analysis of the family.

The presence of sexual dimorphism cannot be attested on *E.* nov. sp A and *E.* nov. sp. B as the anatomical regions that display a strong dimorphism in lophiodontids (mandible, rear skull and canines) are rare in the two localities. However, the sexual dimorphism is strong on the type species of the genus (Vautrin et al., 2019), on *Lophiaspis* (Vautrin et al., submitted) and in *L.* aff *eygalayense* and *P. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Godinot et al., 2018). Sexual dimorphism might also be marked in *E.* nov. sp. A and *E.* nov. sp. B, and its apparent absence could be the result of bias of representation due to the low number of canine and complete cranio-mandibular remains.

The two new taxa are branched at the basis of the lophiodontid clade but are not placed into a monophyletic clade in the topology. The position of the earliest lophiodontids are not well resolved, notably due to the incompleteness of *Ls. baicherei* and *Ls. occitanicus*. Both taxa are known by few remains and numerous characters are missing in the matrix, notably for the diagnostic P1 of *Ls. maurettei* (Vautrin et al., 2019). *Lophiaspis baicherei* is known by only one fragmentary P4-M3 from Bagnoles, the type locality (Depéret, 1910) and an assigned P3-M2 from the MP10 locality of Mas de Montayana, (Checha Soler, 1997) and, *Ls. occitanicus* is a composite of mandibles from Issel and isolated lower and upper molars of the Montpellier area (Depéret, 1910). Furthermore, the low number of specimens for these two taxa minimized the evaluation of their dental polymorphism, usually high in lophiodontids (Filhol, 1888; Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994; Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). Thus, the high number of missing characters, coupled with the under representation of the polymorphism in the matrix, create important bias in the phylogenetic reconstructions.

When *Ls. baicherei* and *Ls. occitanicus* are excluded from the matrix, *E. laboriense* and *E.* nov. sp A are branched on a polytomy and *E.* nov. sp. B is grouped as the sister taxa of the *Lophiodon-Paralophiodon* clade. However, the Bremer index of this node remains low (Bremer index=1) in

this alternative topology. Furthermore, the high polymorphism in the three *Eolophiodon* taxa reduced the number of unambiguous synapomorphies, and thus, emphasis their differences.

Two specimens (A.16.SP0-16 and UM BRI-9) have been found in the locality of La Borie, which is the type locality of *E. laboriense*. These specimens are small, and present reduced paraconule merged into the protoloph. Furthermore the P3 of UM BRI-9 is more quadrangular in occlusal view than in *E. laboriense*, with more distant paracone and metacone. These characters are absent and not polymorphic in *E. laboriense* and the two specimens are out of the spectrum of intraspecific variation of *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). Furthermore, the reduced paraconule and the quadrangular P3 are diagnostic of *E.* nov. sp. B. The metacone is also more convex labially than in *E. laboriense* as in some specimens of *E.* nov. sp. B. Thus, we attributed these specimens to to *E.* nov. sp. B (Fig 11E, F). These specimens have been found in the youngest level of the formation which have also delivers remains of *E. laboriense*. The presence of a small *Eolophiodon* in La Borie in the same level with *E. laboriense* suggests a cohabitation between the two taxa.

Figure 11. Remains of *E.* nov. B from Félines Minervois and La Borie. A, p2-p4 (S.L.FM3) in occlusal view; B, p2-p4 (S.L.FM3) in lingual view; C, P4 (S.L.FM1) from Félines Minervois; D, M2 (S.L.FM2) from Félines Minervois; E, M3 (APSO-2016.SP0-16) and F, P2-M3 (UM-BRI-9) from La Borie. Scale bar =10mm

The locality of Félines de Minervois (Aude, France, Fig 1) has yielded 3 specimens of lophiodontids (Fig 11A-D) with a size similar to *E.* nov. sp. B. The isolated M2 present a parastyle labially extended as in *E.* nov. sp. B and displays the diagnosic reduced paraconule merged into the

unotched protoloph of the species (Fig 11D). Furthermore the isolated P4 displays a labially convex metacone as in some specimens of *E.* nov. sp. B and contrary to *Ls. baicherei, E.* nov. sp. A and *E. laboriense*. Furthermore, the p3 and p4 bear an entoconid (Fig 11A-B) as in some specimens of *E.* nov. sp. B from Sainte Eulalie whereas it is always absent in *E.* nov. sp. A and *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). The specimen differs only by the presence of a small paraconid on the p2 which is polymorphic in other basal lophiodontidae (Vautrin et al., 2019). Thus, we assigned all the specimen of Félines Minervois to *E.* nov. sp. B.

Figure 12. *Eolophiodon laboriense* (IPS9055) from Moli del Pont. Scale bar =10mm

We attributed another specimen, IPS9055 from the spanish MP10 locality of Moli del Pont (Fig 12), to the genus *Eolophiodon*. The specimen has been previously attributed by Checa Soler (1997) to *Ls*. cf. *occitanicus* due to its size and the presence of distinct paraconule on the molars.

However, IPS9055 bears smaller paraconule than the *Ls. occitanicus* from the Montpellier area, and the preprotocrista is unotched as in *Eolophiodon*. IPS9055 is bigger than *E.* nov. sp. B and displays larger and more distinct paraconule and does not present the characteristic broad M3 of *E.* nov. sp. A. The specimen is closer to *E. laboriense* and fall into its spectrum of intraspecific variation (Vautrin et al., 2019). Thus, we decided to attribute IPS9055 to *E. laboriense.* The occurrence of *E. laboriense* in Moli del Pont indicates a wider distribution of the genus in the Mesogean province, and push its temporal extension through the MP10.

The diversity of basal Lophiodontidae is higher at the early Eocene than previously thought, and the two new taxa complete the previous diversity gap of the family between the MP7 and the MP10. The locality of Tourouzelle is poorly temporally constrained, and is included in a geologic formation that extendes from the Ypresian to the Lutetian (Berger et al., 1990). However, the presence of an *Eolophiodon* species close to the *E. laboriense* of La Borie, advocated for an older age than the other localities of the "Molasse de Carcassonne" who delivers *Lophiodon* species. The future analysis of the rest of the unpublished fauna will bring a more precise dating. However, we proposed an age closer to the MP8+9 and MP10 for the locality of Tourouzelle based on the morphology and phylogenetic relations of *E*. nov. sp. A.

The lophiodontids are endemic from Southern Europe at the early Ypresian, probably from an Asian origin (Vautrin et al., submitted). A strong provincialism existed in Europe at the MP7 and MP8+9 (Marandat et al., 2012; Solé et al., 2014, 2019) with different faunas between the Northern Province and the Mesogean province. Between the MP7 and MP10, lophiodontids are represented by the three *Eolophiodon* species and *Ls. baicherei* (Depéret, 1910) in the Mesogean province and by *Ls*. cf. *maurettei* in the Paris Basin (Savage et al., 1966). The eolophiodons were the largest mammals of the Mesogean province during the Ypresian, before their replacement by *Lophiodon* and *Paralophiodon* at the MP10. The three taxa have a pig-like body size, with a mean body mass

estimated with linear regression equations on dental measurements (Legendre, 1989; Damuth, 1990; Janis, 1990) between 100 and 150 kg for *E. laboriense* and *E.* nov. sp. A and with *E.* nov. sp. B being slightly smaller and closer to 80 kg.

The presence of three phylogenetically close species on Southern West of Europe near the MP8+9 implies a second radiation of the lophiodontids in Southern Europe after the MP7 and before the radiation of *Lophiodon-Paralophiodon* which occurred at MP10 The presence of *Ls*. cf. *maurettei* in the Paris basin is probably the result of an early dispersion of *Lophiaspis* from the Mesogean province through the Northern Province between the biozones PEIII and PEIV established by Hooker (1996). The Proviverinae also dispersed from the Mesogean province at the same time and are present alongside *Ls*.cf. *maurettei* at Mutigny (Solé et al., 2013, 2014). Interestingly, this second radiation of the Lophiodontidae is contemporaneous of an hyperthermal event of the early Eocene. Indeed, the locality of Sainte-Eulalie has been correlated with the late "ETM3 interval" (Noiret et al., 2016), just before the EECO. The locality of La Borie is considered close in age with Sainte-Eulalie (Danilo et al, 2013; Solé et al., 2014). The locality of Tourouzelle is less temporally constrained. In Europe the MP8+9 is associated with a faunal turnover (Solé et al., 2014, 2018), with the extinction of the Coryphodontidae in North Europe, as well as the extinction of several families of Creodonta, which were the biggest mammals carnivore of Europe, in both provinces (Solé et al., 2014). The hyperthermal events of the early Eocene and the environmental changes associates, as well as the lack of competitor for the lophiodontids in South Europe may have triggered the radiation of *Eolophiodon* at the MP8+9.

CONCLUSION

The description of *E.* nov. sp. A and *E.* nov. sp. B shows that the lophiodontid diversity was higher at the MP8+9 than previously thought, and documented a second radiation of lophiodontids endemic to the Mesogean province before the radiation of *Lophiodon* and *Paralophiodon* at the

MP10. The restricted temporal distribution of *Eolophiodon* at the MP8+9 in South France shows that a faunal turnover occurs between the MP8+9 and the MP10 with the extinction of *Eolophiodon*, excepted in the Iberic Peninsula where it briefly survived, and its replacement by the more derived *Lophiodon* and *Paralophiodon* species. The hypothesis of a niche partitioning between *E. laboriense* and *E.* nov. sp. B could be tested by microwear analysis of different taxa of *Eolophiodon* and *Lophiodon* to detected possible diet differences between morphologically close taxa. Finally the description of the two new lophiodontids reassesses the importance of the Minervois basin in our understanding of the early radiation of European mammals at the early Eocene and the possible impact of the hyperthermal events into the faunas.

REFERENCES

Astre, G. 1960. Quelques variants extrême chez *Lophiodon*. Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse 95:213–224.

Bai, B., Y. Wang, and J. Meng. 2018. The divergence and dispersal of early perissodactyls as evidenced by early Eocene equids from Asia. Communications Biology 1:1–10.

Bai, B., Y. Wang, H. Wang, and L. Holbrook. 2017. Osteology of the middle Eocene Ceratomorph *Hyrachyus modestus* (Mammalia, Perissodactyla). Bulletin of the American Museum of Natural History 413:1–68.

Berger, G. M, F. Boyer, et J. Rey, avec la collaboration de P. Ambert, P. Freytet, J. P ., Marchal et C. Vautrelle. 1990. Notice explicative, Carte géol. France (1/50000), feuille *Lézignan-Corbières* (1038). Orléans : Bureau de recherches géologiques et minières, 70 p.

Butler, P. . 1952. The milk molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. Proceedings of the Zoological Society of London 4:777–817.

Checa Soler, L. 1997. Los Perisodactilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno Catalan. Paleontologia i Evolució 149–234.

Crochet, J.-Y., J. Hartenberger, J. A. Remy, J. Sudre, and J. L. Welcomme. 1997. Découverte de vertébrés continentaux de l'Eocène moyen et supérieur dans le bassin des Matelles (Hérault , Sud de la France) et redécouverte du " *Lophiodon* des Matelles ". Geologie de La France 1:35–45.

Cuesta Ruíz-Colmenares, M. A. 1994. Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, Espagña). Studia Geologica Salmanticensia 29:23–65.

D’Haenens, S., A. Bornemann, P. Claeys, U. Röhl, E. Steurbaut, and R. P. Speijer. 2014. A transient deep-sea circulation switch during Eocene Thermal Maximum 2. Paleoceanography 29:370–388.

Damuth, J. 1990. Problems in estimating body masses of archaic ungulates using dental measurements.; pp. 229–253 in J. Damuth and B. J. Macfadden (eds.), Body size in mammalian paleobiology. Cambridge.

Danilo, L., J. A. Remy, M. Vianey-Liaud, B. Marandat, J. Sudre, and F. Lihoreau. 2013. A New Eocene Locality in Southern France Sheds Light on the Basal Radiation of Palaeotheriidae (Mammalia , Perissodactyla, Equoidea). Journal of Vertebrate Paleontology 33:195–215.

Dedieu, P. 1977. Sur la Systematique des Tapiroidea (Mammalia) de l’Eocène européen. Comptes Rendus de l’Académie Des Sciences de Paris 284:2119–2222.

Depéret, C. 1907. Etudes paléontologiques sur les *Lophiodon* du Minervois. Archives Du Muséum d’Histoire Naturelle de Lyon 9:1–48.

Depéret, C. 1910. Etudes sur la famille des Lophiodontidés. Bulletin de La Société Géologique de France 558–577.

Filhol, H. 1888. Etude sur les vertébrés fossiles d’Issel (Aude). Mémoires de La Société Géologique de France 1–188.

Fischer, V. K. 1977. Neue Funde von *Rhinocerolophiodon* (n. gen.), *Lophiodon* und *Hyrachyus* (Ceratomorpha, Perissodactyla, Mammalia) aus dem Eozän des Geiseltals bei Halle (DDR). Zeitschrift Für Geologische Wissenschaft, Berlin 5:909–919.

Gingerich, P. D. 1991. Systematics and Evolution of Early Eocene Perissodactyla (Mammalia) in the Clarks Fork Basin , Wyoming. Contributions from the Museum of Paleontology - University of Michigan 28:181–213.

Gingerich, P. D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene – Eocene thermal maximum. Trends in Ecology & Evolution 21:246–253.

Gingerich, P. D., and T. Smith. 2006. Paleocene-Eocene land mammals from three new latest Clarkforkian and earliest Wasatchian Wash Sites at Polecat bench in the Northern Bighorn Basin, Wyoming. Contributions from the Museum of Paleontology - University of Michigan 31:245–303.

Godinot, M., H. Labarrère, J. Erfurt, J. L. Franzen, B. Lange-Badré, F. Lapparent De Broin, and D. Vidalenc. 2018. Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (MP 10-11), dans la série molassique d’Issel (Aude, France). Revue de Paléobiologie, Genève 37:143–335.

Holbrook, L. T. 2001. Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia , Perissodactyla). Zoological Journal of the Linnean Society 132:1–54.

Holbrook, L. T. 2009. Osteology of *Lophiodon* Cuvier, 1822 (Mammalia, Perissodactyla) and its Phylogenetic Implications. Journal of Vertebrate Paleontology 29:212–230.

Hooker, J. J. 1989. Character Polarities in early Perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships; pp. 79–101 in D. R. Prothero and R. M. Schoch (eds.), The evolution of Perissodactyls, Oxford Uni. New York.

Hooker, J. J. 1996. Mammalian biostratigraphy across the Paleocene-Eocene boundary in the Paris, London and Belgian basins. Geological Society, London, Special Publications 101:205–218.

Hooker, J. J., and D. Dashzeveg. 2004. The origin of Chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia). Palaeontology 47:1363–1386.

Janis, C. M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of Macropodoids and Ungulates. Memoirs of the Queensland Museum 28:349–366.

Labarrère, H., and C. Montenat. 2011. Le *Lophiodon* (Mammifère périssodactyle) du Lutétien d'Eygalayes (Drôme, France). Annales de Paleontologie 97:139–156.

Laurent, Y., S. Adnet, E. Bourdon, D. Corbalan, L. Danilo, S. Duffaud, G. Fleury, G. Garcia, M. Godinot, G. Le Roux, C. Maisonnave, G. Métais, C. Mourer-chauviré, B. Presseq, B. Sigé, and F. Solé. 2010. La Borie (Saint-Papoul, Aude) : un gisement exceptionnel dans l'Éocène basal du Sud de la France. Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse 146:89–103.

Legendre, S. 1989. Les communautées de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène d'Europe occidentale: structures, milieux et évolution. Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen 16:1–110.

Maddison, and Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. http://www.mesquiteproject.org. .

Marandat, B. 1987. La biostratigraphie mammalienne de l'Eocène continental du versant sud de la Montagne Noire. Reconsidération d'après les nouvelles données. Münchner Geowissenschaftliche AbhandlungennReihe (A) 10:149–158.

Marandat, B., S. Adnet, L. Marivaux, A. Martinez, M. Vianey-Liaud, and R. Tabuce. 2012. A new mammalian fauna from the earliest Eocene (Ilerdian) of the Corbières (Southern France): palaeobiogeographical implications. Swiss Journal of Geosciences 105:417–434.

Noiret, C., E. Steurbaut, R. Tabuce, M. Bernard, J. Schnyder, J. Storme, and J. Yans. 2016. New bio-chemostratigraphic dating of a unique early Eocene sequence from southern Europe results in precise mammalian biochronological tie-poin. Newsletters on Stratigraphy 49:469–480.

Osborn, H. F. 1913. *Eomoropus*, an American Eocene Chalicothere. Bulletin of the American Museum of Natural History 32:261–274.

Radinsky, L. 1963. Origin and Early Evolution of North American Tapiroidea. Peabody Museum of Natural History Yale University Bulletin 17:1–106.

Radinsky, L. B. 1964. *Paleomoropus*, a New Early Eocene Chalicothere (Mammalia, Perissodactyla), and a Revision of Eocene Chalicotheres. American Museum Novitates 2179:1–28.

Radinsky, L. B. 1965. Evolution of the Tapiroid Skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 134:69–106.

Radinsky, L. B. 1969. The early evolution of the Perissodactyla. Evolution 23:308–328.

Remy, J. A. 2015. Les Périssodactyles (Mammalia) du gisement Bartonien supérieur de Robiac (Éocène moyen du Gard, Sud de la France). Palaeovertebrata 39:1–98.

Robinet, C., J. A. Rémy, Y. Laurent, L. Danilo, and F. Lihoreau. 2015. A new genus of Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) from the early Eocene of La Borie (Southern France) and the origin of the genus *Lophiodon* Cuvier, 1822. Geobios 48:25–38.

Rose, K. D., A. E. Chew, R. H. Dunn, M. J. Kraus, H. C. Fricke, and S. P. Zack. 2012. Earliest Eocene mammalian fauna from the Paleocene-Eocene thermal maximum at Sand Creek divide, Southern Bighorn Basin, Wyoming. University of Michigan Papers on Paleontology 36:1–122.

Savage, D. E., D. E. Russell, and P. Louis. 1966. Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) From the lower Eocene Paris basin, France. University of California Publication in Geologic Sciences 1–38.

Solé, F., E. Gheerbrant, and M. Godinot. 2013. Sinopaninae and Arfianinae (Hyaenodontida , Mammalia) from the Early Eocene of Europe and Asia ; evidence for dispersal in Laurasia around the Paleocene / Eocene boundary and for an unnoticed faunal turnover in Europe. Geobios 46:313–327.

Solé, F., J. Falconnet, and L. Yves. 2014. New proviverrines (Hyaenodontida) from the early Eocene of Europe ; phylogeny and ecological evolution of the Proviverrinae. Zoological Journal of the Linnean Society 171:878–917.

Solé, F., O. Plateau, K. Le Verger, and A. Phélizon. 2019. New paroxyclaenid mammals from the early Eocene of the Paris Basin (France) shed light on the origin and evolution of these endemic European cimolestans. Journal of Systematic Palaeontology 0:1–33.

Solé, F., M. Godinot, Y. Laurent, A. Galoyer, and T. Smith. 2018. The European Mesonychid Mammals : Phylogeny, Ecology, Biogeography, and Biochronology. Journal of Mammalian Evolution 1–41.

Sudre, J. 1971. Etude de la variabilité chez *Lophiodon* Lautricense Noulet. Palaeovertebrata 4:67–95.

Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). .

Vandenberghe, N., F. J. Hilgen, R. P. Speijer, J. G. Ogg, F. M. Gradstein, O. Hammer, C. J. Hollis, and J. J. Hooker. 2012. Chapter 28 – The Paleogene Period; pp. 855–921 in F. Gradstein, J. Ogg, M. Schmitz, and O. Gabi (eds.), The Geologic Time Scale 2012.

Vautrin, Q., R. Tabuce, Y. Laurent, D. Vidalenc, and F. Lihoreau. 2019. Intraspecific variation of *Eolophiodon laboriense*, a basal Lophiodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of Southern France. Geobios 53:51–63.

Vautrin, Q., R. Tabuce, F. Lihoreau, C. Bronnert, E. Gheerbrant, M. Godinot, G. Métais, J. Yans, Y. Dutour, N. Vialle, G. Billet. New remains of *Lophiaspis maurettei* (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of France and the implications for the origin of the Lophiodontidae. Journal of Vertebrate Paleontology (Submitted)

Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. 2001. Trends , Rhythms , and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. Science 292:686–693.

2. Étude du squelette post-crânien d'*Eolophiodon*.

Le site de La Borie (Aude, France) a livré en abondance, en plus du matériel crânio-mandibulaire et dentaire (voir Chapitre 1), des restes post-crâniens d'*Eolophiodon*. La plupart de ces restes sont en bon état de préservation et documentent presque tout le squelette d' *Eolophiodon.* Ces restes permettent pour la première fois une description détaillée et exhaustive de cette région pour un lophiodontidé basal. Le matériel post-crânien d'*Eolophiodon* est comparé à celui de *L. leptorhynchum* hébergé dans les collections de la FSL, et des lophiodontidés des collections du GM. La mise en synonymie du matériel complet de *L. remense* du Geiseltal avec *L. tapirotherium* (Fischer, 1964) n'étant plus suivie par certains auteurs (Labarrère et Montenat, 2011; Godinot et al., 2018) la désignation des spécimens suit leur attribution d'origine à *L. remense* et *L. cuvieri*. Le squelette d'*Eolophiodon* est comparé à celui des cératomorphes *Hyrachyus modestus* (Bai et al., 2017) et *Heptodon posticus* (Radinsky, 1965), le chalicothère *Eomoropus* (Osborn, 1913; Colbert, 1934) et l'hippormorphe *Arenahippus* (Wood et al., 2011).

La liste du matériel post-crânien d'*Eolophiodon* décrit ci-dessous est résumée dans l'Annexe 2.

2.1. Description comparée du matériel post-crânien d'*Eolophiodon*.

Atlas : Les deux ailes latérales de l'atlas sont brisées et ne sont représentées que par la base de l'aile droite. En vue crâniale, les *« articular fovea »* de l'atlas sont fortement concaves. Les *fovea* sont réniformes, plus large dorsalement que ventralement. Les *fovea* sont plus distantes dorsalement que ventralement. L'arche dorsale est brisée, mais est large et convexe (Planche 4A). L'arche ventrale est plus fine et courte (Tab 6) et presque plate (Planche 4A). Le corps de l'atlas est relativement plus court crânio-caudalement que sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018) et l'encoche nuchale est plus ouverte. Sur A.06.SP1.43 l'arche ventrale est prolongée

crânialement par un petit tubercule ventral et une courte crête à l'instar de *Hyrachyus* (Bai et al., 2017) et *L.* aff *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Le foramen spinal pour le passage du nerf spinal et de l'artère vertébrale, est large en vue latérale (Planche 4B). Un large sillon peu profond prolonge latéralement le foramen et rejoint l'« atlantal notch » à l'instar de *L.* aff. *eygalaynese* (Godinot et al., 2018). Le foramen intervertébral est situé antérieurement au niveau de la base du processus de l'aile de l'atlas et débouche latéralement aux facettes d'articulation avec l'axis (Planche 4A,C). En vue caudale les facettes d'articulations avec l'axis sont plates, larges et réniformes. Comme les facettes crâniales elles sont plus larges et distantes dorsalement que ventralement.

Tableau 6. Mesures (en mm) de l'atlas/Measurements (in mm) of the atlas.

Specimens	DL	VL	H caf left	W caf left	H caf right	W caf right	H cdaf left	W cdaf left	H cdaf right	W cdaf right
A.07.SP2.74	~21	10.8	26.4	14.1	25	14.2	20.5	14.7	20.4	13.5
A.06.SP1.43		16.4								

Caf : cranial articular fovea, cdaf : caudal articular fovea, DL: dorsal length. VL: ventral length

Axis : Le corps vertébral de l'axis est long et s'élargit dorso-ventralement caudalement. Le processus odontoïde est long et conique. Ventralement, il présente une surface d'articulation avec l'atlas lisse et légèrement convexe. Un petit tubercule rond en forme de bouton est présent sur la face dorsale du processus odontoïde (Planche 5B,E). En vue crâniale, les facettes d'articulation avec l'atlas sont grossièrement triangulaires et de dimensions importantes (Planche 5C,F ; Tab 7). Dorsalement le centrum présente deux larges sillons (Planche 5F), percés de deux foramens qui s'étendent jusqu'à son bord caudal. Ventralement, les spécimens présentent une crête ventrale basse peu saillante ne rejoignant pas le processus odontoïde (Planche 5A,E) contrairement à *Hyrachyus* et *Arenahippus* (Wood et al., 2011 ; Bai et al., 2017) et correspondant à l'attache du muscle long du cou. Caudalement, cette crête ventrale se divise et rejoint les deux tubercules situés au niveau du bord caudal du centum (Planche 5A).

La face dorsale du centrum est légèrement concave et est ovale en vue caudale, avec un bord dorsal plat. Le canal neural est grossièrement triangulaire. L'arche neurale est haute et large. A l'instar de *Hyrachyus* les processus transverses sont situés sur le bord ventro-caudal de l'arche neurale (Bai et al., 2017). Les processus transverses sont simples, quadrangulaires et orientés caudo-latéralement. Le foramen transverse est court et est situé sur le bord dorso-médial des surfaces d'articulation avec l'atlas (Planche 5C).

Le processus épineux est haut et très étendu crânio-caudalement et surplombe le processus odontoïde. Le processus épineux s'élargit postérieurement jusqu'à devenir triangulaire en vue caudale et présente une échancrure marquée au niveau des postzygapophyses. Ces dernières sont ovales, étendues caudalement et leur surface est plate et orientée ventro-latéralement.

Tableau 7. Mesures (en mm) de l'axis/Measurments (in mm) of the axis

Specimens	Length centrum	Height centrum	LWO	W fc left	H fc left	W fc right	H fc right	L poz left	W poz left	L poz right	W poz right
A.09.SP2.210	61.4	78.4	43.4	25.1	19.2	24.6	17.6		13.3	20.5	13.7
A.15.SP2.312	61.7		48.5	23.9	18.7	23.5	19.6	22	11.2	19.5	13.7
A.18.SP7.04	53.4		38.8		17.4					15.8	
A.09.SP6.01.3	61.9		49.8	29.6	22.0	29.8	22.9			15	14.7

LWO: Length without the odontoid process, fc: cranial fovea, poz : postzygapophysis

C3 : Le corps du centrum est plus long que celui des autres vertèbres cervicales (Tab 8), excepté celui de l'axis. La tête du centrum est pentagonale et convexe (Planche 6A). La crête ventrale est très émoussée et peu visible, contrairement à celle de *Hyrachyus* (Bai et al., 2017). Caudalement le centrum est concave et pentagonale et s'étend plus ventralement que la surface crâniale. Le processus épineux est brisé, mais sa base est de petite taille. Les prézygapophyses sont plates, circulaires et larges (Planche 6A). Elles sont orientées dorso-médialement comme pour *L.* aff. e*ygalayense* (Godinot et al., 2018) et s'étendent légèrement plus caudalement que la tête de la vertèbre. Caudalement les postzygapophyses sont aussi larges et ovales (Planche 6A). Les postzygapophyses sont orientées ventralement et légèrement latéralement. Les prézygapophyses et

postzygapophyses sont alignées et forment une large plate-forme réniforme à l'instar de *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018).

Les processus transverses prennent naissance à la base de l'arche neurale et sont traversés médialement par les foramens transverses (Planche 6A,B). Les processus transverses sont plats et s'étendent latéralement et peu ventralement, contrairement à *Hyrachyus* (Bai et al 2017).

Tableau 8. Mesures (en mm) des vertèbres cervicales/ Cervical vertebrae measurements (in mm)

Specimens		Width centrum	Height centrum	Lenght centrum	W prz left	L prz left	W prz right	L prz right	W poz left	L poz left	W poz right	L poz right	Cn Hxl
A.09.SP6.01.4	C3	40.4	20.3	25.2	14	13.9	13.5	13.6	18.1	14.5	16.5	13.4	
A.07.SP2.36	C4	35.6	23.7	21.9	15.2	19.9	18.7	21.2	17.1	19.1	17.1	>14.2	10.9x19.4
A.13.SP2.277	C4	25.6	22.4	19.4	10.2	17.3	10.6	16.9	13.5	18.8	14.2	19.6	17.5x>18.1
A.09.SP5.41	C4	19.2	20.7	19.1	19.9	18.8	18.2	17.2	20.7	18.4	18.8	16.2	15.4x20.3
A.07.SP2.71	C5-6	28.6	25.3	24	20.1	21.3	20.3	21.6	19.8	19.6	21.3	19	17.7x26.4
A.07.SP2.155	C5-6	25.4	23.8	21.6	20.8	19	18.9	20.9	19.9	12.9	18.5	15.3	14.7x20.3
A.06.SP1.31	C5-6	29.3	23.7	19	21.8	22.7	20.7	21	22.4	18	21.7	18.6	14,3x20.8
A.15.SP8.02	C6	> 19.7	21.2	19.4	15.4	20.4	17	20.1	16.8	15.3	16.4	14.3	>12.9x19.6
A.09.SP6.01.6	C6	32	22	23.6	16.2	15.7	17	15.1	18.1	16	18.3	16.1	13.5x20.2
A.09.SP6.01.5	C7	29.8	26.6	19.9			18.7	19.1			17	16.8	
A.07.SP2.107	C7	32.1	23.9	22.4	22.7	20.1	21.9	23.6	16.8	20.9	17.9	15.7	20.8x23.5
A.18.SP2.331	C7		18.3	20.1	14.9								19.2x23.3

Cn, neural canal ; prz ; prezygapophysis, poz ; postzygapophysis.

C4 : La C4 présente une morphologie du centrum, des prézygapophyses et des postzygapophyses similaire à la C3 (Planche 6C,D). La C4 se différencie principalement par une tête plus cordiforme que pentagonale et par ses processus transverses plus étendus ventralement (Planche 6C). Crânialement les processus transverses présentent un petit tubercule (diapophyse). Le

processus épineux est aussi brisé mais sa base est plus large que sur la C3. La crête ventrale est large mais est très peu saillante. Sur les vertèbres cervicales attribuées à *L*. aff. e*ygalayense*, cette crête est totalement absente (Godinot et al., 2018).

C5-C6 : Le centrum est plus cordiforme crânialement que sur la C4 (Planche 6E). Les foramens intervertébraux sont plus larges et les prézygapophyses sont orientées plus médialement. Le canal neural est en forme de demi-cercle crânialement. Comme sur les autres vertèbres cervicales le centrum s'étend plus ventralement de façon caudale. La crête ventrale est courte et très peu saillante et le tubercule caudale est absent (Planche 6F). Les processus transverses sont orientés plus ventro-latéralement que sur la C4 (Planche 6E,F) mais ne sont pas verticaux contrairement à ceux de *Hyrachyus* (Bai et al., 2017) et à l'instar de *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Les diapophyses sont plus larges que sur les C4. Les processus transverses sont triangulaires en vue latérale et s'élargissent caudalement au niveau des parapophyses.

C7 : Le centrum (Planche 6G) est ovoïde en vue crâniale et est légèrement plus étroit que sur les autres vertèbres cervicales. Les prézygapophyses et postzygapophyses sont plus rapprochées que sur les autres vertèbres cervicales et sont alignées sur le même plan contrairement à *Hyrachyus* où les postzygapophyses sont plus basses (Bai et al., 2017). Caudalement, le centrum est circulaire et concave. Il est encadré latéralement par deux fossettes concaves et réniformes pour l'articulation avec le capitulum de la première côte (Planche 6H). Les processus transverses sont plus courts et moins étendus latéralement que sur les autres vertèbres cervicales. Le foramen transverse est absent.

T1 : La tête du centrum est cordiforme et convexe. Elle est encadrée par deux facettes costales crâniales ovales et plates orientées cranio-ventralement. Caudalement, le centrum est rugueux et plat. La *vertebra fossa* est encadrée par deux facettes costales triangulaires et doucement

concaves orientées caudalement. Les processus transverses sont courts et orientés ventro-latéralement. Caudalement les processus transverses présentent une facette d'articulation avec la côte concave et réniforme. Les prézygapophyses sont circulaires, plates, larges et orientées médio-dorsalement. Les postzygapophyses sont situées à la base du processus épineux. Elles sont courtes et ovales et sont orientées ventralement et légèrement médialement. Deux facettes costales caudales encadrent la face caudale du centrum. Ces deux facettes sont circulaires et fortement concaves. Le canal neural est très haut (Tab 9) et de forme triangulaire. Le processus épineux est long et orienté presque verticalement. L'épine neurale présente une section triangulaire, presque plate caudalement et avec une crête saillante crânialement.

Tableau 9. Mesures (en mm) des vertèbres thoraciques/Thoracic vertebrae measurements (in mm)

Specimens	Width centrum	Height centrum	Length centrum	W prz left	L prz left	W prz right	L prz right	W poz left	L poz left	H sp	Cn Hxl
A.09.SP6.01.7	25.2	23.8	19.5	16.8	16.8		17.4	12.9			17.6x24.2
A.07.SP2.119	26	20.2	19.7	16.8	9.9	17.5	10.6	9	5.8	>79.6	
A.07.SP2.50	23.9	18	19.4	16.7	10.1	<12.8	10.7	13.2	7.9	>65.8	9.7x15
A.06.SP2.03								11.9	6.7	>70.4	
A.18.SP2.336	26.2	20.6	18.6	18.2	13.9	19.1	11.7		8.7	>75.5	12.2x17.4
A.06.SP2.14		19	23.2								
A.07.SP2.103		14.2	18.9								
A.07.SP2.56	23.5	12.6	9.5								

Cn, neural canal ; prz ; prezygapophysis, poz ; postzygapophysis, sp ; spinous process

Vertèbres thoraciques post-T1 : A.07.SP2.50, A.07.SP2.119, A.06.SP2.03 sont des vertèbres thoraciques antérieures. Le corps vertébral est plus court cranio-caudalement que sur les vertèbres cervicales (Tab 9). En vue crâniale le centrum est hexagonal et légèrement convexe. Le centrum est encadré dorso-latéralement par deux facettes costales ovales et concaves. Les facettes costales crâniales sont étirées dorso-latéralement et sont limitrophes, mais distinctes, des facettes costales portées par les processus transverses. Le canal neural est triangulaire mais légèrement écrasé en vue

crâniale. Les prézygapophyses sont plates, trapézoïdes, plus large caudalement que ventralement et sont orientées dorsalement et légèrement latéralement. Les prézygapophyses sont séparées crânialement par une encoche en forme de V et sont bordées caudalement par les processus transverses. Les processus transverses sont courts et larges et portent latéralement une facette d'articulation costale réniforme, fortement concaves et orientés cranio-latéralement.
Le processus épineux est large ventralement et de forme triangulaire. L'épine neurale est longue et inclinée de 40° en arrière. Les bords du processus épineux se rejoignent caudalement en une crête distincte qui cours sur toute la longueur de l'épine neurale.

Les postzygapophyses sont plates et quadrangulaires et sont orientées ventralement et légèrement médialement. En vue caudale le centrum est très légèrement concave en son centre. Les facettes costales caudales encadrent dorso-latéralement le centrum. Elles sont ovales et fortement concaves. A l'instar des vertèbres cervicales le centrum s'étend plus ventralement sur son bord caudal.

Sacrum : Le sacrum est composé de 4 vertèbres fusionnées. Le centrum de la première vertèbre est oblong et comprimé dorso-ventralement. Les prézygapophyses sont légèrement étendues crânialement et présentent une petite surface d'articulation ovoïde, plate et orientée dorso-médialement comme sur *H. modestus* (Bai et al., 2017). Les diapophyses des vertèbres s'étendent largement transversalement mais sont endommagées sur presque toute leur longueur. La face ventrale du sacrum est légèrement concave. Dorsalement les processus épineux sont étroits et brisés. Les processus épineux sont bordés par des surfaces ovoïdes fortement concaves sur les deux premières vertèbres sacrées.

Scapula : La scapula est longue (Tab 10) et rectangulaire et de forme similaire à celle de *Lophiaspis maurettei* (Voir Chapitre 2). La fosse sous épineuse est de taille légèrement plus

importante que la fosse supra épineuse (Planche 7). Cependant, la fosse sous épineuse est peu étendue caudalement et ne forme pas une large aire d'insertion musculaire triangulaire (Planche 7A) comme celle présente sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009 ; Planche 8). La cavité glénoïde est légèrement ovale et peu profonde. Le bord caudal de la cavité glénoïde présente un processus coracoïde large (Planche 7) et rectangulaire à l'instar de *Lophiaspis* et *Lophiodon* (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009; chapitre 2). Médialement le processus coracoïde est légèrement courbé. L'échancrure scapulaire est peu profonde comme sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009), créant un col large et peu marqué entre la cavité glénoïde et les fosses supra et sous épineuses. Cette morphologie est très similaire à celle du tapiromorphe *Heptodon* (Radinsky, 1965).

L'épine scapulaire est marquée et haute, mais est déformée et repliée sur la plaque osseuse (Planche 7). Elle prend naissance à une vingtaine de millimètres de la cavité glénoïde. L'extrémité distale de l'épine scapulaire présente un acromion proéminent et rectangulaire (Planche 7B) comme sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009 ; Planche 8B). Ce caractère est présent chez les périssodactyles les plus primitifs tel que *Hyracotherium* et les tapiromorphes *Homogalax* et *Hyrachyus* mais est perdu de façon convergente dans les différents groupes de périssodactyles (Holbrook, 2001).

Tableau 10. Mesures (en mm) de la scapula/Measurements (in mm) of the scapula

Specimens	Length	Width	Wn	Lgc	Wgc
A.08.SP2.199	>200	>97	40.7	28.5	39
A.07.SP2.171	>189	>62	43.8	29.8	43.7
A.08.SP5.09	>229	>75	47	26.5	40.1
A.18.SP2.340	-	-	38.5	29.2	35.8
Mean	-	-	42.5	28.5	39.7
SD	-	-	3.7	1.4	3.3
CV	-	-	8.7	5	8.2

Wn: Width of the neck of the scapula, gc: glenoid cavity, SD ; standard deviation, CV ; coefficient of variation

Un *tuber spinae* est situé à une dizaine de millimètres proximalement de l'acromion (Planche 7). Le *tuber* est haut et rectangulaire et de taille plus importante que sur *H. modestus* (Bai et al., 2017) et situé plus proximalement à l'instar de *Heptodon* (Radinsky, 1965). La présence d'un *tuber spinae* est inconnue sur *Lophiaspis maurettei* mais est présent sur les *Lophiodon* du GeiseltalMuseum (Planche 7B).

Humérus : L'humérus est long (Tab 11) et relativement gracile (Planche 9A-B), comme celui des cératomorphes *H. modestus* et *Heptodon* (Radisnky, 1965; Bai et al., 2017). Les humérus de *Lophiodon* sont plus larges, plus robustes et relativement plus courts (Holbrook, 2009 ; Planche 9C-D). La tête humérale est large, relativement hémisphérique. La grande tubérosité de l'humérus forme une crête épaisse, haute d'une dizaine de millimètres, s'étendant du bord crânial au bord caudal de l'os (Planche 9A-B) et est légèrement courbée caudalement comme sur *Heptodon* (Radinsky, 1965). Contrairement à *Lophiodon* la tubérosité ne dépasse pas le niveau de la tête proximalement et mésialement (Holbrook, 2009 ; Planche 9C-D), à l'instar de *H.modestus* (Bai et al., 2017). La tubérosité médiale est jointe à la tête humérale, est proéminente et épaisse mais est courte et peu haute (Planche 9A) comme sur *Heptodon* (Radinsky, 1965) et est de taille plus importante que sur *Hyrachyus* (Bai et al., 2017). A l'instar de *Lophiodon* le *sulcus intertubercularis* (bicipital groove) est très largement ouvert en vue proximale (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009 ; Planche 9). La crête deltopectorale s'étend sous la grande tubérosité sur une vingtaine de millimètres. La crête est peu saillante et est très peu étendue latéralement (Planche 9A-B) comme sur *H. modestus* et *Heptodon* (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017). *Lophiodon* présente une crête deltopectorale plus longue et plus étendue latéralement (Planche 9C-D), formant un large processus triangulaire sur le bord latéral de l'humérus (Holbrook, 2009). Une petite tubérosité ovale, correspondant à l'insertion du muscle *teres major*, est visible sur le bord médial de la diaphyse (Planche 9B), juste quelque millimètres plus distalement que l'extrémité de la crête deltopectorale.

Distalement, la crête épicondylaire est présente et est très saillante latéralement (Planche 9B). La crête est longue, d'une cinquantaine de millimètres sur les plus grands individus et rejoint le bord latéral de la trochlée. La fosse olécranienne n'est pas percée d'un foramen naturel à l'instar de *L. leptorhynchum*, *L. remense* et *L. cuvieri* (Holbrook, 2009). Un large foramen est cependant présent sur certains spécimens dû à une détérioration diagénétique du fossile. L'épicondyle médial est peu projeté et s'élargit distalement. Le capitulum ne présente pas de quille marquée le séparant de l'épicondyle latérale (Planche 9A). Le capitulum est arrondis et présente une forme en baril. La morphologie du capitulum de l'humérus est similaire pour *L. remense* (Planche 9C)*, L. cuvieri , L. lautricense* et *L. leptorhynchum* (Holbrook, 2009). La quille du capitulum est beaucoup plus marquée chez les cératomorphes du début de l'Éocène (Holbrook, 2001, 2009). Le capitulum ne présente pas de « lateral articular shelf » visible à l'instar de *Lophiodon* (Holbrook, 2009) et contrairement aux autres tapiromorphes (Holbrook, 2001).

La trochlée est légèrement oblique et la lèvre latérale s'étend plus distalement que la lèvre médiale (Planche 9A-B) comme pour celle de *Lophiodon* (Holbrook, 2009). Ce caractère est aussi présent pour *Hyrachyus* mais de façon moins marquée (Bai et al., 2017).

Table 11. Mesures (en mm) de l'humérus/ Humeral measurements (in mm)

Specimens	L	W humeral head	Lap humeral head	W min diaphysis	Lap diaphysis	L distal extremity	Trochlea width	Lap trochlea
A.16.SP8.06	240.6	45.1	35.7	28.4	26.7	57.5	39	22.3
A.08.SP2.196	>178	>33.7	32.4	26	22.5			
A.07.SP2.128	189.7	40.3	>28.5	22.5		51.6	34.5	18.7
A.08.SP5.03	216.2	44	34.6	28.1	27	56.5	33.3	21.7
A.13.SP2.278	211.3	35.6	33.1	26.7	27.6	52.9	38.1	21.4
A.19.SP2.346	188.8	40	38.2	21.7	23.8	48.9		21.1
Mean	209.3	41	34.8	25.6	25.5	53.5	36.2	21
SD	21.4	3.8	2.3	2.8	2.2	3.5	2.8	1.4
CV	10.2	9.2	6.6	11.1	8.8	6.6	7.6	6.6

Lap; anteroposterior length, SD ; standard deviation, CV ; coefficient of variation

Ulna : L'ulna est long (Tab 12) et grêle comme celui de *L. leptorhynchum.* L'olécrâne est court mais est transversalement large (Planche 10E-F). L'olécrâne est concave sur sa face latérale et convexe sur sa face médiale et est légèrement orienté caudoproximalement. Son sommet est large et ovale avec un léger sillon central accueillant le tendon du *triceps brachialis* (Planche 10F). L'olécrâne de *L. leptorhynchum* et *L. cuvieri* est plus court et la rainure en son sommet est beaucoup plus évasé (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009). L'olécrâne de *L. lautricense* est plus étroit et le sillon est très peu profond (Dedieu, 1976).

Le processus anconé est proéminent et plat dorsalement (Planche 10E). Il surplombe crânialement la fossette synoviale et est légèrement courbé crânio-ventralement. Proportionnellement le processus est plus long que celui de *L. lautricense* et similaire à celui de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). La fossette synoviale est bordée par deux surfaces coronoïdes, séparées par la grande échancrure sigmoïde. Ces surfaces sont crescentiformes, concaves et s'étendent proximalement au niveaux du processus anconé. Les deux surfaces coronoides sont légèrement plus distantes que celle de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976) à l'instar de *L. remense* et *L. cuvieri* du GeiseltalMuseum (Holbrook, 2009) mais moins que celles de *L. lautricense* où elles

Tableau 12. Mesures (en mm) de l'Ulna/Ulna measurements (in mm)

Specimens	L	Height fs	Length fs	Height olecranon	Length olecranon	Lap olecranon	Length diaphysis	Lap diaphysis	W fp	Lap fp
A.07.SP2.105	218.4	30.5	30.2	35.9	19.4	26.5	18.8	16.3		
A.06.SP.02		38.2	32	36.6	19.8	22.3	18.5	20.3		
STP.V.45		34.9	25.6				16.4	19		
A.08.SP2.334	216.4	29	31.8	32.3	18.8	24.1	14.4	18.5	12.3	18.9
Mean	217.4	33.2	29.9	34.9	19.3	24.3	17	18.5	12.3	18.9
SD	1.4	4.2	3	2.3	0.5	2.1	2.1	1.7		
CV	0.7	12.7	10	6.6	2.6	8.7	12	9		

Fs, synovial facet ; fp, pyramidal facet; Lap; anteroposterior length, SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

sont très divergentes (Dedieu, 1976). La petite échancrure sigmoïde (*incisura radialis*) est constituée de deux surfaces presque plates et confluentes s'articulant avec le radius (Planche 10F), épousant le bord distal des surfaces coronoïdes. La petite échancrure sigmoïde est plus élargie latéralement sur *H. modestus* (Bai et al., 2017) et est divisée en deux surfaces distinctes (Hoolbrook, 200; Bai et al., 2017). Ces facettes d'articulation avec le radius surplombent une large dépression correspondant à l'attache des « interossous ligaments » à l'instar de *H. modestus* (Bai et al., 2017).

Distalement la diaphyse de l'ulna présente une grande crête courant sur toute sa face crâniale. Cette crête rentre en contact avec la rainure présente sur la face caudale du radius. La facette d'articulation avec le cunéiforme est triangulaire en vue ventrale, étendue antéro-postérieurement et est doucement concave.

Radius : Le radius long et grêle (Tab 13) comme celui de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). L'articulation proximale avec l'humérus est étendue médio-latéralement et est peu large crânio-caudalement. La surface est divisée en deux petites cavités peu profondes séparées par une arête émoussée donnant à la surface d'articulation une forme de selle (Planche 10A). La surface latérale est réniforme et est légèrement plus étendue transversalement que la surface médiale cordiforme (Tab 13). Sous la facette latérale, un petit bombement témoigne de la présence de la tuberosité latérale (Planche 10C-D). Cette dernière est très peu développée, à l'instar de celle de *Lophiodon* (Holbrook, 2009). Caudalement les deux surfaces d'articulations avec l'humérus sont prolongées par deux lèvres courant sur tout le bord proximo-caudale du radius (Planche 10D). Ces lèvres sont plates comme sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009) et s'amincissent médialement et répondent aux surfaces d'articulations de la petite échancrure sigmoïde de l'ulna. Sous ces facettes, le radius présente une large section triangulaire légèrement creusée qui corresponds aux points d'attaches des ligaments *interosseous*.

Tableau 13. Mesures (en mm) du radius/Radius measurements (in mm)

Specimens	L	W proximal extremity	Lap proximal extremity	W distal extremity	Lap distal extremity	W diaphysis	Lap diaphysis	Medial articular facet LxAP	Lateral articular facet LxAP	Lap lunar facet	Lap scaphoid facet
A.13.SP2.281	167.8	38	18.9	29.8	13.9	15.1	13.8	21.2x14.1	17.8x18.9	14.9	17.3
A.13.SP2.282				30	14.8					15.4	17.1
A.09.SP2.206	162.2	34.8	17.4	29.6	11.3	14.5	13.6	16.1x16.8	17.5x16	13.1	15.4
A.08.SP5.32	168.6	33.5	18.2	31.4	11.5	15.4	12.1	20x17.7	15.3x17.9	13.9	13.8
A.18.SP2.335	190.6	39.7	21.2	30.4	16.9	18	14.4	24.5x19.8	18.1x -	14.8	16.4
A.19.SP2.347				30.7	15.4	13.9	13.4			15.3	13.4
Mean	172.3	36.5	18.9	30.3	14	15.4	13.5			14.6	15.6
SD	12.5	2.9	1.6	0.7	2.2	1.6	0.8			0.9	1.7
CV	7.3	7.8	8.6	2.2	15.9	10.2	6.3			6.1	10.7

Lap; anteroposterior length, SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

La diaphyse du radius présente une section triangulaire, orientée crânialement. Sur sa face caudale le radius présente une longue rainure peu profonde s'arrêtant à une vingtaine de millimètres de la surface d'articulation distale. La diaphyse est légèrement rugueuse sur la partie proximale de sa face crânio-médiale au niveau de l'insertion du muscle *brachialis*.

Distalement le radius s'élargit postérieurement. En vue crâniale le radius présente une dépression fine et allongée juste proximalement à la surface d'articulation servant de passage au tendon *extensor carpi radialis*. La surface d'articulation distale est mince (Tab 13) et divisée en deux facettes. La facette latérale est concave, de forme ovale et s'articule avec le lunaire (Planche 10B). La facette médiale est convexe, ovale mais plus comprimée caudalement et répond au scaphoïde (Planche 10B). La convexité de la face médiale et la concavité de la face latérale sont moins prononcées que sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009) et donne un aspect plat à la facette distale

du radius.

Semi-lunaire : Le semi-lunaire A.09.SP6.01.10 (Planche 11A-E) est haut, large et similaire à celui de *L. leptorhynchum et L.* aff. *eygalayense* (Dedieu, 1976; Godinot et al., 2018). La partie palmaire du carpe s'affine et forme une grande apophyse horizontale (Planche 11A-B). En vue palmaire l'apophyse est trapézoïdale et est fortement étendue dorsalement. La facette d'articulation pour le radius est convexe et étirée transversalement. La partie palmaire du semi-lunaire des autres périssodactyles de l'Éocène, dont *Hyrachyus* et *Heptodon* est plus massive et étendue proximo-distalement (Radisnky, 1965; Bai et al., 2017). Médialement le carpe s'articule avec le scaphoïde sur une surface d'articulation ovale (Planche 11A), large de 7mm sur 4,5mm de haut. Sur *Heptodon* et *Hyrachyus* cette surface d'articulation proximale est plus étendue palmairement et forme une bande mince sur toute la longueur du carpe (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017). Une deuxième surface d'articulation avec le scaphoïde est visible distalement (Planche 11A). Cette dernière est en forme de lèvre mince et longue (8,5mm), et borde la face distale du carpe. La surface est convexe au niveau de l'apophyse et concave sur le corps du carpe. Latéralement le carpe s'articule avec le pyramidal par une surface rectangulaire, amincit en son milieu et très fortement concave en son centre (Planche 11B). Malheureusement la surface de l'os est dégradée sur cette facette, rendant les autres détails anatomiques invisibles. La face crâniale du carpe est triangulaire, plate, haute de 15 mm et large de 17,9 mm. Distalement elle se termine par une forme de V, formée par la jonction des surfaces d'articulation avec le magnum et l'unciforme (Planche 11D) comme pour *L. leptorhynchum* (Holbrook, 2009). Les deux surfaces d'articulation sont sub-égales crânialement et sont orientées latéro-distalement. Sur *Heptodon* et *Hyrachyus* la surface d'articulation de l'unciforme est plus étendue et le bord distal du semi-lunaire est oblique (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017). Caudalement, sous l'apophyse palmaire les deux surfaces sont orientées ventralement. La surface d'articulation pour l'unciforme est palmairement plus large et occupe presque toute la

largeur de l'apophyse et devient plus concave alors que la surface d'articulation pour le magnum reste relativement plate (Planche 11C).

Tableau 14. Mesures (en mm) des carpes/Carpals measurements (in mm)

Lunar	Height	Width	Length
A.09.SP6.01.10	22	18.4	23.8
STP.V.156	17.9	13	20.6
Magnum	Length	Width	Height
A.06.SP2.26	28.7	15.6	21.6
Unciform	Height	Width	Length
A.09.SP6.01.9	21.5	19.8	26.2

Un deuxième semi-lunaire, STP.V.156 (Planche 11F-J) diffère de A.09.SP6.01.10 sur plusieurs aspects. Le carpe est environs 20 % plus petit et est relativement plus étroit que A.09.SP6.01.10 (Tab 14). La surface d'articulation avec le radius est plus bombée que sur A.09.SP6.01.10 et est légèrement incliné disto-latéralement (Planche 11F-G). Médialement, la surface d'articulation distale avec le scaphoïde est plus longue, mais plus fine (Planche 11F). La surface d'articulation proximale avec le scaphoïde est plus rectangulaire et proportionnellement plus étendue proximo-distalement (Planche 11G). L'apophyse palmaire est plus longue et plus étroite proximo-distalement. (Planche 11F-G,J) En vue palmaire, l'apophyse est rectangulaire et ne s'étend pas proximalement (Planche 11J). Les surfaces d'articulation avec le magnum et l'unciforme sont moins concaves et sont légèrement moins orientées latéralement en vue palmaire.

Magnum : Le magnum (Planche 11K-O) est étiré crânio-caudalement mais est étroit transversalement à l'instar de celui de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907). Caudalement le magnum présente deux apophyses. Proximalement l'apophyse supérieure, ou tête du grand os, est ovale, convexe, peu élevée (Planche 11K-L) et similaire à celle de *L. leptorhynchum* et *L. lautricense* (Dedieu, 1976). L'apophyse distale est marquée et étendue disto-caudalement sur une dizaine de millimètres (Planche 11K-L). L'apophyse distale est plus étendue caudalement que pour *L.*

leptorhynchum et *L*. aff. *eygalayense* (Dedieu, 1976; Godinot et al., 2018). L'apophyse postérieure est très réduite sur *L. lautricense* (Dedieu, 1976) et forme un simple bombement. L'apophyse postérieure des cératomorphes, tels *Hyrachyus* et *Heptodon* est beaucoup plus élancée que sur *Eolophiodon* et plus étendue postero-ventralement (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017).

La surface crâniale du magnum d'*Eolophiodon* est peu étendue proximo-distalement et est de forme rectangulaire. La face proximale du carpe est divisée en deux surfaces d'articulation formant un angle aigu entre elles. Les deux surfaces forment deux bandes rectangulaires minces s'étendant sur toute la longueur du carpe jusque sur la tête du grand os postérieurement (Planche 11N). La surface médiale répond au scaphoïde (Planche 11L,N). Elle est légèrement concave en son centre et s'élargit légèrement crânialement. Sous la surface d'articulation avec le scaphoïde se trouve la surface d'articulation avec le trapézoïde (Planche 11L) formée d'une bande étroite de 5 mm de haut. Elle prend naissance sur le bord crânial du carpe et s'étend caudalement en une seule surface à l'instar de *L. leptorhynchum, H. posticus* et *H. modestus* (Radinsky, 1965; Dedieu, 1976; Bai et al., 2017). La surface d'articulation avec le trapézoïde est divisée en deux facettes, supérieure et inférieure sur *L. lautricense* (Dedieu, 1976).

La surface d'articulation avec le MC II est visible sous la surface d'articulation avec le trapézoïde (Planche 11L-M). Elle est réniforme, concave et est plaquée contre le bord antérieur du carpe comme pour *L. leptorhynchum* et *L. lautricense* (Dedieu, 1976).

La surface latérale est fortement concave antérieurement et fortement convexe caudalement et répond au semi-lunaire (Planche 11K,N). La surface d'articulation avec l'unciforme est visible sous la surface d'articulation avec le semi-lunaire (Planche 11K). La surface d'articulation avec l'unciforme est rectangulaire et unique comme pour *H. modestus, H. posticus* et *L. leptorhynchum* (Radinsky, 1965; Dedieu, 1976; Bai et al., 2017). La facette d'articulation avec l'unciforme est divisé en quatre facettes distinctes pour *L. lautricense* (Dedieu, 1976).

La face distale du magnum est presque entièrement occupée par la surface d'articulation

avec le MC III (Planche 11K,N). La surface est rectangulaire, doucement concave et est longue de 20,8 mm et large de 11 mm. Elle est similaire en forme et proportion à celle de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). La surface est nettement plus élargie antérieurement pour *L. lautricense* (Dedieu, 1976). La facette d'articulation avec le MC III de *H. modestus et H. posticus* est plus large et ne s'étend pas autant postérieurement, et est légèrement convexe medio-latéralement (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017).

Unciforme : L'unciforme est très étendu transversalement (Planche 11S). Le carpe de *L. leptorhynchum* est proportionnellement légèrement plus haut et large (Holbrook, 2009). La face proximale de l'unciforme est divisée en deux facettes d'articulation pour le semi-lunaire et pour le pyramidal (Planche 11R). Les deux facettes sont séparées par une courte crête émoussée comme pour *L. leptorhynchum, L. lautricense* ainsi que sur *H modestus* (Dedieu, 1976; Bai et al., 2017). La facette d'articulation pour le semi-lunaire est réniforme, concave crânialement et convexe caudalement, similaire a celle de *L. leptorhynchum* et *L. lautricense* (Dedieu, 1976). La facette de *Hyrachyus* et de *Heptodon* est de forme plus rhomboïdale (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017). La facette d'articulation pour le pyramidal est triangulaire et est légèrement concave en son centre.

La face médiale de l'os porte les surfaces d'articulation pour le MC III et le magnum (Planche 11P). La facette d'articulation pour le MCIII est plate, ovale et confinée au bord crâniodistal de la face médiale à l'instar de celle des unciformes de *L. leptorhynchum* et *L. remense* conservés à la FSL. La facette d'articulation avec le magnum forme une fine bande située au-dessus de la facette avec le MC III et s'élargit caudalement pour occuper tout le reste de la face médiale du carpe comme sur *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). Sur *Hyrachyus* et *Heptodon,* la surface d'articulation du magnum est courte et ne s'étend pas caudalement (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017).

La face distale du carpe est large et s'étend sur l'apophyse postérieure. Une très légère arête

sépare cette face en deux surfaces d'articulation sub-égales pour les MC IV et V (Planche 11Q). La facette pour le MC IV est triangulaire et celle pour le MC V est plus rectangulaire comme sur *Heptodon*, *Hyrachyus* et de *L. leptorhynchum* (Radinsky, 1965; Dedieu, 1976; Bai et al., 2017). *Lophiodon lautricense* présente une surface d'articulation avec le MC V plus réduite (Dedieu, 1976)

Métacarpes III : Le MC III (STP.V.46) est long et grêle (Planche 12F-I). En vue proximale la facette d'articulation avec le magnum est triangulaire (Planche 12J) avec une surface convexe crânialement et très légèrement concave caudalement. Le bord latéral de l'articulation proximale s'étend plus proximalement que le bord médial, donnant à la surface une apparence oblique en vue crâniale (Planche 12F) à l'instar de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Holbrook, 2009). Cette obliquité est présente sur *H. modestus,* mais est moins prononcée (Holbrook, 2009; Bai et al., 2017). Une petite facette d'articulation avec le MC II est présente sur le bord crânio-médial de la facette d'articulation avec le magnum (Planche 12F,H). La facette est triangulaire, doucement convexe et légèrement inclinée proximo-médialement. La facette d'articulation avec l'unciforme est située proximo-latéralement à la facette d'articulation avec le magnum (Planche 12F-G,I).

Tableau 15. Mesures (en mm) des métapodes/Metapodal measurements (in mm)

Specimens		Length	W proximal articulation	Lap proximal articulation	W distal extremity	Lap distal extremity	W distal articular facet	Lap distal articular facet	Width diaphysis	Lap diaphysis
STP.V.46	MC III	82.1	16.9	17.8	19.6	15.2	16.4	14.5	14.1	8.5
A.07.SP2.163	MC IV	60.5	17.5	18	19.4	14.2	16.2	11.8	12.2	7.3
A.07.SP2.65	MC IV	56.1	15.4	>12.8	17.8	13.9	14.8	11.5	11.3	7.5
STP.V.47	MC V	56.2	9.5	16	16.4	12.9	15.8	12.4	10.5	7
STP.V.50	indet	>62.2			20.6	15.6	17.7	12.6	14.5	8.8
A.07.SP1.139	MT II	80.8	10.2	>12	18.6	15.3	15.8	12.7	14.4	7.6
A.19.SP2.356	MT III		17.2	15.3					15.4	6.3
A.19.SP2.355	MT IV	60.7	14.9	16.6	16.6	14.9	13.5	14.7	12.7	8.3

Lap; anteroposterior length

Les deux facettes sont séparées par une crête saillante et forment un angle presque droit. La facette unciforme est cordiforme, plate et est presque verticale (Planche 12I). Le MC III porte latéralement deux surfaces d'articulation avec le MC IV. La première facette est fortement concave et située sous la facette unciforme. La seconde facette est plus large, ovale avec une surface plate et localisée dans le coin proximo-caudal de la face latérale du MC III (Planche 12I). Les deux facettes sont presque verticales et sont séparées par un large sillon. La diaphyse du MC III est plate, fortement comprimée crânio-caudalement. L'articulation distale est fortement convexe et s'étend proximalement sur la face crâniale de la diaphyse. Une « quille médiale » sépare distalement et caudalement la surface d'articulation en deux surfaces symétriques (Planche 12G) à l'instar des autres tapiromorphes (Colbert, 1934; Holbrook, 2009). La surface d'articulation distale est bordée par deux dépressions circulaires pour l'insertion des tendons fléchisseurs (Planche 12H-I).

Métacarpes IV : Le MC IV (A.07.SP2-163 et A.07.SP2-65) est proportionnellement plus grêle que le MC III (Tab 15, Planche 12K-N). En vue proximale la surface d'articulation est triangulaire, orientée caudalement (Planche 12O). La surface est très légèrement convexe crânialement et concave caudalement. Médialement le MC IV présente deux facettes d'articulation avec le MC III orientées proximo-médialement (Planche 12M). La facette antérieure est triangulaire et légèrement convexe. La facette postérieure est plus cordiforme et plus plate. Latéralement le MC IV présente deux facettes d'articulation avec le MC V (Planche 12N). Leur morphologie est similaire aux surfaces d'articulation avec le MC III. Les facettes d'articulation avec le MC V surplombent une large dépression. Sur le spécimen A.07.SP2-163 la dépression est plus étendue proximalement et entame la surface d'articulation proximale. La surface d'articulation distale est légèrement dissymétrique avec une la partie latérale légèrement plus étendue que la partie médiale (Planche 12L).

Métacarpes V : Le MC V (STP.V.47) est de dimension similaire au MC IV (Tab 15), contrairement à *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Holbrook, 2009). En vue proximale la surface

d'articulation avec l'unciforme est une longue bande fortement convexe orientée crânio-caudalement (Planche 12S). Le bord latéral est marqué et plus élevée comme sur *H. modestus* (Bai et al., 2017). La facette d'articulation avec le MC IV est crescentiforme (Planche 12R), légèrement concave et orientée presque verticalement. Le bord latéral du MC V est rugueux, bombé et marqué par deux larges dépressions alignées crânio-caudalement. À l'instar de *H. modestus,* la dépression proximale est plus large que la dépression postérieure. Le bord latéral de la diaphyse est concave donnant une apparence courbe au MC V (Planche 12P-Q). La surface d'articulation distale est totalement dissymétrique, la surface latérale étant plus étendue transversalement et caudalement.

Phalange proximale du doigt III : La phalange est courte et plate cranio-caudalement et présente une forme de T en vue crâniale (Planche 12U). La phalange est plus haute et fine que celle de *Lophiodon* (Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018) et présente une morphologie plus proche de celle de *Lophiaspis* et *H. modestus* (Bai et al., 2017; chapitre 2). L'articulation proximale est cordiforme et aplatie, mesurant 16,8 mm de large sur 11 mm antéro-postérieurement. Une très légèrement indentation est présente caudalement et est bordée par deux tubercules (Planche 12W) comme sur *Hyrachyus* et *Lophiaspis* (Bai et al., 2017, voir chapitre 2). La face palmaire de la phalange est largement concave et la face crâniale est légèrement convexe. La phalange présente proximo-latéralement à la surface d'articulation distale deux petites dépressions circulaires pour l'attachement des tendons. La surface d'articulation distale est en forme de lèvre mince, large de 12,5 mm sur 6,4 mm, et légèrement concave en son milieu. Cette surface est prolongée distalement et s'étend sur le bord palmaire de l'os. Elle est prolongée par deux petits condyles palmaires sur les bords latéraux.

Phalange du doigt II ou IV : A.2013.SP2-273 est une phalange légèrement plus longue et plus fine (Tab 16, Planche 12 T,V). Son articulation proximale est plus étroite et cordiforme mais présente les mêmes caractères morphologiques que la phalange proximale du doigt III.

Table 16. Mesures (en mm) des phalanges/Phalanx measurements (in mm)

Specimens	Length	W proximal	W distal	Lap proximal	Lap distal
A.13.SP2.273	22.1	14.5	10.9	12.9	6.8
A.07.SP2.144	21.2	17.2	12.6	12.4	7.5
STP.V.54	26.9	14.5	13.1	13.1	10.7

Lap; anteroposterior length

Phalange médiale : STP.V.54 est plus courte que les phalanges proximales (Planche 12X-Y). Sa surface d'articulation est cordiforme. Le bord caudal ne présente pas d'indentation. La surface d'articulation distale s'étend légèrement plus caudalement.

Bassin : En face latérale l'acetabulum est large, profond et circulaire, d'un diamètre d'une quarantaine de millimètres. Il est ouvert caudalement, par une large encoche légèrement courbe (Planche 13) à l'instar de *H. modestus* (Bai et al., 2017) et *Eomoropus* (Osborn, 1913). Les bords de l'acetabulum sont hauts et épais, avec un bord dorsal plat comme sur *Lophiaspis* (Chapitre 2). L'acetabulum est prolongé crânialement par une large tubérosité située à la jonction avec le bord médial du bassin correspondant à l'extrémité de la ligne ilio-pectineale. Cette tubérosité est légèrement ovoïde, large avec une surface rugueuse et irrégulière. Elle est encadrée crânialement et caudalement par deux surfaces concaves et asymétriques pour l'insertion du muscle *rectus femoris,* présents sur les autres périssodactyles (Holbrook, 2001). La surface d'insertion crâniale est plus étroite que la caudale à l'instar de celle de *H. modestus* (Bai et al., 2017) et *Eomoropus* (Osborn, 1913).

Une longue épine sciatique est présente sur le bord dorsal du bassin. Caudalement son extrémité est clairement définie et forme une bordure rectangulaire (Planche 13) comme sur *Eomoropus* (Osborn, 1913). Crânialement l'épine sciatique se fond dans la grande échancrure sciatique. Sur le spécimen STP.V.44 l'épine sciatique est moins saillante et peu visible.

Tableau 17. Mesures (en mm) du bassin/Inominate measurements (in mm)

Specimens	Length	L ilium	W ilium	L ischium	W ischium	Acetabulum LxW	Obturator foramen LxW
A.13.SP2.284		>148	33.7		25.3	36.2x27.6	
A.11.SP2.236		>136	31.7		25.2	41.4x-	
A.15.SP8.03			31.6		23	36.4x31.4	
A.15.SP8.1		>164.5	36.1		28.3	42.4x39.5	
STP.V.44			32.5		24.3	39.3x33.8	
A.17.SP8.44	282.6		37.6	91.6	31.9	46.1x318	56x45.9
A.19.SP2.349			32		25.2	40.7x34.2	
A.19.SP2.358			34.9		25.7	32.5x36.3	
Mean			33.8		26.1		
SD			2.2		2.8		
CV			6.6		10.6		

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

La lame iliaque est large et en forme d'éventail comme celle de *H. modestus* (Bai et al., 2017) et forme un plan presque orthogonal avec le pubis et l'ischion. Dorsalement la lame iliaque est légèrement concave et présente une surface lisse. La face ventrale de la lame iliaque est doucement convexe et la surface au niveau de la zone auriculaire est rugueuse. L'échancrure sciatique est peu profonde mais largement ouverte. Sur un spécimen (A.13.SP2.284) l'angle d'ouverture de l'échancrure est plus fermé et plus court et la lame iliaque s'élargit plus crânialement que sur les autres spécimens. La lame iliaque de *H. modestus* est très similaire, mais est légèrement plus concave et présente une échancrure sciatique légèrement plus ouverte et une zone auriculaire moins rugueuse (Bai et al., 2017).

Caudalement les branches de l'ischion et du pubis divergent selon un angle aiguë. Le pubis est trop endommagé sur tous les spécimens pour être décrit. Le foramen obturator est large et circulaire. Le foramen obturator est relativement plus court que sur *H. modestus* (Bai et al., 2017). Le bord dorsal de l'ischion est doucement concave et la petite échancrure sciatique est peu marquée.

Le bord caudal de l'ischion est large et irrégulier à l'instar de *H. modestus* (Bai et al., 2017) et forme l' « arche ischiale » (Planche 13). La partie crâniale de l'ischion ne présente pas de tubérosité.

En face médiale la ligne arquée cours depuis la branche du pubis jusqu'à la partie crâniale de la lame iliaque. La ligne arquée est haute et large et donne une apparence triangulaire au bassin en coupe. La ligne arquée confine la surface auriculaire rugueuse de l'ilion sur le côté dorsal de la lame iliaque. Cette ligne est présente chez *H. modestus,* mais est beaucoup moins marquée que sur *Eolophiodon* (Bai et al., 2017).

Fémur : Le fémur d'*Eolophiodon* arbore un aspect plus fin et allongé que ceux de *L. leptorhynchum* et *Lophiodon* (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009 ; Planche 14), avec une diaphyse proportionnellement plus grande à l'instar de *H. modestus* (Bai et al., 2017). La tête fémorale est sphérique, et présente une *fovea capitis* éloignée de sa marge distale (Planche 14C) comme pour *Lophiodon* (Holbrook, 2009). La *fovea capitis* est localisée plus près de la marge inférieure de la tête fémorale chez les cératomorphes (Holbrook, 2001, 2009). Le col du fémur est court. Le bord médial du fémur forme une concavité entre la tête fémorale et le troisième trochanter longue d'une trentaine de millimètres. Le grand trochanter ne s'étend pas plus proximalement que la tête fémorale à l'instar de *Lophiodon* (Holbrook, 2009), excepté sur un spécimen (A.13.SP2.279 ; Planche 14C) qui présente un grand trochanter plus étendue proximalement que la tête fémorale comme sur *Litolophus gobiensis* (Bai et al., 2010) et les tapiromorphes *Hyrachyus* et *Heptodon* (Holbrook, 2001). Disto-caudalement le grand trochanter est creusé par la *fossa trochanterica*, formant une dépression circulaire (Planche 14A-C), placée sous son sommet. Cette fosse marquée donne caudalement un aspect replié au grand trochanter comme sur *L. remense* (Planche 14D) et *L. leptorhynchum* (Holbrook, 2009).

Tableau 18. Mesures (en mm) du fémur/Femur measurements (in mm)

Specimens	L	Lap femoral head	W proximal extremity	W distal extremity	Lap distal extremity	Lap greater trochanter	W mid diaphysis	L medial trochlea	L lateral trochlea	L patellar surface	Medial condyle hxl	Lateral condyle hxl
A.07.SP2.110	256.9		66.4	56.1	55.2	31	26.4	38.9	44.4	43	38.3x21.7	31.8x24.3
A.13.SP2.279	251.4	30.6	61	46.5	49.6	23.3	25.4	41	43.9		32.1x18.2	27.2x22.2
A.15.SP2.310	207.7	28.4	65.3	47.5	49.1	21.4	24.1	38.7	35	32.9	29.2x18.4	24x23.6
A.07.SP2.106			61.9			25.1	30					
STP.V.41	227.4	30.1	67.7	45.3	45.4	27	30.9		32.2		33.9x16.4	28.9x19.7
A.08.SP2.190	>177						22.2					
A.18.SP2.332	227.9	29			47		22.9	36.3	37.7		32.4x13.5	32.3x21
A.19.SP2.348	202.4		61.4	44.6	50.6		26.4	33.9	34.8	32.7	29.9x15.4	24x18.8
Mean	229	29.5	64	48	49.5	25.6	26	37.8	38			
SD	22.1	1	2.9	4.7	3.4	3.7	3.1	2.7	5.1			
CV	9.7	3.4	4.5	9.7	6.8	14.4	12	7.2	134			

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

Le troisième trochanter est peu étendu médialement à l'instar de celui de *Lophiodon* (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009). Il forme une lame épaisse large d'une dizaine de millimètres et longue d'environs 50 mm (Planche 14A-C). Le troisième trochanter des autres périssodactyles forme une lame plus étendu médialement, comme sur de *Eomoropus* (Osborn, 1913) *Hyrachyus* (Bai et al., 2017) ou *Arenahippus* (Wood et al., 2011).

Le petit trochanter est peu projeté latéralement et forme une crête épaisse, légèrement replié crânialement et longue d'une trentaine de millimètres (Planche 14A-C). Cette crête est plus fine, moins étendue médialement et plus repliée que sur *L. leptorhynchum* et *L. remense* (Planche 14D) *L. cuvieri* et *L. lautricense* (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009) et est très similaire à celle de *Eomoropus* (Osborn, 1913). Le petit trochanter de *Hyrachyus* et d'*Arenahippus* forme une véritable lame triangulaire, plus développée et étendue médialement que celle des Lophiodontidae (Wood et al., 2011; Bai et al., 2017). La petite taille du trochanter donne un aspect plus droit à la diaphyse du

fémur en vue caudale. Proportionnellement la diaphyse est plus longue entre la base du petit trochanter et l'articulation distale de l'os par rapport à *Lophiodon* donnant un aspect plus grêle et long au fémur d'*Eolophiodon*.

Crânialement la surface patellaire est longue, large et peu profonde (Planche 14A, C-D) comme sur *Lophiodon* (Holbrook, 2009). Caudalement le fémur ne présente pas de fosse supracondylaire à l'instar des autres Lophiodontidae (Holbrook, 2009). Cette fosse correspond à l'attache du muscle *gastronemius* et est présente chez d'autres périssodactyles tels *H. modestus* (Bai et al., 2017) et *Arenahippus* (Wood et al., 2011). Deux petites dépressions circulaires orientées dorsalement sont visibles juste proximalement aux deux condyles formant la trochlée. Ces dépressions mesurent 6 mm de large et servent d'attaches aux ligaments *cruciate.* Le condyle médial est légèrement plus large que le condyle latéral et s'étend plus distalement et caudalement (Planche 14B) comme sur *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976) et *Lophiodon* (Holbrook, 2009). Les deux condyles sont séparés par une fosse intercondylienne étroite et profonde. Un petit épicondyle est visible sur le bord médio-proximal du condyle médial (Planche 14A-C).

Tibia : Le tibia est long et grêle (Tab 19) et d'aspect plus gracile (Planche 15B-C) que celui de *Lophiodon* (Holbrook, 2009 ; Planche 15A), plus proches de celui de *Hyrachyus* et *Eomoropus* (Osborn, 1913; Bai et al., 2017). Cependant la diaphyse du tibia d'*Eolophiodon* est droite en vue crâniale contrairement à celle de *Hyrachyus* qui est en forme de S étiré (Bai et al., 2017). Le bord latéral de la diaphyse est légèrement concave sur toute sa longueur. En vue crâniale l'incisure poplitée est marquée (Planche 15C) et sépare le condyle latéral et médial donnant une forme de fer à cheval à la surface d'articulation proximale (Planche 15D). Les deux surfaces articulaires avec le fémur sont de formes elliptiques étirées crânio-distalement. Le condyle médial est de même largeur que le condyle latéral mais s'étend plus crânialement (Planche 15D) comme celui de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). Les deux condyles sont séparés par une étroite aire intercondylaire

centrale correspondant au passage du ligament « *cranial crucate* » (Planche 15C-D). Les deux tubercules de l'aire intercondylaire forment deux crêtes basses délimitant crânialement les deux condyles. La tubérosité tibiale est peu saillante, arrondie et oblique proximo-distalement et se prolonge en une crête tibiale sur le bord crânial du tibia (Planche 15B), à l'instar de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976) et *L. remense* (Planche 15A).

L'extrémité distale de la crête tibiale est rugueuse, et correspond à l'insertion du muscle semi-tendineux (Planche 15A ; Barone, 1976). A l'instar de *L. leptorhynchum, L. remense* et *L. lautricense* la tubérosité tibiale n'est pas creusée par une fosse digitale ou une coulisse tibiale (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009). Cette fosse est présente chez *Hyrachyus*, *Eomoropus* et *Heptodon* (Osborn, 1913; Radinsky, 1965; Bai et al., 2017) et correspond au passage du *sulcus tuberosititas tibiae*. Médialement le tibia présente une dépression marquée, au niveau de l'insertion du muscle tibial crânial (Planche 15B). La diaphyse est plate caudalement et bombée crânialement.

Tableau 19. Mesures (en mm) du tibia/Tibia measurements (in mm).

Specimens	L	W proximal extremity	Lap proximal extremity	W distal extremity	Lap distal extremity	W diaphysis	Medial condyle WxLap	Lateral condyle WxLap
A.06.SP2.16	16.4	45.4	34.9	30.6	19.2	16.5	21.5x34.4	17.9x31.7
A.13.SP2.280	183.2	51.4		35.5	22.4	17.2	19.7x29.7	
A.07.SP2.120	178.4			30.6	21.5	16.4		
A.07.SP2.172	213.2	53		35.2	23.9	19	20.9x -	27.5x -
A.13.SP2.283					24.7			
Mean	183.8	49.9	34.9	33	22.3	17.3		
SD	21.9	4		2.7	2.2	1.2		
CV	11.9	8		8.3	9.6	7		

Lap; anteroposterior length, SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

La surface d'articulation avec l'astragale est dissymétrique. La surface d'articulation médiale est large, de forme ovale (Planche 15E), peu concave et orientée médio-proximalement. La facette

latérale est plus étroite et profonde (Planche 15E). La malléole s'étend plus distalement que sur *L. remense* (Holbrook, 2009 ; Planche 15A) et la facette latérale est plus profonde. Les deux facettes d'articulation distales sont séparées par une arête mousse et convexe proche morphologiquement de celle de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Dedieu, 1976). Cette surface d'articulation distale est beaucoup plus plate sur les spécimens de *L. lautricense* (Dedieu, 1976).

Astragale :Le spécimen présente une morphologie très proche de celle de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Dedieu, 1976) et de *Lophiaspis* (Chapitre 2). La trochlée est large, haute, mais peu profonde (Tab 20, Planche 16A). Les lèvres sont proéminentes, étendues crânialement et proximalement. La lèvre latérale s'étend plus proximalement que la lèvre médiale comme sur *Lophiaspis*, *L. leptorhynchum L. aff. eygalayense*, *L. tapirotherium, L. remense* et *L. cuvieri* (Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018, Chapitre 2). Sur le bord médial de la trochlée une fosse large d'une dizaine de millimètres court depuis le centre du condyle jusqu'au col entre la trochlée et le corps de l'astragale. Le col est haut et est semblable morphologiquement à celui de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907; Dedieu, 1976), *L. remense* (Holbrook, 2009) et *Litolophus* (Colbert, 1934). L'astragale présente un aspect plus massif, avec un col légèrement plus court et plus large que pour *Lophiaspis*, *Heptodon* et *Hyrachyus* (Radinsky, 1965; Bai et al., 2017). L'astragale de *L. lautricense* est beaucoup plus plate, avec un corps plus court et un col inexistant (Dedieu, 1976). L'astragale de *L. cuvieri*, *L. tapirotherium* et *L. aff. eygalayense* n'est pas aussi aplatie que celle de *L. lautricense,* mais présente un col plus court que pour *Eolophiodon* et *L. leptorhynchum* (Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018).

L'astragale présente trois facettes d'articulation avec le calcaneum. Caudalement la facette sustentaculaire (*sustentacular facet*) est ovale et plate (Planche 16B). La facette s'étend moins distalement que sur *Lophiaspis*, *L. leptorhynchum*, *L. lautricense* et *L. cuvieri* (Planche 16F ; Dedieu, 1976; Holbrook, 2009; voir chapitre 2). La facette sustentaculaire est séparée de la facette

naviculaire par un large sulcus. L'absence de contact entre les deux facettes est présent chez *Lophiodon* et *Lophiaspis* (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018, voir chapitre 2). La facette calcaneale distale est triangulaire et localisée disto-latéralement (Planche 16B). La facette calcaneale distale n'entre pas en contact avec la facette sustentaculaire comme pour *Lophiodon* (Holbrook, 2009) et un spécimen de *Lophiaspis maurettei* de Palette (voir Chapitre 2). Cette condition est identique à celle présente chez *Eomoropus*, *Litolophus*, *Heptodon* et *Homogalax* (Holbrook, 2001) et diffère de la facette calcaneal distal de *Hyrachyus* qui est plus étendue médialement et qui est en contact avec la surface sustentaculaire (Holbrook, 2001; Bai et al., 2017). La facette calcaneale distale borde proximalement la facette d'articulation avec le cuboïde (Planche 16B). Les deux surfaces d'articulation forment un angle presque droit à l'instar de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). L'angle entre les deux facettes est plus obtus, presque plat sur les astragales de *L. lautricense* et *L. tapirotherium* (Dedieu, 1976) et *L. cuvieri* (Planche 16F). La facette postéro-externe (*facies articularis calcavea*) se situe sur le bord caudal du tubercule latéral de l'astragale (Planche 16B). La surface est en forme de drapeau, concave médialement et convexe sur la partie caudo-latérale du processus comme pour *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976). La facette postero-externe est plus plate sur les astragales de *Lophiaspis* et *L. cuvieri* (Planche 16F) et ne présente pas de convexité latérale (Chapitre 2)

Distalement la surface d'articulation avec le naviculaire occupe toute la largeur de l'astragale. La surface est légèrement concave latéralement et convexe médialement en forme de selle comme pour les autres périssodactyles (Holbrook, 2001). La surface naviculaire est contiguë sur le bord latéral avec la surface d'articulation avec le cuboïde avec qui elle forme un angle obtus (Planche 16B). La surface d'articulation cuboïde est formée par une bande mince légère convexe, s'amincissant médialement, et située entre la facette calcaneale et naviculaire avec qui elle forme deux angles presque droits (Planche 16B). Cette facette cuboïde est présente chez *Lophiodon* (Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018) et *Lophiaspis* (Chapitre 2), ainsi que sur *Hyrachyus* et

Homogalax (Holbrook, 2001). Le contact astragale-cuboïde est absent chez *Heptodon* ainsi que chez les chalicothères *Eomoropus*, *Moropus* et *Litolophus* (Holbrook, 2001).

Tableau 20. Mesures (en mm)/Tarsal measurements (in mm)

Astragalus	Height	Lenght	Width trochlea	W distal extremity	Navicular facet LxW	Ectal facet LxW	Sustentacular facet LxH	Lap
A.11.SP2.237	34.4	36.9	27.2	29	27.6x15.5	18.7x6.8	7.1x7.2	26.7
A.10.SP5.50	29.2	38.5	25.6	26.3	25.2x17.2	20.4x5.7	7.5x7.6	24.7
Calcaneum	Height	H proximal etremity-ectal facet	L distal extremity ectal facet	Width	Width tuber calcanei		Lap	
A.08.SP2.192	63	38.7	36.4	29.1	12.1		19.4	
A.08.SP2.188	56.3	43.4	27.8	28.9	18.8		20.5	

Lap; anteroposterior length

Calcaneum : Le calcaneum est plus long et grêle que celui de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976) et *L. cuvieri* (Planche 16C-D,G) et plus massif que celui de *Lophiaspis maurettei* (Chapitre 2). Le *tuber calanei* est long mais comprimé médio-latéralement. Son sommet est large avec une zone de surface d'attache pour les tendons du muscle *gastrocnemius* (Barone, 1976). Latéralement le calcaneum présente un processus coracoïde court et robuste (Planche 16D) comme pour *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976; Holbrook, 2009), *L. cuvieri* (Planche 16G) et *Lophiaspis*. Le promontoire est percé d'une dépression circulaire accueillant l'extrémité distale de la fibula. Ce caractère est aussi présent sur *Lophiaspis*, *L. leptorhynchum* et *L. lautricense* (Dedieu, 1976) et *Eomoropus* (Osborn, 1913) et presque non visible sur *Hyrachyus* (Bai et al., 2017). La facette proximale située sous le promontoire répond à la surface d'articulation antéro-externe de l'astragale. La surface est ovale et plate et plus large que celle de *Lophiaspis maurettei* (Chapitre 2). La facette ectale est orientée proximalement et forme un angle presque droit avec l'axe long du calcaneum (Planche 16D). Proximalement cette surface est prolongée par une « lèvre » s'étendant sur le processus coracoïde et répondant à la concavité de la surface d'articulation de l'astragale lors du

mouvement (Planche 16C-D) à l'instar de *Lophiodon* (Planche 16G) et contrairement à *Lophiaspis* (Chapitre 2). Le *sustentaculum* est large et projeté latéralement (Planche 16C) avec une facette sustentaculaire orientée plus ventralement que sur *Lophiaspis* (Chapitre 2). Ventralement le *sustentaculum tali* présente une surface d'articulation ovale et large orientée crânio-latéralement répondant à la surface sustentaculaire de l'astragale.

La partie distale du calcaneum est plus étendue distalement et est moins large transversalement que sur *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976) et *L. cuvieri* (Planche 16G). La facette d'articulation avec l'astragale est réduite, de forme vaguement elliptique étirée (Planche 16C-D). La facette longe le bord antéro-interne du calcaneum et est contiguë avec la facette cuboïde. La facette cuboïde est large et cordiforme, à l'instar de celle de *Hyrachyus* et *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976; Bai et al., 2017) et est plus large que sur *Lophiaspis maurettei* (Chapitre 2). La facette cuboïde est orientée caudo-distalement et est globalement aplatie tout en présentant une petite convexité en son centre. Le bord distal du calcaneum formé par la facette cuboïde et astragale forme un angle légèrement obtus avec l'axe du tuber calcanei (Planche 16C) comme *L. cuvieri* (Planche 16G). Le calcaneum ne présente aucune surface de contact avec le naviculaire à l'instar de *Lophiodon* (Holbrook ; Planche 16G), *Lophiaspis* (Chapitre 2), *Hyrachyus* (Bai et al., 2017), *Litolophus* et *Homogalax* (Holbrook, 2001) et contrairement à *Eomoropus* et *Heptodon* (Holbrook, 2001). Contrairement à *Hyrachyus* le tubercule peroneal est absent comme pour *Lophiaspis* (Chapitre 2), *Lophiodon*, *Eomoropus*, *Litolophus* (Holbrook, 2001). Le calcaneum diffère de *L. lautricense* par un aspect plus fin et relativement plus long, avec un long *tuber calcanei* et une partie distale moins aplatis (Dedieu, 1976). Son processus coracoïde est aussi plus étiré et présente une facette sustentaculaire plus ovale.

Métatarse II : Le métatarse II (A.07.SP1-139) est long et grêle (Tab11, Planche 12Z). Sa morphologie est similaire à celle de *Hyrachyus* (Bai et al., 2017) et *Eomoropus* (Osborn, 1913) et

diffère des métatarses plus court et épais de *L. leptorhynchum* et *L. lautricense* (Depéret, 1907; Dedieu, 1976, Holbrook, 2009). La facette mésocunéiforme est triangulaire en vue proximale (Planche 12A2). La facette est relativement plate avec une légère concavité en son centre. Crânio-médialement le MT II présente une large concavité ovale pour le contact avec l'entocunéiforme (Planche 12Z).

Latéro-distalement à la facette du mésocunéiforme la MT II présente deux paires de facettes pour l'ectocuneiforme et le MT III (Planche 12Z). Les facettes d'articulation sont situées plus distalement que sur *Hyrachyus* (Bai et al., 2017) et sont plus proéminentes. Les deux paires de facettes sont confluentes et presque non différentiables à l'instar de *Hyrachyus* (Bai et al., 2017). Les deux facettes sont ovales, et presque plates. La facette antérieure est légèrement plus petite que la facette postérieure. Crânialement les surfaces d'articulation pour l'ectocunéiforme et le MT III sont séparées par une arête mousse et forment un angle légèrement obtus. Caudalement, les deux surfaces ne sont pas différentiables. La diaphyse du MT II est plate, comprimée crânio-caudalement. La surface d'articulation distale présente une quille mousse comme sur les métacarpes. Les deux surfaces délimitées sont dissymétriques avec la surface médiale étant légèrement plus étroite. Deux dépressions sont visibles de part et d'autre de l'articulation distale et correspondent à l'insertion des tendons fléchisseurs.

Le Métatarse III est aussi large que le MC III. Sa partie distale est tronquée et sa longueur ne peut être estimée. La surface proximale du métacarpe est étirée latéralement, formant un large tubercule quadrangulaire (Planche 12A-B) à l'instar de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907) mais est détériorée palmairement. La surface d'articulation avec l'ectocuneiforme est quadrangulaire en vue occlusale, étirée crânio-caudalement et légèrement concave (Planche 12E). Le MT III s'articule latéralement avec le cuboïde par une surface mince et longue, légèrement convexe (Planche 12D-E) et formant un angle obtus avec la surface d'articulation avec l'ectocuneiforme. Juste distalement à la

surface d'articulation avec le cuboïde le MT III présente une surface d'articulation avec le MT IV. Médialement le MT III présente une petite surface d'articulation ovale avec le MT II, est courte crânio-caudalement et légèrement concave (Planche 12C). Sous cette surface d'articulation le métacarpe présente une petite dépression triangulaire accommodant la diaphyse du MT II. La partie palmaire de la surface d'articulation étant tronquée la présence d'un MT I vestigiale similaire à celui de *H. modestus* (Bai et al., 2017) ne peux être confirmé.

Le métatarse IV est légèrement plus court que A.07.SP1.139 (Planche 12B2-D2). La facette d'articulation proximale est semi-circulaire, presque plate et répond au cuboïde (Planche 12E2). Caudo-latéralement le MC IV présente un petit tubercule rugueux. Médialement le MC IV présente deux surfaces d'articulation pour le MT III (Planche 12D2). La surface crâniale est ronde et plate. La surface caudale est plus mince crânio-caudalement et plus longue proximo-distalement et est légèrement convexe. Les deux surfaces sont séparées par un large sillon peu profond. Latéralement, le MT IV ne présente aucune surface d'articulation avec le MT V à l'instar de *L. leptorhynchum* et contrairement à *L. lautricense* (Depéret, 1907; Dedieu, 1976). La surface distale est dissymétrique avec une surface médiale plus large que la surface latérale.

2.2. Variabilité intra et interspécifique du squelette post-crânien d'*Eolophiodon*.

Le matériel post-crânien d'*Eolophiodon* présente peu de caractères polymorphes et une faible variation morphologique, surtout en comparaison avec le matériel dentaire et mandibulaire (Vautrin et al., 2019). Les plus grandes variations observées se trouvent au niveau de la taille des spécimens, avec une variation d'environs 20 % entre les plus grands spécimens et les plus petits sur chaque locus. Ces différences ne sont pas ontogénétiques car les épiphyses sont toutes fusionnées sur les spécimens observés qui représentent donc des individus adultes. Les différences observées entre les extrêmes de taille sont cohérentes avec le dimorphisme sexuel présent au niveau crânio-mandibulaire sur *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019). Les femelles *E. laboriense* sont

significativement plus petites et ont une masse estimée, à partir d'équations de régression linéaire calculées sur le matériel mandibulaire, aux 2/3 de celles des mâles (Vautrin et al., 2019). De plus, les coefficients de variations du matériel post-crânien sur les locus présentant suffisamment de spécimens sont peu élevés (Tab 8-12, 16-18) et similaire à ceux attendus dans le cas d'une variation intraspécifique au sein d'une espèce présentant un fort dimorphisme sexuel (Mead, 2000). Cependant, le nombre de spécimens pour chaque locus n'est pas assez important pour qu'une bimodalité claire soit visible sur les mesures du matériel post-crânien et pour mesurer précisément le ratio-dimorphique.

Le semi-lunaire est le seul os où l'on observe une variabilité morphologique marquée. Or, aucun dimorphisme sexuel notable n'a été signalé au niveau de la morphologie des os du poignet chez les périssodactyles, et ce même sur les espèces fortement dimorphique (Coombs, 1975; Mead, 2000). Le carpe A.09.SP6.01.10 a été retrouvé en association avec du matériel crânio-dentaire d'un individu mâle d'*E. laboriense* dans le niveau SP6. Le carpe STP.V.156 à été retrouvé dans le niveau SP0 qui a aussi livré une dent et une rangée dentaire attribuées à *E.* nov. sp. 2 (Voir Chapitre 3.1). La différence de taille entre les deux carpes correspond à celle retrouvée entre les individus moyens de *E. laboriense* et *E.* nov. sp. B sur le matériel dentaire (Voir Chapitre 3.1). Au regard des différences morphologiques entre les deux carpes, une attribution de STP.V.156 à *E. laboriense* est écartée, et le carpe est rapproché de *E.* nov. sp. B. Cependant, la morphologie post-crânienne de *E.* nov. sp. B est presque totalement inconnue (Chapitre 3.1) et ne permet pas de confirmer cette attribution. En attendant la découverte de matériel post-crânien en association avec du matériel dentaire de *E.* nov. sp. B, il est plus prudent d'attribuer le semi-lunaire en tant que *E.* cf. nov. sp. B. Les autres éléments post-crâniens ne présentent pas de différences morphologiques aussi marquées qui justifieraient une attribution à *E.* cf. nov. sp. B d'autant plus que la présence de *E.* cf. nov. sp. B est restreinte au seul niveau SP0, ayant livré très peu de restes post-crâniens. Les éléments post-

crâniens des niveaux SP1 à SP6 de La Borie sont donc tous attribués à *E. laboriense.* Le manque de matériel de comparaison pour *E.* cf. nov. sp. B ne permettant pas de discriminer les autres restes post-crâniens du niveau SP0, ces derniers sont donc attribués provisoirement à *Eolophiodon* sp.

2.3. Morphologie post-crânienne d'*Eolophiodon* et *Lophiodon* et locomotion des lophiodontidés

La morphologie post-crânienne d'*Eolophiodon* est similaire à celle des lophiodontidés plus récents sur de nombreux points. *Eolophiodon* présente notamment certains caractères précédemment considérés comme des autapomorphies de *Lophiodon* (Holbrook, 2009) et qui les distinguent des autres périssodactyles de l'Éocène, notamment les cératomorphes. Ainsi, le capitulum de l'humérus ne présente pas de quille marquée chez les Lophiodontidae, et est rond, en forme de baril. Comme sur *Lophiodon* la « lateral articular shelf » est de ce fait absente chez *Eolophidon*. Sur l'ulna, l'olécrâne est court et les facettes d'articulation au niveau de la fossette synoviale sont presque plates et non concave. Au niveau du fémur la *fovea capitis* est centralisée et éloignée du bord de la tête fémorale, et le grand trochanter est plus bas que la tête sur tous les spécimens, excepté A.13.SP2.279. Ces deux caractères sont aussi présents chez les chalicothères et les distinguent des cératomorphes (Holbrook, 2009). Le petit et le troisième trochanter du fémur sont aussi peu étendus et sont réduits à des crêtes courtes et larges comme sur *Lophiodon*. L'apophyse distale du magnum est aussi relativement réduite sur les deux taxons, au contraire de la morphologie présente sur les autres périssodactyles basaux, notamment les cératomorphes et les hippomorphes (Radinsky, 1965; Holbrook, 2001; Wood et al., 2011; Bai et al., 2017).

Cependant, *Eolophiodon* présentent de nombreuses différences avec celui de *Lophiodon* sur plusieurs aspects de son squelette post-crânien. Ces différences sont surtout présentes sur des

caractères liés à la masse corporelle. La masse d'*Eolophiodon* est estimé entre 100 et 150 kg à partir des équations de régression linéaires basées sur des mesures dentaires et mandibulaires (Vautrin et al., 2019). Les plus anciens *Lophiodon* ont une masse plus proches des 200-300 kg, allant jusqu'à près de 2 tonnes sur *L. lautricense* (Vautrin et al., 2019).

Les restes post-crâniens d'*Eolophiodon* sont plus graciles que sur *Lophiodon*. La morphologie de la crête deltopectorale de l'humérus d'*Eolophiododon* n'est pas aussi développée que celle de *Lophiodon* et est plus proche de celle des cératomorphes basaux (Holbrook, 2001). Le faible développement de la crête deltopectorale et de la grande tubérosité de l'humérus implique des attaches musculaires pour les muscles de l'épaule (muscles *deltoides* et *teres major*) moins importantes sur *Eolophiodon* que sur *Lophiodon*. De plus, la scapula d'*Eolophiodon* est beaucoup plus étroite que celle de *Lophiodon* avec une fosse sous épineuse peu développée (Planche 7), et ne s'étendant pas en une large surface triangulaire pour les attaches des muscles de l'épaule. Le grand développement des attaches musculaires au niveau de l'humérus et de la scapula est un tait commun chez les taxons de grande taille et graviporteurs comme les brontothères (Mihlbachler et al., 2004), les rhinocéros (Prothero, 2005), les hippopotames (Fisher et al., 2007) et les éléphants (Eales, 1927; Shindo et Masaru, 1956). De même, les plus grands trochanters sur le fémur de *Lophiodon* permettent une meilleure attache des muscles de la cuisse que sur *Eolophiodon*. Néanmoins, l'astragale d'*Eolophiodon* est similaire à celle de *L. leptorhynchum* et de *L. remense*. Chez les lophiodontidés de plus grande taille la trochlée est plus plate et le corps de l'astragale est plus court (Holbrook, 2009 ; Planche 16E-F). De même, le calcaneum est proportionnellement plus court et massif sur les taxons de plus grande taille avec un *tuber calcanei* plus large (Planche 16G). Les longues et étroites phalanges proximales d'*Eolophiodon* sont proches de celles de *Ls. maurettei* (Chapitre 2) et des périssodactyles cursoriaux de petite et moyenne taille. (Wood et al., 2011; Bai et al., 2017). Les phalanges plus courtes et larges de *Lophiodon* sont aussi caractéristique des organismes graviporteurs (Prothero, 2005).

Eolophiodon diffère aussi de *L. leptorhynchum* par la grande taille de son MC V. Le métacarpe est similaire en taille avec le MC IV alors qu'il est plus réduit chez *L. leptorhynchum*. La grande taille du MC V implique que le doigt devait être fonctionnel et actif lors de la locomotion.
A l'instar de *L. leptorhynchum*, le MT IV de *E. laboriense* ne présente aucune surface d'articulation pour le MT V (Depéret, 1907; Dedieu, 1976) qui devait être absent. Une surface d'articulation pour le MT V est présente sur le doigt IV de *L. lautricense* et ce dernier est considéré comme ayant un pied tétradactyle.

Le calcul du ratio des os des membres est une méthode classique pour estimer le mode de locomotion et l'écologie pour les taxons fossiles (Gregory, 1929; Maynard et Savage, 1955; Garland et Janis, 1993; Bai et al., 2017; Maclaren et Nauwelaerts, 2019). Les organismes cursoriaux sont caractérisés par des ratios humérus/radius et fémur/tibia haut. L'allongement des membres, notamment de la partie distale, augmente la taille du levier d'extension lors du mouvement, permettant d'effectuer des foulées plus longues lors de la course (Christiansen, 2002). Les organismes graviporteurs, plus lents et lourds sont eux caractérisés par des radius, tibia et métapodes proportionnellement plus courts, et donc des ratios plus petit (Christiansen, 2002; Holbrook, 2009). De même, les ongulés graviporteurs présentent des os portant des insertions musculaires plus importantes (Prothero, 2005).

La morphologie du membre antérieur de *L. leptorhynchum* est proche de celle des tapirs actuels, avec cependant des carpes plus comprimés proximo-distalement, notamment au niveau de l'unciforme, une facette d'articulation avec le doigt V plus grande et plate et une réduction du doigt V moins importante (Maclaren et Nauwelaerts, 2019). Ces différences impliquent de plus grandes forces de pression au niveau des doigts IV et V lors de la course (Maclaren et Nauwelaerts, 2019), entraînant une baisse relative de l'agilité. Cependant, les ratios des membres des espèces de tapirs actuelles sont les plus proches de ceux de *L. leptorhynchum* (Tab 21), et les tapirs sont considérés

comme les meilleurs analogues écologiques actuels des lophiodontidés de moyenne taille (Maclaren et Nauwelaerts, 2019). *Lophiodon leptorhynchum* devait probablement présenter un mode de locomotion très proche de celui des tapirs actuels.

Les éléments post-crâniens d'*Eolophiodon* n'ont pas été retrouvés en articulation. Les ratios des membres d'*Eolophiodon* ont été calculés à partir d'assemblages de spécimens de taille similaire et présentant des surfaces d'articulation compatibles. Les ratios du membre antérieur ont été calculés sur l'assemblage humérus/radius A.16.SP8.06/A.18.SP2.335 et A.07.SP2.128/A.2009.SP2.206. Un seul MC III est connu pour *Eolophiodon* (STP.V.47) et est utilisé pour calculer les ratios MC III/humérus pour les deux assemblages. Les ratios du membre postérieur ont été calculé sur la base de l'assemblage fémur/tibia A.07.SP2.110/A.07.SP2.172 et A.15.SP2.310/A.06.SP2.16. En l'absence de MT III le ratio MT/fémur de *Eolophiodon* n'a pas pu être calculé.

Les ratios obtenues (Tab 21) sont proches de ceux de *L. leptorhynchum* et de *Tapirus* pour le membre antérieur et postérieur. Le tapir est considéré comme médioporteur (Bai et al., 2017 ; Maclaren et Nauwelaerts, 2019) et présente des ratios humérus/radius et fémur/tibia plus faible que sur les organismes cursoriaux (Table 20). A l'instar des tapirs, le tibia d'*Eolophiodon* est notamment plus court que le fémur, contrairement aux organisme cursoriaux tels que *Eohippus*, *Hyrachyus* et *Heptodon* où le tibia est de taille presque égale au fémur (Holbrook, 2009; Bai et al., 2017). De plus, certaines adaptations à la cursorialité présentes sur ces taxons sont absentes chez *Eolophiodon.* Notamment, le col de la scapula est moins marqué, l'épine neurale est moins réduite et la "lateral articular shelf" est absente. (Bai et al., 2017). De plus, la réduction du grand trochanter entraîne une attache plus réduite du *gluteus medius* et une diminution de l'extension du membre inférieur lors de la locomotion (Rose, 1990). Les ratios tibia/fémur des deux assemblages d'*Eolophiodon* sont plus élevés que ceux de *L. cuvieri* et *L. remense.* Ces derniers présentent des ratios bas, similaires à ceux d'organismes graviporteurs tel le rhinocéros blanc et l'éléphant (Tab 21).

Cependant, *Eolophiodon* présente certains caractères d'organismes cursoriaux partagés avec les autres périssodactyles basaux, comme un ulna courbé et un olécrâne projeté caudalement, une morphologie du capitulum empêchant la supination (Rose, 1990), des facettes d'articulation avec l'humérus du radius concaves et réduisant la mobilité latérale du coude lors de la course (Wall et Hickerson, 1995). De même le calcaneum étroit et une astragale avec une trochlée profonde sont aussi présentes sur *Arenahippus*, *Homogalax* et *Heptodon* (Radinsky, 1965; Rose, 1990; Wood et al., 2011). Ces caractères réduisent la mobilité latérale de la cheville lors de la course (Rose, 1990).

Tableau 21. Comparaison des ratios des membres/Limbs ratio comparaison

Locomotion type	Taxa	Radio-Humerus (%)	Mc-Humerus (%)
Ambulatory	*Pantolambda bathmodon*[a]	66	25
Subcursorial	*Phenacodus primaevus*[a]	84	42
Subcursorial	*Sus*[b]	20.8	37
Cursorial	*Hyracotherium grangeri*[a]	87	47
Cursorial	*Eohippus*[a]	91	53
Cursorial	*Heptodon posticus*[a]	93	55
Cursorial	*Heptodon calciculus*[a]	99	58
Cursorial	*Hyrachyus modestus*[a]	105	52
Cursorial	*Hyrachyus eximius*[a]	74	-
Medioportal	*Tapirus terrestris*[a]	86	48.8
Medioportal	*Tapirus indicus*[a]	89.4	47.6
Graviportal	*Ceratotherium*[b]	98.1	47.8
Graviportal	*Elephas*[d]	84,5	22.5
Medioportal	*Lophiodon leptorhynchum*[c]	87.4	45.4
Subcursorial/Medioportal	*Eolophiodon* A.16SP8.06/A.18.SP2.335	79.3	34.1
Subcursorial/Medioportal	*Eolophiodon* A.07.SP2.128/A.09.SP2.206	85.5	43.3

Table 21 (continued)

Locomotion type	Taxa	Radio-Humerus (%)	Mc-Humerus (%)
Ambulatory	*Pantolambda bathmodon*[a]	77	24
Subcursorial	*Phenacodus primaevus*[a]	85	32
Subcursorial	*Sus*[b]	86.7	31
Cursorial	*Hyracotherium grangeri*[a]	89	40
Cursorial	*Eohippus*[a]	97	49
Cursorial	*Heptodon calciculus*[a]	100	43
Cursorial	*Hyrachyus modestus*[a]	90.9	46.4
Cursorial	*Hyrachyus modestus*[a]	96	43
Medioportal	*Tapirus terrestris*[a]	79	41
Medioportal	*Tapirus indicus*[a]	81	38
Graviportal	*Ceratotherium*[b]	68.1	31.9
Graviportal	*Elephas*[d]	60.6	13.5
Medioportal	*Lophiodon leptorhynchum*	82.8	33.4
Medioportal/Graviportal ?	*Lophiodon cuvieri*	63,6	-
Medioportal ?	*Lophiodon remense*	68,4	-
Subcursorial/Medioportal	*Eolophiodon* A.07.SP2.110/A.07.SP2.172	83	-
Subcursorial/Medioportal	*Eolophiodon* A.15.SP2.310/A.06.SP2.16	77.2	-

Ratio calculated on a: Bai et al., 2017; b, *Sus* de Walls & Hickerson 1995; c,McLaren & Nauwelaerts 2019; d, Osborn 1929. Hindlimb ratio of *L. leptorhynchum* calculated on the specimens FSL2998/FSL2997/FSL662VII. Ratio of *L. cuvieri* and *L. remense calculated* on articulated skeleton of GMH CeV 3848 1964 et GMH VII-1-1952 (Measured by Helena Sophia Schöneck).

Les ratios MC III/humérus d'*Eolophiodon* sont plus bas que ceux de *Tapirus*. Les ratios ayant été calculés sur un assemblage chimérique, ces derniers sont approximatifs et doivent être considérés avec précautions. Les ratios de l'assemblage A.16.SP8.06/A.18.SP2.335 sont cependant, plus proches de ceux de *Sus* (Tab 21). *Eolophiodon* était plus petit et gracile que *L. leptorhynchum*, avec un squelette post-crânien présentant moins d'adaptation à la médio/graviportalité. *Eolophiodon* devait présenter un mode de locomotion plus sub-cursorial, proche de celui des pécaris

et des Suidae actuels, déjà proposés comme analogues d'autres périssodactyles fossiles tel que *Hyracodon* (Wall et Hickerson, 1995).

2.4. Conclusion

En conclusion, l'étude du matériel post-crânien d'*Eolophiodon* a mis en évidence qu'il existait peu de variation morphologique intraspécifique, hormis un dimorphisme de taille probablement lié au dimorphisme sexuel. *Eolophiodon* présente une suite de caractères partagés entre les lophiodontidés basaux et les taxons plus récents:

- Un capitulum de l'humérus rond et sans « lateral articular shelf »
- Un olécrâne court
- Une *fovea capitis* centralisée
- Un grand trochanter s'étendant moins proximalement que la tête fémorale
- Un petit et le troisième trochanter du fémur peu étendus médialement et latéralement
- Une tendance à la réduction de l'apophyse distale du magnum

La radiation au MP8+9 des lophiodontidés s'accompagne d'une augmentation de la masse à l'intérieur de la famille. Toutes les espèces MP8+9 sont plus grandes et lourdes que *Ls. maurettei* (Vautrin et al., soumis, Chapitre 3.1). Les *Eolophiodon* étaient les plus grands ongulés d'Europe au MP8+9 (Robinet et al., 2015; Chapitre 3.1). Cette augmentation de la masse corporelle s'accompagne d'une baisse de la cursorialité en comparaison avec les formes de périssodactyles contemporaines plus petites (Hooker, 2010; Wood et al., 2011; Bai et al., 2017). Cependant, la tendance évolutive à une augmentation de la masse corporelle s'intensifie chez les lophiodontidés après leur radiation au MP10, avec les formes plus récentes dépassant la tonne (Vautrin et al., 2019). En conséquence, le squelette post-crânien des lophiodontidés basaux diffère fortement de celui des taxons plus récents par un aspect plus gracile, des tibias et des radius proportionnellement plus longs et des surfaces d'attaches musculaires plus réduites.

Chapitre 4 Révision des Lophiodontidés fini Yprésien-début Lutétien de la région Occitanie

Les lophiodontidés de la région Occitanie (Lauragais, Minervois et Montpelliérain) furent parmi les premiers à être décrit au cours du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle (Cuvier, 1812, 1822; Desmaret, 1822; Fischer, 1829; DeBlainville, 1864; Filhol, 1888; Depéret, 1907, 1910). Notamment, la localité d'Issel a livré l'espèce type du genre *Lophiodon*, *L. tapirotherium* (Desmaret, 1822) et dont les restes abondants ont permis la première étude de la variabilité au sein de la famille (Filhol, 1888). *Lophiodon leptorhynchum* est aussi très présent dans la région, et ces restes emblématiques en grande abondance ont donné l'appellation « grès à *Lophiodon* » à l'ensemble des grès d'Aigne (Miquel, 1896), formation géologique du Minervois. Des crânes et des mandibules complètes ont notamment été retrouvés dans la localité de la Livinière (Aude, France) permettant à Depéret (1907) d'établir pour la première fois le dimorphisme sexuel des lophiodontidés sur des caractères autres que la taille des canines. Les restes post-crâniens de *L. leptorhynchum* sont aussi nombreux, dont des mains et pieds presque complets (Depéret, 1907).

De nombreuses localités de l'Éocène sont présentes dans la région, et les restes de lophiodontidés sont abondants, notamment dans les localités datées du MP10 au MP13 (Remy, 1997). Cette période est charnière dans l'histoire évolutive des lophiodontidés puisqu'elle correspond à l'apparition de *Lophiodon* et à la première grande radiation du genre (Blondel, 2001; Remy, 2015).

Le site de Rouzilhac (MP10b) situé dans le Lauragais non loin d'Issel, a livré récemment une faune importante et diversifiée (Godinot et al., 2018), comprenant de nombreux restes dentaires de *Lophiodon*, un crâne complet et des mandibules fragmentaires. Malgré les nombreux spécimens

disponibles, le taxon n'a pu être déterminé précisément et fut attribué à *L*. aff. *eygalayense*. Cette attribution incertaine met en lumière les difficultés à déterminer les différentes espèces de lophiodontidés présentes dans la région, et ce même avec un matériel presque complet.

Ce chapitre se concentre sur la description de matériel inédit de localités datées du MP10, (Le Lien, Naples, Le Théron ; voir matériel et méthodes), de la révision du matériel abondant mais peu décrit des localités de Mas de Gimel, Aumelas et Saint Martin de Londres, et de la description de nouveaux restes de la localité d'Issel et de Mas de Piquet. L'étude de ce matériel ayant pour but de tenter d'identifier les caractères permettant de discriminer les espèces de lophiodontidés entre elles et de rendre compte de la diversité de la famille dans le sud de la France lors de leur première radiation.

De plus, des doutes quant à la datation MP15 des grès d'Aigne ayant été émis récemment (Comte et al., 2012; Godinot et al., 2018), du matériel inédit des localités de cette formation (La Livinière 2, La Rouviole 2, La Rouviole 4, La Rouviole 6, des Combes et des Mourgues) a été intégré dans cette étude, accompagnée d'une brève étude de la variabilité de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1. La localité inédite de Saint-Pierre dans le Lauragais est encore mal datée car sa faune est appauvrie, mais est comprise stratigraphiquement entre la localité MP8+9 de La Borie et la localité MP10b de Rouzilhac. Étant possiblement proche du MP10 cette localité est intégrée dans cette étude afin d'en comparer le matériel avec le reste des spécimens MP10-13 du Sud de la France.

Les lophiodontidés MP10-13 du Lauragais, du Minervois et du Montpelliérain sont représentés préalablement à cette étude par :

- *Lophiaspis occitanicus* dans les localités de Mas de Piquet (Roman & Gennevaux 1907, Depéret 1910) et Issel (Cuvier 1822; Filhol 1888; Depéret 1910) ; respectivement rapprochées du MP10 (Biochrom97) et du MP11 (voir matériel et méthode)

- *Lophiodon glandicus* dans la localité d'Issel (Astre 1960)
- *Lophiodon tapirotherium* à Mas de Piquet (Hartenberger et al., 1969) et Mas de Gimel (Cappetta et al., 1968) au MP10, Issel (Cuvier 1822; Filhol 1888) au MP11 et dans les localités mal datées de la molasse de Carcassonne de Villepinte, Trèbes, Pech Mary, Carcassonne et Château Gaja (Depéret, 1910, 1921; Duranthon et Capéra, 1991). De plus, *L.* cf. *tapirotherium* est documenté dans la localité de Saint Martin de Londres (Crochet et al., 1988), précédemment rapprochée du MP13 (Biochrom'97). Cependant, des doutes sur l'âge du gisement ont été récemment émis, ainsi que des arguments en faveur du vieillissement de la localité (Luccisano et al., soumis).
- *Lophiodon* aff. *eygalayense* dans la localité de Rouzilhac (MP10b; Godinot et al., 2018)
- *Lophiodon* indet, rapproché de *Lophiodon leptorhynchum* dans la localité d'Aumelas (Sudre, 1980), précédemment daté du MP13-MP14 mais dont l'âge a été vieilli en MP10-MP12 récemment (Remy et al., 2019; voir matériel et méthodes).

1. Les *Lophiaspis* de la région Occitanie

Order PERISSODACTYLA Owen, 1848

Suborder TAPIROMORPHA Haeckel, 1873

Infraorder ANCYLOPODA Cope, 1889

Family LOPHIODONTIDAE Gill, 1872

Genus *LOPHIASPIS* Depéret, 1910

Lophiaspis occitanicus (Cuvier, 1812)

Synonyme :

- 1812 *Palaoeotherium occitanicum* Cuvier ; pl. 56, fig. 7.
- 1822 *Lophiodon occitanicum* Desmaret; p. 409

- 1839-1864 *Lophiodon occitanum* DeBlainville ; G. *Lophiodon* pl. II
- 1859 *Lophiodon occitanum* Gervais ; p. 123, pl. XVIII, fig. 7
- 1888 *Lophiodon occitanum* Filhol; p. 104, pl. XVII, fig. 3, pl. XX, fig. 4.
- 1888 *Lophiodon cesserasicum* Filhol; p. 158.
- 1903 *Lophiodon occitanicum* Stehlin; p. 112
- 1907 *Lophiaspis occianicus* Depéret 1910 ; p562
- 1921 *Lophiaspis occitanicus* Depéret 1921 ; p 44, fig 1
- 1964 *Lophiaspis occitanicus* mut. *cesserassicus* Fischer ; p 63
- 1987 *Lophiaspis occitanicus* Marandat
- 2018 *Lophiaspis occitanicus* Godinot et al, p 322

Diagnose émendée : Petit Lophiodontidae. Molaires inférieures brachyodontes bilophodontes. Entoconide absent sur les prémolaires. Préhypocristide rejoignant le centre du protolophide sur les molaires. Hypoconulide de grande taille, plus grand que l'hypoconide. Cingulide fin labialement sur les dents jugales inférieures. Symphyse mandibulaire se terminant nucalement au niveau de la p2.

Diagnose différentielle émendée : Plus grand que *Ls maurettei* et *Ls. baicherei*, taille d'*E. laboriense*. Plus petit que *Lophiodon* excepté *L. baroensis* et *L. corsaensis*. Diffère de *Ls. maurettei* par un hypoconulide plus grand et un mur labial et lingual des molaires inférieures plus parallèles. Diffère de *Lophiodon* par la présence systématique de paraconule sur les molaires supérieures et par une symphyse mandibulaire se terminant au niveau de la p2. Diffère d'*Eolophiodon* par ses paraconules relativement plus grands et plus distincts.

Remarques : La diagnose émendée et la diagnose différentielle émendée ont été réalisées à partir des caractères présents sur le matériel de *Ls. occitanicus* déposé dans les collections du MNHN,

MHNT et NMB.

Localité type : Issel (Aude, France), grès d'Issel (MP11 ; voir matériel et méthodes)

Holotype : MNHN EBA 43, mandibule fragmentaire avec m2-m3 (figuré dans Cuvier 1822, pl. 56, fig 7 et dans Gervais 1859, pl XVIII, fig 7, collection MNHN)

Autre matériel étudié : MHNT ISS-57, mandibule avec p3-m3, NHB ISS68, m3 isolée, NHB ISS69 m2 isolée, NHB ISS70, m1 ou m2 isolée, NHB ISS76, mandibule p3-m3

Distribution stratigraphique : Issel (MP11), Issel Vidalenc (MP11?), Laure de Minervois (MP15?), Conques sur Orbiel (MP15?)

Site : Issel Vidalenc (MP11)

Matériel : V.Is-101, P3 droite

V.Is-101 est une P3 inédite retrouvée récemment par D. Vidalenc. Ce spécimen est la première prémolaire supérieure de *Ls*. *occitanicus* connue.

Description :

La P3 est quadrangulaire en vue occlusale, allongée labio-lingualement mais étroite mesio-distalement (Planche 19A). Le métacône est légèrement réduit par rapport au paracône et est sagittalement aligné avec ce dernier. Le sommet du métacône est légèrement incliné lingualement. Le protocône est prolongé disto-labialement par une postprotocrista saillante qui rejoint le bord lingual du métacône (Planche 19A). La préprotocrista ne rejoint pas l'ectolophe. Les deux crêtes forment un V. Le cingulum est fin mésialement, légèrement plus épais distalement. Lingualement, le cingulum s'efface sous le protocône.

Tableau 22. Mesures (en mm) de *Ls. occitanicus* d'Issel Vidalenc/ Measurements (in mm) of *Ls. occitanicus* of Issel Vidalenc

V.Is-101	Length	Width
P3	10.2	13.1

Comparaison et Attribution :

V.Is-101 est plus petite que les P3 d'*E*. *laboriense* et *E.* nov. sp. A et est légèrement plus grande que *Ls*. *baicherei* et *E*. nov. sp. B (Planche 17B). Le spécimen est plus rectangulaire en vue occlusale que les P3 de *Ls*. *maurettei* (Depéret, 1910, Vautrin et al., soumis), *Ls*. *baicherei* (Checa 1997) et celle d'*E*. *laboriense* et *E*. nov. sp. A (Chapitre 2) à l'instar d'*E*. nov. sp. B. Le métacône est aussi légèrement plus convexe que sur *E. laboriense* et *E.* nov. sp. B. V.Is-101 se distingue aussi d'*E. laboriense* par la présence d'un sillon lingual entre le paracône et le métacône. Le spécimen est, sinon, très similaire morphologiquement à la P3 d'*E*. nov. sp. B. V.Is-101 est la première prémolaire supérieure de lophiodontidés de petite taille retrouvée sur la commune d'Issel. Le spécimen provient d'un gisement très proche de la localité historique d'Issel. Les deux localités présentent un faciès similaire et appartiennent à la même formation des Grès d'Issel. Les deux localités sont temporellement et géographiquement extrêmement proches et leur faune doivent être très similaires. *Lophiaspis occitanicus* est le seul lophiodontidés de petite taille décrit à Issel, et le spécimen est donc rapproché de ce taxon. V.Is-101 est donc attribué à *Ls*. *occitanicus*

Lophiaspis cf. *occitanicus*

Synonyme :

- 1907 *Lophiodon occitanicum* Roman et Gennevaux; p. 18, fig 1.
- 1910 *Lophiaspis occitanicus* ; p562 Pl VII, fig 3
- 1964 *Lophiaspis occitanicus* Fischer ; p 63
- 1969 *Lophiaspis occitanicum* Hartenberger *et al*. ; p 14

- 1987 *Lophiaspis occitanicus* Marandat
- 1997 *Lophiaspis occitanicus* Checa Soler ; p 177
- 2015 *Lophiaspis occitanicus* Robinet *et al.* ; p 31
- 2018 *Lophiaspis occitanicus* Godinot *et al.*, p 322

Site : Mas de Piquet (MP10)

Matériel publié : UM-MTP04, fragment de mandibule portant la m3-m2 gauche (Roman et Gennevaux 1907), FSL3094, maxillaire portant la M2-M3 (Depéret 1910)

Matériel inédit: UM-MTP02 m2 inférieure gauche

Remarque : Un des spécimens figuré par Roman et Gennevaux 1907 (Fig 1, p19) et Deperet 1921 (pl I, fig 2, p54) n'a pas été retrouvé dans les collections de l'UM et de la FSL et n'a pas pu être inclus dans cette étude

Description :

FSL3094 : La M2 présente un parastyle proéminent et projeté labialement et mésialement (Planche 19D). La face linguale du paracône est convexe mais ne présente pas d'endoparacrista. Le métacône est court et légèrement bombé labialement. Un petit ectostyle est présent entre le paracône et le métacône. Sur le protolophe un large paraconule est visible malgré l'usure dentaire (Planche 19D). Un léger sillon est présent disto-lingualement au paraconule et rejoint le protolophe. Le cingulum est fin, encercle le parastyle et est lingualement interrompu sous les cuspides linguales. La M3 présente un contour trapézoïdal similaire à la M2. Le parastyle est seulement légèrement plus labial que sur la M2. Le paraconule est distinct et large. Le "notch" ou sillon distal au paraconule est moins profond que sur la M2. Le cingulum présente une distribution similaire à la M2.

UM-MTP02 : La dent est rectangulaire en vue occlusale, avec une partie mésiale légèrement

plus étroite que la partie distale (Planche 19B). Les deux lophes sont obliques et parallèles. L'usure ne permet pas d'observer de postectométacristide. L'entoconide n'est pas prolongé mésialement par une préentocristide. La préhypocristide rejoint le protolophide à sa base, en son centre, et ferme totalement la vallée du talonide. Le cingulum est fin mais distinct labialement. Le cingulum est légèrement plus épais mésialement et distalement et est absent lingualement.

UM-MPT04 : La m2 est rectangulaire en vue occlusale, est relativement étroite et présente une partie mésiale légèrement plus étroite labio-lingualement que la partie distale (Planche 19C). Les deux lophides sont obliques et parallèles. La dent ne présente pas de postectométacristide. Une petite préentocristide émoussée prolonge mésialement l'entoconide. La préhypocristide rejoint le protolophide à sa base en son centre. Le cingulum est fin mésialement, labialement et distalement, et est absent lingualement. La m3 présente une morphologie similaire, hormis la présence d'un hypoconulide développé. Ce dernier est brisé, mais sa base et la forme de l'alvéole sont toujours visible. Contrairement à la m2 la partie mésiale de la dent est de même largeur que la partie distale. De plus la préhypocristide est plus courte et ne rejoint pas le protolophide.

Le corps mandibulaire est peu haut sous les molaires (H= 44 mm). L'incisure vasculaire de la mandibule est très peu marquée.

Tableau 23. Mesures (en mm) des dents de *Ls*. cf *occitanicus* de Mas de Piquet/Teeth measurements (in mm) of *Ls*. cf *occitanicus* of Mas de Piquet

FSL3094	Length	Width
M2	24.4	24.4
M3	24.5	26.3
UM-MTP2	Length	Width
m2	19	12.9
UM-MTP4	Length	Width
m2	21.1	12.6
m3	-	13.1

Comparaison et attribution :

Les spécimens correspondent en taille aux *Ls*. *occitanicus* d'Issel, ainsi qu'à *E*. *laboriense*, *E*. nov. sp. A et *L*. *baroensis* (Tableau 23, Planche 17-18). La légère réduction du trigonide par rapport au talonide est absente sur *L*. *baroensis*. Ce caractère est présent sur quelques spécimens d'*Eolophiodon* (e.g MHNT.PAL.2018.3.6) et sur *Ls*. *maurettei* de manière plus marquée (Chapitre 3). Cependant, ce caractère est absent sur les spécimens de *Ls*. *occitanicus* d'Issel.

Le lophiodontidé de Mas de Piquet diffère d'*Eolophiodon* et de *Lophiodon* par les caractères diagnosiques du genre *Lophiaspis* portés par le maxillaire notamment, un paraconule distinct et de grande taille. Le petit lophiodontidé de Mas de Piquet a été précédemment attribué à *Ls*. *occitanicus* sur le critère de sa petite taille (Roman et Gennevaux 1907). Or, depuis cette attribution le nombre de lophiodontidés de taille similaire a fortement augmenté avec la description de *L*. *baroensis*, *E*. *laboriense*, *E*. nov. sp. A et *E*. nov. sp. B (Chapitre 3). Le matériel de Mas de Piquet appartient bien à un *Lophiaspis*, mais l'attribution spécifique avec *Ls*. *occitanicus* n'est basée uniquement que sur sa taille et sur les caractères peu diagnosiques des dents inférieures, seuls points de comparaisons entre les spécimens des localités de Mas de Piquet et Issel. Je propose donc de revoir le statut du lophiodontidé de Mas de Piquet comme *Ls*. cf. *occitanicus*, en attendant la découverte de dents supérieures sur la localité type d'Issel qui pourront confirmer cette attribution.

Discussion sur le statut des *Lophiaspis* d'Occitanie

Le *Lophiaspis occitanicus* d'Issel a été relativement bien étudié. Le taxon est documenté par moins de matériel que le *L. tapirotherium* de la même localité, mais de nombreux spécimens ont toutefois été décrits et étudiés par Cuvier (1812-1822), Gervais (1848), DeBlainville (1864), Filhol (1888) ou encore Stehlin (1903). Cependant, malgré les nombreux restes découverts, aucune dent supérieure de la localité type n'a pu être attribuée à *Ls*. *occitanicus*. Les dents supérieures décrites par Filhol (1888) ont été ultérieurement révisées en tant que dents déciduales de *L. tapirotherium*

(Depéret, 1910). Plusieurs restes de petits lophiodontidés ont été découverts dans les grès d'Aigne dans les localités de Conques-sur-Orbiel, Laure-Minervois et La Livinière 1 (Gervais, 1848; Filhol, 1888; Depéret, 1921). Les restes de Conques-sur-Orbiel ont d'abord été attribués à *L. cesserasicum* par Filhol (1888), puis tous les spécimens des grès d'Aigne ont été tous réattribués par Depéret (1921) en tant que *Ls. occitanicus* mut *cesserasicus*. Depéret base cette ré-attribution sur la taille et la morphologie des molaires presque identiques avec celle d'Issel. Cependant, la mandibule décrite par Gervais (1848) a été perdue depuis sa description et les petits lophiodontidés des grès d'Aigne ne sont connus que par leurs molaires inférieures. Or, les molaires inférieures des lophiodontidés présentent très peu de caractères diagnosiques et les synapomorphies de *Lophiaspis* sont surtout portées par les dents supérieures (Chapitre 2). De plus, depuis l'attribution de ces spécimens par Depéret, plusieurs espèces de petit lophiodontidés de taille similaire ont été décrits (Checa Soler 1997; Robinet et al., 2015, voir chapitre 3) et jettent un doute sur ces attributions. Tout au plus peut-on écarter un rapprochement avec *L. baroensis* et *L. corsaensis* qui présentent des lophides relativement plus hauts et rectilignes. Les molaires inférieures de Laure-Minervois et La Livinière 1 ne présentent pas de postectométacristide (Planche 19 G-H) comme sur *Ls. occitanicus* d'Issel et *Ls*. cf. *occitanicus* de Mas de Piquet, mais ce caractère est absent sur certains spécimens d'*E. laboriense* et *E.* nov. sp. A. Les caractères portés uniquement par les molaires de Laure-Minervois et La Livinière 1 ne sont pas suffisants pour distinguer avec certitude ces spécimens des espèces d'*Eolophiodon* et justifier une attribution à *Ls. occitanicus*. Je propose donc de réviser le statut de ces spécimens en tant que *Ls* ? *occitanicus* en attendant la découverte de plus de matériel permettant de clarifier leur attribution.

2. L'*Eolophiodon laboriense* de Saint-Pierre

Genre *EOLOPHIODON* Robinet, Rémy, Laurent, Danilo, et Lihoreau, 2015

Eolophiodon laboriense Robinet, Rémy, Laurent, Danilo, et Lihoreau, 2015

Diagnose (Vautrin et al., 2019): "*small Lophiodontidae with a relatively narrow braincase and reduced preglenoid process on the cranium. No métacône on P2; endométacrista on P3; paracône and métacône close together but not fused on P4; incomplete protoloph and metaloph on P3 and P4; entoconule missing on P4. No distinct paraconule but ectostyle present on upper molars. Prehypocristid directed to the middle of the protolophid on lower molars; wide hypoconulid on m3 surrounded by a complete cingulum".*

Diagnose différentielle (Vautrin et al., 2019): *"Larger than Lophiaspis and smaller than known* Lophiodon *and* Paralophiodon*, except for* L. baroensis*. Differs from* Lophiaspis *in having a paraconule of moderate size on upper molars, a prehypocristid directed to the middle of the protolophid, and a wide hypoconulid on lower molars. Differs from* Lophiodon *and* Paralophiodon *in having only one labial cusp on P2, a postglenoid foramen, a torus surrounding the choanae and a mandibular symphysis ending at the level of p2. Differs from* Lophiodon *in lacking an entoconule on P4. Differs from* Paralophiodon *and* Lophiodon *in possessing an incomplete protoloph on P3."*

Localité type : La Borie (Aude, France), argile rutilantes d'Issel (MP8+9)

Holotype : Crâne complet MHNT.2010.19.3.1 et mandibule associée MHNT.2010.19.3.2

Distribution stratigraphique : La Borie (~MP8+9), St-Pierre (MP8+9-MP10 ?), Moli del Pont (MP10)

Site : Saint Pierre (MP8+9-MP10 ?)

Matériel : StPaI002, dP2-dP4 droite ; V.Si-1, dP3-M2 droite ; V.Si-2, M3gauche

Description :

La dP2 est triangulaire en vue occlusale. Le parastyle est large mais plus bas que le paracône. Le parastyle et le paracône sont sagittalement alignés. Le paracône est la seule cuspide

labiale de la dP2 (Planche 20C-D). Lingualement, la dent présente un unique et large hypocône distal et une longue préhypocrista orientée mésialement et ne joignant pas l'ectolophe. Le cingulum est extrêmement fin et n'est visible que sur le bord labial entre le parastyle et le paracône, et mésialement sous le parastyle.

La dP3 de V.Si-1 est sub-quadrangulaire en vue occlusale, avec un protocône plus étroit et moins étendu lingualement que l'hypocône (Planche 20D). Sur StPaI002, la dP3 est plus quadrangulaire avec un hypocône et un protocône de taille plus égales (Planche 20C). La dP3 est plus molariforme que la dP2. Le paracône est large et convexe. Le métacône est relativement plat labialement. L'endoparacrista est absente ainsi que le paraconule. Le cingulum forme un ectostyle émoussé entre les deux cuspides labiales et est légèrement plus épais mésialement et distalement mais est interrompu sous le protocône et l'hypocône.

La dP4 est toujours quadrangulaire et présente une morphologie presque identique à la M1 avec un protocône et un hypocône de largeur égale. L'ectostyle est plus distinct que sur la dP3. Un petit paraconule peu distinct est présent sur le protolophe. Le cingulum présente une distribution similaire à celle des molaires.

Le parastyle de la M1 est haut et est légèrement projeté labialement. Le paracône est large et convexe labialement et lingualement. L'endoparacrista est absente. Le métacône est large, totalement plat et légèrement incliné lingualement. Le cingulum est épais sous le métacône mais ne forme pas d'ectostyle. Un petit paraconule est présent sur le protolophe (Planche 20D). Le paraconule est distinct et la préprotocrista présente un léger sillon. Le cingulum est épais sur tout le bord mésial, distalement entre le métacône et l'hypocône, et entre le protocône et l'hypocône lingualement.

Le parastyle de la M2 est plus proéminent que sur la M1. Contrairement à la M1 un petit ectostyle est présent labialement entre le paracône et le métacône. La face linguale du paracône présente une longue surface d'usure, mais pas d'endoparacrista. Le métacône est long mésio-

distalement et complètement plat labialement. Le paraconule est plus large et plus distinct que sur la M1.

La M3 est triangulaire en vue occlusale avec un parastyle fortement projeté labialement et peu mésialement (Planche 20B). Le métacône est court et non incliné lingualement. L'endoparacrista est absente, ainsi que l'ectostyle. Le paraconule est plus petit et moins distinct que sur la M1 et la M2 et la préprotocrista ne présente pas d'encoche ou de sillon. Le cingulum présente une distribution similaire à la M1 et M2.

Tableau 24. Mesures (en mm) des dents d'*E. laboriense* de Saint Pierre/Measurements (in mm) of *E. laboriense* of Saint Pierre.

V.Si1	Length	Width
DP3	13.2	11.5
DP4	16.1	16
M1	21.1	20.2
M2	25.8	23.7
V.Si3	Length	Width
M3	25	26.5
StPal002	Length	Width
DP2	10.1	7.9
DP3	13.1	10.2
DP4	16.6	14.7

Comparaison et attribution

La taille des molaires des spécimens recoupe celles d'*E. laboriense*, *E.* nov. sp. A, *Ls.* cf. *occitanicus* et *L. baroensis* (Planche 17). La présence de paraconule distinct sur les molaires définitives écarte une attribution à *L. baroensis*. Les paraconules sont relativement plus petits que ceux de *Ls. maurettei*, *Ls. baicherei* et *Ls.* cf. *occitanicus*, notamment au niveau de la M3. V.Si-3 diffère aussi de *Lophiaspis* par l'absence de sillon sur la préprotocrista.

Les spécimens sont rapprochés d'*Eolophiodon*. La grande taille des dents définitives, et la présence d'un sillon sur les M1-M2 et de paraconules distincts et non totalement fusionnés aux

lophes écarte une attribution en *E.* nov. sp. B. Les spécimens diffèrent aussi d'*E*. nov. sp. A par une dP4 et une M1 présentant une partie linguale large mésio-distalement.

La morphologie des molaires est cependant très similaire à celle d'*E*. *laboriense* (Robinet et al., 2015, Vautrin et al., 2019). V.Si-1 ne diffère d'*E*. *laboriense* que par un parastyle légèrement moins étendue labialement sur la M1 (Planche 20D).

Cependant, les spécimens diffèrent d'*E*. *laboriense* par une dP3 moins triangulaire présentant un protocône plus large et étendue lingualement. La dP3 de StPaI002 est notamment sub-quadrangulaire en vue occlusale. De plus, StPaI002 diffère d'*E*. *laboriense* par l'absence de protocône sur la dP2 (Planche 20C), bien développé sur STP-V5 (Planche 20A).

Cependant, les prémolaires deciduales sont polymorphes sur d'autres périssodactyles basaux. Sur *Palaeotherium rutimeyeri*, *Pa*. *eocaenum* et *Hyrachyus eximius*, l'hypocône et le protocône peuvent être fusionnés en une longue crête orientée mésio-lingualement (Butler, 1952). De plus, les prémolaires deciduales antérieure de *Tapirus* peuvent varier de contour en vue occlusale avec des spécimens présentant un protocône réduit et des dPs triangulaires, et des spécimens présentant un protocône fortement développé et des dPs presque quadrangulaires (Butler, 1952). De même, un spécimen de *H. eximius* (AM1646) présente une dP2 avec un hypocône fortement étendu lingualement, donnant à la dent une forme triangulaire (Woods 1934; Butler 1952) à l'instar de la dP3 de A.07.SP2-126 (Vautrin et al. soumis). Un autre spécimen de *H*. *eximius* (AM12137) présente un hypocône plus réduit, et la dent est plus comprimée labio-lingualement et quadrangulaire (Wood 1934; Butler 1952) à l'instar de StPaI002.

Très peu de dents déciduales ont été retrouvées à La Borie, empêchant une étude du polymorphisme sur ces dernières. Cependant, les dents définitives d'*E*. *laboriense* sont très polymorphes, notamment les prémolaires (Vautrin et al., 2019). La présence d'un fort polymorphisme égale à celui trouvé sur les dents définitives, et similaire à celui de *H*. *eximius* et *Tapirus* (Butler, 1952), est attendue sur les dents déciduales d'*E*. *laboriense*. Les spécimens de

lophiodontidés de Saint Pierre présentent des molaires similaires à celles d'*E. laboriense*, et la variation observée entre les prémolaires déciduales est semblable à la variation intraspécifique observée sur d'autres périssodactyles basaux. Ainsi j'attribue les spécimens de Saint Pierre à *E. laboriense*.

La présence d'*E. laboriense* donne un cachet MP8+9 à la localité inédite de Saint-Pierre. Cependant, *E. laboriense* est aussi présent dans la localité MP10 espagnole de Moli del Pont (Chapitre 3). La présence d'*E. laboriense* ne permet pas de trancher sur l'âge de la localité qui reste donc datée approximativement de l'intervalle MP8+9-MP10.

3. Le *Lophiodon leptorhynchum* du Minervois et du Montpelliérain

Genre *Lophiodon* Cuvier, 1822

Diagnose émendée (Dedieu, 1976) : Lophiodontidae de taille moyenne à grande. Canine de grande taille. Première prémolaire (supérieure et inférieure) absente. Présence d'un diastème post-canine (excepté sur *L. buchsowillanum*). M1 et M2 à couronne trapézoïdale au parastyle proéminent, au paracône large et convexe, et au métacône plus ou moins convexe labialement. M3 avec un parastyle plus labial que sur la M1-M2. Molaires inférieures bilophodontes et m3 présentant un hypoconulide large. Prémolaire déciduales molariformes, sans paraconule et avec endoparacrista. dp2 avec entoconide et absence de paraconide sur la dp3. Angle prononcé entre le nasal et le frontal, forme un crâne en "dôme". Absence de contact entre le lacrymal et le nasal. Processus supra-orbitaire sans foramen ou encoche. Absence du foramen post-glénoïde. Orientation rostro-latérale des processus post-glénoïdes. Ectotympanique large et fusionné au crâne, recouvre partiellement le pétreux. Symphyse mandibulaire s'étendant plus nucalement que la p2. Scapula

avec une fosse sous-épineuse étendue. Capitulum de l'humérus arrondi et sans "lateral articular shelf ». Fémur présentant une *fovea capitis* centrale et un grand trochanter plus distal que la tête fémorale. Main tétradactyle.

Diagnose différentielle : Plus grand que *Lophiaspis* et *Eolophiodon* (excepté *L. baroensis* et *L. corsaensis*). Diffère de *Lophiaspis* par l'absence de P1. Diffère de *Eolophiodon* et *Lophiaspis* par une P3 avec protolophe complet, une absence de paraconule sur les molaires supérieures (excepté *L. leptorhynchum*), des prémolaires déciduales sans paraconule et avec endoparacrista, un entoconide sur la dp2, un paraconide absent sur la dp3, une foramen post-glénoïde absent, une symphyse mandibulaire plus nucale que la p2, une scapula avec une fosse sous-épineuse plus étendue, un humérus présentant une crête deltopectorale plus développée et des phalanges plus courtes.

Lophiodon leptorhynchum (Filhol, 1888)

Synonyme :

- 1888 *Lophiodon leptorhynchum* Filhol ; p. 122, pl XX, fig 7-11
- 1888 *Cesserasictis antiquus* Filhol ; p. 182, pl. XIX, fig. 3.
- 1903 *Lophiodon leptorhynchum* Stehlin ; p110
- 1909 *Lophiodon leptorhynchum* Stehlin ; p 493
- 1910 *Lophiodon leptorhynchus* Depéret ; p568, 569, 570, 571, 572,
- 1921 *Lophiodon leptorhynchus* Depéret ; p45
- 1960 *Lophiodon leptorhynchum* Astre 1960 ; p4
- 1964 *Lophiodon leptorhynchum* Fischer ; p 63
- 1966 *Lophiodon leptorhynchus* Savage et al. ; p 23

- 1976 *Rhinocerolophiodon leptorhynchum* Dedieu; p 82-134
- 1977 *Lophiaspis leptorhyncha* Fischer; p. 917.
- 1977 *Paralophiodon leptorhynchum* Dedieu ;
- 1980 *Lophiodon* sp. Indet. (Forme de petite taille) Sudre ; p 200
- 2009 *Lophiodon leptorhynchum* ; Holbrook ; fig 1-2, 5, 8, 10, 12, 14
- 2011 *Lophiodon leptorhynchum* ; Labarrère et Montenat, p 153
- 2015 *Paralophiodon leptorhynchum* Robinet et al. : p26
- 2018 *Lophiodon leptorhynchum* Godinot et al. ; p 314
- 2019 *Paralophiodon leptorhynchum* Maclaren et Nauwelaerts; p15, fig 3

Diagnose émendée d'après Dedieu (1977) : Lophiodontidae de taille moyenne. Partie antérieure de la mandibule longue, peu haute et légèrement comprimée transversalement. Long diastème C-P2. Bord postérieur de la symphyse au niveau de la p3. Incisives inférieures et supérieures alignées mésio-distalement, P2 de forme triangulaire, prémolaires de petite taille en comparaison des molaires. P3-P4 quadrangulaires. Préprotocrista rejoignant le lophe sur la P4. Postprotocrista parfois présente et rejoignant l'ectolophe sur P3-P4. Molaires supérieures quadrangulaires avec endoparacrista. Petit paraconule présent sur une minorité de spécimens. dp2 avec métaconide distinct. Pied tridactyle.

Diagnose différentielle : Lophiodontidae plus grand que *L. baroensis* et *L. corsaensis*. Diffère des autres espèces de *Lophiodon* par une symphyse longue, étroite dorso-ventralement et un alignement antéropostérieur des incisives inférieures. Diffère de *L. tapirotherium* par un cingulum fin et des prémolaires de taille réduite.

Localité type : Pepieux, probablement à proximité du lieu-dit La Mignarde (Aude, France)

(R. Tabuce comm. pers., voir aussi Richard, 1948), Grès d'Aigne (MP15?)

Holotype : MNHN EBA 185 Partie antérieure de mandibule avec les incisives et MNHN EBA 186 une mandibule avec les p2-m3 (Figuré dans Filhol 1888; planche XX, Fig 7, 11, collection MNHN)

Autres matériels étudiés : Spécimens de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1, La Livinière 2 et Aumelas, voir l'Annexe 2.

Distribution stratigraphique : ,Aumelas (MP10-12), Cesseras (MP15 ?), Douzens-Nord (MP15 ?), La Livinière 1 (MP15), La Livinière 2 (MP15), Laure-Minervois (MP15), Malves (MP15 ?), Pépieux (MP15), Rivoire-Cazhilac (MP15 ?), Trèbes (MP15 ?)

Remarque : L'âge MP15 donné aux localités du Minervois des grès d'Aigne et du Lauraguais est sujet à caution et plusieurs arguments pour vieillir ces localités ont été avancés (voir matériel et méthodes et discussion)

3.1. Étude de la variabilité intraspécifique de *L. leptorhynchum* de La Livinière.

Le matériel abondant de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 permet de réaliser une étude de la variabilité intraspécifique des caractères dentaires de cette espèce. Cette étude permet de dresser un spectre de la variabilité intraspécifique qui permettra de discriminer et identifier plus facilement les restes de *L. leptorhynchum* (et formes affines) présents dans les autres localités du Minervois/Montpelliérain.

Le polymorphisme dentaire observé est résumé dans la planche 21 et les variations de taille dans le tableau 25. Les prémolaires supérieures sont très polymorphes, notamment aux niveaux des crêtes distales. La postprotocrista peut être longue et saillante et rejoignant l'endométacrista (Planche 21G), être plus courte (Planche 21H) ou être totalement absente comme sur FSL2683 et UM-LIV 55 (Planche 21C). Un petit hypocône est présent sur une P2 (FSL 2647 ; Planche 21E) mais est absent sur toutes les autres prémolaires. Une petite endoparacrista est présente sur UM-

LIV38 et la trace d'une endoparacrista usée est visible sur FSL2927. Le paracône est plus grand que le métacône sur 75% (12/16) des P3 et 73% (11/15) des P4. Sur les autres spécimens le métacône est de même taille que le paracône. La position du métacône est aussi polymorphe. Sur 75% (12/16) des P3 et 80% des P4 (12/15) le métacône n'est pas aligné avec le paracône mais est légèrement plus lingual. Les deux états de caractères sont indépendants et leur distribution ne co-varie pas sur les spécimens.

Sur les molaires supérieures, l'endoparacrista peut être plus ou moins saillante mais est toujours présente. L'ectostyle est toujours présent sur la M2, mais est absent sur la M1 de FSL2650. Sur la M3 l'ectostyle est présent sur 76,9% (10/13) des spécimens. Le métacône des molaires peut présenter une légère convexité en son centre, mais reste globalement aplatis. Le contour des M3 varie aussi légèrement chez *L. leptorhynchum*. La M3 présente un contour sub-triangulaire sur la majorité des spécimens, mais peut être plus trapézoïdale comme sur FSL2683 (Depéret 1907).
Sur la majorité des spécimens, le paraconule est totalement absent. Cependant, sur la M3 de FSL2638 et les molaires de FSL2643, un petit renflement observé sur le protolophe trahis la présence d'un petit paraconule (Planche 21G).

Les prémolaires inférieures sont moins polymorphes. Un petit paraconide est présent sur la p2-p3 de FSL2701 (Planche 21F) mais est absent sur tous les autres spécimens. La postectométacristide et la préentocristide sont polymorphes comme sur *E. laboriense.* La postectométacristide est présente sur 67% (6/9) des m1, 80% (12/15) des m2 et 90% (9/10) des m3. La préentocristide est présente sur 90% (9/10) des m1, 88% (14/16) des m2 et 92% (12/13) des m3. La préhypocristide de la m3 est courte sur certains spécimens et le contact entre la préhypocristide et le protolophe est absent sur 38% (5/13) des m3. Une petite préhypocristide émoussée est présente sur un seul spécimen, FSL2701.

Le polymorphisme dentaire observé sur le matériel de *L. leptorhynchum* de La Livinière est

très similaire à celui d'*E. laboriense* et *L. aff. eygalayense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). Les coefficients de variation de taille des dents sont bas, similaires à ceux d'*E. laboriense* (Tab 24). Seule les P2 et p2 présentent un coefficient de variation plus élevé que ceux attendus pour un assemblage monospécifique. Cependant, de forts coefficients de variation des P2/p2 peuvent être expliqués par des contraintes physiques moins fortes due à l'absence de dents plus mésiales (Sudre, 1971).

Les caractères discrets polymorphes sont similaires avec ceux observés sur *L.* aff. *eygalayense* et *E. laboriense*, à l'exception de la préhypocristulide de la m3, absent sur ces taxons et de l'endoparacrista toujours présente sur *L. leptorhynchum* de la Livinière. Les molaires de *L. leptorhynchum* sont légèrement moins polymorphes que sur *E. laboriense* car l'endoparacrista est toujours présente. La variation de contour de la M3 est aussi présente sur les deux autres taxons.

Cette étude de la variabilité de *L. leptorhynchum* montre que la postprotocrista et le contour triangulaire de la M3, considérés comme caractéristiques de *L. leptorhynchum* (Dedieu, 1976), sont polymorphes sur le matériel de la Livinière. La postprotocrista est même absente sur la majorité des spécimens. Or ce caractère est souvent utilisé pour différencier *L. leptorhynchum* d'autres espèces, tel que *L. remense* (Savage et al., 1966). De plus ce caractère a été l'un de ceux qui ont justifié le rapprochement de *L. leptorhynchum*, *L. isselense* et L. *buchsowillanum* lors de la création du genre *Paralophiodon* (Dedieu, 1977).

La présence d'un paraconule sur deux spécimens est aussi importante à noter. Le paraconule est décris comme totalement absent chez *Lophiodon* (Depéret, 1910; Radinsky, 1969). La rétention d'un petit paraconule sur les molaires supérieures de *L. leptorhynchum* montre que ce caractère n'est pas totalement absent dans ce clade, et est potentiellement présent dans d'autres taxons.

Le polymorphisme dentaire est fort et marqué sur *L. leptorhynchum*, à l'instar de tous les autres taxons présentant un grand nombre de spécimens (Sudre, 1971; Godinot *et al*., 2018; Vautrin *et al.,* 2019). De plus, un fort dimorphisme sexuel, similaire à celui d'*E. laboriense* (Chapitre 2) est aussi

présent chez *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907). Ce fort polymorphisme doit donc être pris en compte pour déterminer le matériel de lophiodontidés du Minervois.

Tableau 25. Mesures (en mm) des dents de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1/Teeth measurements (in mm) of *L. leptorhynchum* of La Livinière 1.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	15	12.4	19.1	14.8	1.65	11.35
P2W	14	9.1	18.8	12.6	2.7	21.79
P3L	17	12.7	18.7	16	1.53	9.7
P3W	17	17.5	21.3	21.3	1.05	5
P4L	18	14.5	21	17.4	1.57	9.15
P4W	17	19.6	24.6	22.1	1.24	5.68
M1L	15	18.7	26.4	23.1	2.02	8.88
M1W	14	21.2	27.3	24.8	1.79	7.33
M2L	14	22.4	31.8	29.3	2.53	8.77
M2W	13	27.4	32.3	30	1.86	6.31
M3L	13	23.3	31.3	29.2	2.01	7.02
M3W	13	30.2	36	33	1.46	4.51
p2L	13	10.9	15.5	13.6	1.88	14.14
p2W	14	6.5	12.5	9.1	2.01	22.53
p3L	13	13.9	18.6	16.4	1.78	11.08
p3W	13	9.7	14.1	11.6	1.32	11.56
p4L	13	15.7	19.7	18.1	1.18	6.67
p4W	13	11.4	14.9	13.1	1.24	9.65
m1L	14	18.6	24.5	22.1	1.39	6.38
m11W	15	12.3	17.8	14.4	1.34	9.45
m2L	14	24.2	29.6	26.9	1.39	5.25
m2W	16	15.6	17.9	16.7	0.64	3.89
m3L	11	31.4	37.1	35.5	1.56	4.5
m3W	13	13.7	18.9	16.8	1.25	7.57

CD; standard deviation, CV; coefficient of variation

3.2. Nouvelles descriptions de *Lophiodon leptorhynchum* du Minervois et du Montpelliérain

Site : Aumelas (MP10b-11)

Matériel : Le matériel est constitué majoritairement de dents isolées et de rangées dentaires incomplètes, ainsi que de plusieurs mandibules fragmentaires et d'un crâne incomplet. Voir liste complète dans l'annexe 1

Description :

Crâne : Le nasal est large et surplombe le prémaxillaire. La partie caudale de l'incisure nasale est effondrée et empêche d'en décrire la profondeur. Le prémaxillaire est l'unique os formant la bordure caudale de l'incisure nasale. Les trois alvéoles des incisives sont de taille sub-égales et sont alignées rostro-nucalement et non en ogive (Planche 22B). Un petit diastème est présent entre l'alvéole de la I3 et la canine. Le diastème C-P2 est long, non creusé dorsalement et présente une légère constriction médio-latérale en vue ventrale. Le foramen infra-orbitaire s'ouvre dorsalement à la P4 (Planche 22B). Le bord antérieur de l'orbite est situé au niveau de la limite M1/M2. Les arcades zygomatiques prennent naissance au niveau des M3. Les arcades zygomatiques sont fines médio-latéralement et s'élèvent de façon nucale. Le processus post-orbitaire est brisé sur le spécimen. L'orbite est percée antérieurement par deux foramens. Le foramen le plus ventral est le plus large et correspond à l'ouverture postérieure du canal infra-orbitaire. Le foramen situé plus dorsalement est plus petit et correspond à l'ouverture postérieure d'un petit canal bifurquant médialement et pouvant correspondre au canal lacrymal. Un large foramen est ouvert derrière l'orbite. Le crâne est fortement endommagé et le foramen est difficile à identifier. Au vue de sa position, le foramen pourrait correspondre au foramen alaire antérieur.

En vue ventrale le palais est étroit et légèrement concave. Deux fenêtres palatines antérieures sont présentes au niveau des alvéoles des incisives (Planche 22B). Deux foramens palatins postérieurs

s'ouvrent au niveau de la M3 de part et d'autre de l'ouverture rostrale des choanes. Un foramen est présent sur le bord droit du palais médialement à la M2, sans équivalent sur la partie gauche du palais et semble être d'origine post-mortem. Les choanes s'ouvrent au niveau de la M3 et ne sont pas bordées par un torus. Le ptérygoïde forme une lame basse du côté droit du crâne et l'espace interptérygoïde est étroit (Planche 22B). Le ptérygoïde est brisé nucalement et le foramen alaire caudale n'est pas visible.

Le foramen ovale est large et s'ouvre médialement à la cavité post-glénoïde. La cavité glénoïde est ovale, étirée rostro-latéralement. La cavité glénoïde est peu concave et est orientée rostro-ventralement. Le processus post-glénoïde est long médio-latéralement, bas et épais rostro-caudalement. Le processus post-glénoïde est orienté rostro-lateralement. Le foramen post-glénoïde est absent (Planche 22C), à l'instar des autres *Lophiodon* (Holbrook, 2009). Le processus post-glénoïde et le processus post-tympanique sont séparés et le méat auditif externe qui est ouvert ventralement. Le méat auditif externe est étroit rostro-nucalement. Le processus post-tympanique est brisé, mais s'étend plus ventralement que le processus post-glénoïde intact. Le processus paraoccipital est brisé. Le foramen mastoïde est orienté latéralement et s'ouvre nucalement au processus tympanique. Le pétreux est endommagé et tronqué médialement. Sa morphologie externe n'est pas descriptible. Le pétreux est recouvert par l'ectotympanique (Planche 22C). L'ectotympanique est épais, fusionné au crâne et s'étend rostralement en une plate-forme osseuse brisée. L'ectotympanique est brisé médialement mais ne semble pas former de bulle auditive complète.

Mandibule : Les alvéoles des incisives sont alignées rostro-nucalement (Planche 23C-D). L'alvéole de la i2 est plus grande que les alvéoles des i1 et i3. L'alvéole de la canine est située juste nucalement à l'alvéole de la i3 et il n'y a pas de diastème i3-canine. Le diastème canine-prémolaire est long. La symphyse est longue sur tous les spécimens. Sur UM-AUM429 et UM-AUM182 la

symphyse est peu haute et fine et montre une constriction importante entre la canine et la prémolaire (Planche 23C-D). Sur UM-AUM120 la symphyse est plus large médio-lateralement et est légèrement plus haute dorso-ventralement (Planche 23D). La bordure nucale de la symphyse se termine au niveau de la p4. Un petit foramen mentonnier est visible sous la p2. Un deuxième foramen mentonnier est présent au niveau de la p4 sur UM-AUM428 et UM-AUM280. La hauteur du corps mandibulaire est constante sous la rangée dentaire. L'*incisura vascularis* est très peu prononcée (Planche 23A-B). L'angle mandibulaire est brisé sur UM-AUM455 mais sa partie rostrale s'étend ventralement (Planche 23A). L'angle mandibulaire de UM-AUM80 est plus petit et ne s'étend pas ventralement (Planche 23B). De plus, sa bordure ventrale se relève nucalement donnant un aspect réduit à l'angle de la mandibule. La surface d'insertion du muscle ptérygoïde est large et doucement concave. La branche montante de la mandibule forme un angle presque droit avec le corps mandibulaire et ne surplombe pas la rangée dentaire.

Les mandibules de juvéniles (UM-AUM436, UM-AUM239) sont plus graciles et basses que celles des adultes. Leur symphyse est étroite et peu haute et se termine nucalement au niveau de la dp3.

Incisives : Les incisives supérieures sont coniques (Planche 23H-L). Une crête relie le sommet des incisives jusqu'au bord mésial et distal de la dent. Le cingulum est très fin labialement et lingualement autour du cervix. Les I1 et les I2 sont de taille similaire et indiscernables. Leur racine est large et droite. La I3 (UM-AUM425) est légèrement plus grande et présente une racine plus inclinée et un cingulum plus épais distalement (Planche 23I,K).

Les incisives inférieures sont fortement spatulées avec une face labiale concave et une face linguale convexe (Planche 23M-R). Une crête mésiale et distale prolonge le sommet de l'incisive jusqu'au bord mésial et distal de la dent. Lingualement le cingulum ceinture la face linguale de la i2 et i3. Sur la i1 le cingulum linguale est absent. La i2 est la plus grande des incisives inférieure. La i1 présente une couronne moins triangulaire que les autres incisives inférieures avec un bord mésial

plus vertical (Planche 23O).

Canines : Les canines supérieures attribuées à des individus mâles sont hautes, larges et légèrement recourbées en forme de croc (Planche 23G). Leur racine est large, légèrement aplatis transversalement. Le cingulum est épais et forme un bourrelet ceinturant le cervix. Mésialement le cingulum est aplatis et forme une surface triangulaire. Les canines supérieures non usées présentent une crête saillante mésialement partant du sommet et rejoignant le cingulum mesio-lingualement. Une autre crête, plus fine est présente distalement et rejoint le cingulum.

Les canines supérieures attribuées à des femelles sont plus petites et plus courtes, mais présentent les mêmes caractères (Planche 23F).

Les canines inférieures sont moins courbes que les canines supérieures. La crête distale de UM-AUM182 bifurque en deux crêtes ventralement rejoignant le cingulum. La crête distale est absente sur UM-AUM426. Les couronnes des canines inférieures des deux sexes sont légèrement plus étendues distalement et forment un petit « talon ». Ce talon est dissymétrique et plus étendu lingualement. Le cingulum forme un bourrelet peu épais enserrant distalement le talon et le reste du cervix. Le cingulum est plus épais sur le bord lingual du talon et est labialement plus fin. La racine des canines inférieures est comprimée transversalement et présente une concavité longiligne en son centre.

Dents supérieures : La P2 est triangulaire en vue occlusale avec un bord mésial oblique (Planche 24A). Sur UM-AUM1453 le protocône est peu étendu lingualement et la P2 est comprimée labio-lingualement (Planche 24C). Sur les autres spécimens le protocône est situé plus lingualement. Le parastyle est bas et légèrement plus lingual que le paracône. Le parastyle est séparé du paracône par un léger sillon labial. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale, sont jumelés et sont alignés sagittalement. Un fin sillon labial et lingual distingue les deux cuspides.

Le métacône est absent sur un spécimen, UM-AUM72 (Planche 24D). Le paracône de UM-AUM72 est haut et large et le sillon labio-lingual est absent. L'endoparacrista et l'endométacrista sont absentes sur tous les spécimens. Le protocône est bas mais large. La préprotocrista est saillante et orientée vers le parastyle. La préprotocrista rejoins l'ectolophe entre le paracône et le métacône sur UM-AUM266, UM-AUM453 et UM-AUM1453 (Planche 24A,C). Sur UM-AUM452 et UM-AUM677 la préprotocrista est séparée de l'ectolophe par un léger sillon. Une endoprotocrista est présente sur UM-AUM453 et UM-AUM1453 (Planche 24C). L'endoprotocrista est orientée distalement et rejoins le cingulum distal sur UM-AUM1453. Le bassin occlusal est large. Le cingulum est épais distalement. mésialement le cingulum est plus fin. Labialement le cingulum est fin mais est présent sous le métacône et le parastyle. Lingualement le cingulum est plus fin et est interrompu sous le protocône excepté sur UM-AUM 453 et UM-AUM1453.

La P3 est quadrangulaire en vue occlusale avec une partie linguale plus large mesio-distalement. Le parastyle est plus haut et labial que sur la P2 (Planche 24B-D). Sur UM-AUM919 et UM-AUM453 (Planche 24A) le parastyle est bas et légèrement plus lingual que le paracône. Le paracône et le métacône sont plus distants que sur la P2. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale, excepté sur UM-AUM255 et UM-AUM285. Les deux cuspides sont sagittalement alignées sur UM-AUM266, UM-AUM452, UM-AUM453, UM-AUM919, UM-AUM293 et UM-AUM450. Le métacône est légèrement plus lingual que le paracône sur UM-AUM285, UM-AUM454, UM-AUM1453, UM-AUM255 (Planche 24C). Le bord labial du métacône est fortement convexe. Un large hypocône est présent sur UM-AUM453 et est jumelé avec le protocône (Planche 24A). La préprotocrista est longue et saillante et rentre en contact avec l'ectolophe entre le parastyle et le paracône sur tous les spécimens. Une postprotocrista est présente sur deux spécimens (UM-AUM266 et UM-AUM285 ; Planche 24C). La postprotocrista est courte, orientée vers le métacône mais ne rentre jamais en contact avec l'ectolophe. L'entoprotocrista est absente sur toute les P3. Le cingulum est relativement épais distalement au niveau du bassin occlusal. Lingualement le

cingulum est toujours interrompu sous le protocône.

La P4 est quadrangulaire en vue occlusale. Le parastyle est légèrement plus haut et labial que sur la P3. Le paracône et le métacône sont toujours sub-égales en taille. Le métacône est légèrement plus lingual que le paracône sur tous les spécimens et est labialement convexe. Un petit cônule est présent sur le bord lingual du métacône sur UM-AUM450 et UM-AUM285. Le protocône est plus haut et large que sur la P3. L'hypocône est toujours absent. La postprotocrista est absente sur tous les spécimens. Le cingulum présente la même distribution que sur la P3.

Le parastyle est proéminent, haut et est situé plus labialement que le paracône sur les M1 de tous les spécimens, excepté UM-AUM115 et UM-AUM119. Le métacône est relativement plat labialement avec parfois une petite convexité en son centre. Un court ectostyle est présent sur tous les spécimens excepté UM-AUM115, UM-AUM119 et UM-AUM281 (3/8). Une longue endoparacrista saillante est présente sur UM-AUM290 et UM-AUM430 (Planche 24E). UM-AUM290 et UM-AUM430 présentent aussi un petit paraconule distinct (Planche 24E-F). Un léger « notch » ou sillon est visible lingualement au paraconule. Les autres M1 sont trop usées pour que l'endoparacrista ou le paraconule soient observables.

La M2 est plus grande que la M1 mais présente une morphologie relativement similaire. Le parastyle est plus grand que sur la M1 et plus projeté labialement. L'ectostyle est polymorphique et est absent sur UM-AUM450 et UM-AUM454 (2/4). L'endoparacrista est absente sur UM-AUM450 et UM-AUM410 (Planche 24I). Les autres spécimens sont trop usés pour observer l'endoparacrista Un épaississement du protolophe trahis la présence d'un paraconule sur UM-AUM410 (Planche 24H). Le paraconule apparaît totalement fusionné au lophe et ce dernier présente un très léger « notch ». Le paraconule est absent sur les autres spécimens.

Tableau 26. Mesures (en mm) des dents de *L. leptorhynchum* d'Aumelas/Teeth measurements (in mm) of *L. leptorhynchum* of Aumelas.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	7	11.4	15.9	14.1	1.52	11.12
P2W	7	11.4	15.9	14	1.67	12.36
P3L	13	14.2	19.2	16.8	1.53	9.29
P3W	12	17.4	22.9	19.4	1.55	8.17
P4L	12	15.6	20.4	17.9	1.24	7.05
P4W	11	20.6	26.5	23.3	1.78	7.79
M1L	9	22.5	25.7	24.4	1.22	5.14
M1W	9	22.7	26.6	25.2	1.11	4.52
M2L	10	27.8	33.7	30.8	1.86	6.21
M2W	7	28.4	34.9	30.8	2.72	9.14
M3L	9	25.2	32.2	29.7	1.99	6.89
M3W	11	31.3	34.8	33.7	1.17	3.55
p2L	7	14.3	18	15.7	1.3	8.54
p2W	5	10	11.8	10.7	0.69	6.72
p3L	8	15.6	20.1	17.7	1.66	9.62
p3W	7	12	14.3	13.4	0.95	7.35
p4L	6	16.8	20	18.5	1.24	7
p4W	7	11.7	15.4	13	1.18	9.4
m1L	13	17.3	26.1	22.4	2.63	11.95
m11W	15	13.2	16.7	15.7	0.92	5.98
m2L	9	22.5	30.4	26.1	2.63	10.33
m2W	11	14.4	18.7	16.9	1.44	8.74
m3L	6	35.8	39.6	37.5	1.27	3.53
m3W	7	16.2	18.8	17.5	0.88	5.17

CD; standard deviation, CV; coefficient of variation

La M3 est sub-triangulaire en vue occlusale. Le parastyle est moins mésial mais plus labial et le métacône est plus lingual que sur la M2 (Planche 715I-J). Le métacône est légèrement plus court que sur la M2 et est moins incliné lingualement. L'ectostyle est polymorphe et n'est présent que sur UM-AUM281, UM-AUM412 et UM-AUM251 (3/7). L'endoparacrista est saillante sur

UM-AUM281, UM-AUM251 et UM-AUM418. L'endoparacrista est plus effacée sur UM-AUM412 et UM-AUM423 et est absente sur UM-AUM1455 et UM-AUM454. Sur UM-AUM418 l'endoparacrista émerge sur la partie distale du bord lingual du paracône. Le paraconule complètement fusionné au protolophe est présent sur UM-AUM418 (Planche 7J-K) et est absent sur les autres spécimens (7/8).

Dents inférieures : La p1 est absente sur les mandibules où le diastème est visible. La p2 est ovale en vue occlusale. Le protoconide est la seule cuspide du trigonide. La préprotocristide est courbe, basse et rejoint le bord mésial de la dent. Sur UM-AUM278, UM-AUM51 et UM-AUM421, la préprotocristide rejoint un paraconide (Planche 25C-D). Le paraconide est proéminent sur UM-AUM278 et plus petit et peu distinct sur les autres spécimens. Sur UM-AUM561 et UM-AUM416 le cingulum est épais mésialement mais ne présente pas de paraconide. La postprotocristide est saillante et est orientée vers le bord disto-lingual de la dent. L'hypoconide est bas et est placé disto-centralement. La préhypocristide est courbe et rejoint le protoconide à sa base. La posthypocristide est basse et rejoint le bord lingual de la dent. L'entoconide est absent.

La p3 est plus rectangulaire en vue occlusale. La préprotocristide est plus courbe et rejoint le bord mésial du métaconide. Un petit paraconide bas et peu distinct est présent sur UM-AUM269 (1/8) (Planche 25E). Le protoconide et le métaconide sont très proches et fusionnés à leur base. Sur UM-AUM416 et UM-AUM421 les deux conides sont légèrement plus distants. Le métaconide est légèrement plus distal que le protoconide et est prolongé par une postectométacristide. L'hypoconide est bas et central. La préhypocristide rejoint le protolophide entre le protoconide et le métaconide. La posthypocristide rejoint le bord lingual de la dent. L'entoconide est toujours absent sur la p3. Le cingulum est fin labialement, mésialement et distalement et est absent lingualement.

La p4 est large et rectangulaire en vue occlusale (Planche 25G). Le protoconide et le métaconide sont plus distants que sur la p3. Mésialement le paraconide est toujours absent. L'hypoconide est

plus haut et labial que sur la p3. La préhypocristide rejoint le protolophide en son centre. Un entoconide bas mais distinct est présent sur UM-AUM405 (1/7). Sur les autres spécimens la posthypocristide rejoint le bord lingual de la dent. Le cingulum est plus épais labialement que sur la p3

Les molaires sont rectangulaires en vue occlusale et bilophodontes. Le métaconide et l'entoconide sont plus distaux que les cônides labiaux et le protolophide et l'hypolophide sont obliques et parallèles. La préprotocristide est basse, courbe et rejoint le bord mésial du métaconide. La postectométacristide est polymorphe. Elle est présente sur 67 % (4/6) des m1, 60 % (3/5) des m2 et 25 % (1/4) des m3 où le caractère est observable. Lorsque elle est présente la postectométacristide est très courte et peu saillante (Planche 25K). La préentocristide est courte avec une extrémité abrupte (Planche 25H-I,K). La préentocristide est présente sur six m1, 83 % (5/6) des m2 et 60 % (3/5) des m3. La préhypocristide est orientée vers le centre du protolophide. La préhypocristide rentre en contact avec le protolophide à sa base sur toutes les m1 et les m2 (Planche 25K-H). Le protolophide et l'hypolophide sont plus distants sur la m3 et la préhypocristide ne rejoint pas le protolophide sur UM-AUM291, UM-AUM455 et UM-AUM400 (3/7)(Planche 25I). L'hypoconulide est large, haut et distant de l'hypolophide. Le bord mésial de l'hypoconulide est peu convexe et ne présente jamais de préhypocristulide. Le cingulum est absent sur le bord lingual des molaires. Le cingulum est fin labialement et légèrement plus épais distalement. Le cingulum n'encercle pas l'hypoconulide.

Prémolaires déciduales : La dP2 est triangulaire en vue occlusale et est allongée mésialement (Planche 24L). Le parastyle est haut et proéminent. Il est séparé du paracône par un sillon peu profond mais large. Le parastyle est aligné sagittalement avec le paracône. Le paracône et le métacône sont jumelés. Les deux cuspides ne sont différenciées que par un léger sillon labial et lingual. Le métacône est légèrement plus lingual que le paracône. Le bord labial du métacône est

relativement plat. L'endoparacrista et l'endométacrista sont absentes. La dP2 présente deux cuspides linguales, le protocône et l'hypocône (Planche 24L). L'hypocône est plus large que le protocône et s'étend plus lingualement. La préprotocrista est courte et orientée vers le parastyle mais ne rejoint pas l'ectolophe. Une courte entoprotocrista est présente sur UM-AUM011 et est orientée vers l'hypocône mais ne le rejoint pas. L'hypocône est prolongé labialement par une prehypocrista millimétrique sur UM-AUM11 mais ne rejoignant pas l'ectolophe.

La dP3 est sub-quadrangulaire en vue occlusale et est fortement molariforme. Le parastyle est plus haut et labial que sur la dP2 et forme une légère projection labiale. Le paracône et le métacône sont distants et reliés par une centrocrista droite. Le bord labial du métacône est relativement plat et le sommet du métacône est légèrement incliné lingualement. L'ectocingulum est épais et un ectostyle est présent entre les deux cuspides labiales. Une petite endoparacrista émoussée est présente sur le bord lingual du paracône. L'hypocône est plus haut, plus large et plus étendu ventralement que le protocône (Planche 24L). Le paraconule est absent sur le protolophe. Le cingulum est présent mésialement et distalement. Lingualement le cingulum est présent sous le protocône mais est interrompu sous l'hypocône.

La dP4 est plus quadrangulaire que la dP3 en vue occlusale et est morphologiquement presque identique à une molaire (Planche 24L). Le parastyle est plus labial que sur la dP3. L'endoparacrista est plus longue mais émoussée. Les deux cuspides linguales sont de taille similaire et sont sagittalement alignées. Le cingulum est interrompu lingualement sous le protocône.

La dp2 est allongée mésio-distalement et étroite labio-lingualement en vue occlusale (Planche 25L). Le trigonide est légèrement plus étroit que le talonide. Mésialement le paraconide est distinct et large. Le protoconide est la plus haute et large des cuspides de la dent. Un petit métaconide peu différencié est présent disto-lingualement au protoconide (Planche 25L). Une courte postectométacristide rejoint le bord disto-lingual de la dent. L'hypoconide est bas, de taille

similaire au paraconide, et est situé légèrement labialement. La préhypocristide rejoint le bord distolabial du protoconide. Une courte posthypocristide courbe rejoint lingualement un petit entoconide. Le cingulum est absent lingualement et est présent labialement sous le paraconide et l'hypoconide.

La dp3 est plus longue, avec un talonide plus large, et plus molariforme que la dp2. Le paraconide est absent et la préprotocristide rejoint le bord mésial du métaconide. Le protoconide et le métaconide sont de taille égale et distants. Le métaconide est situé légèrement plus distalement que le protoconide. La postprotocristide est absente. La postectométacristide est absente sur tous les spécimens (Planche 25L). L'entoconide et l'hypoconide sont de taille égale et distants. L'entoconide est plus distal que l'hypoconide et le protolophide et l'hypolophide sont parallèles. La préentocristide est courte et saillante sur UM-AUM1452 mais est absente sur UM-AUM436 et UM-AUM420. La préhypocristide rejoint le protolophide en son milieu, à sa base. Les deux lophides sont légèrement creusés en leur centre.

La dp4 est presque complètement molariforme (Planche 25K-L). Le talonide est légèrement plus large que le trigonide. Le paraconide est absent. Le protolophide et l'hypolophide sont obliques et parallèles. L'extrémité de la préhypocristide est plus abrupte que sur la dp3 mais connecte la base du protolophide. Le protolophide et l'hypolophide sont moins creusés que sur la dp3. Le cingulum est présent mésialement et distalement ainsi qu'entre le protoconide et l'hypoconide.

Comparaison et attribution.

La distribution de la taille des dents du lophiodontidé d'Aumelas est similaire à celles de *L. leptorhynchum*, de *L. compactus* et chevauche la distribution de *L.* aff. *eygalayense* (Planche 17-18). Le crâne du lophiodontidé d'Aumelas est aussi similaire en taille et proportion aux crânes de femelles *L. leptorhynchum* de la Livinière 1.

Tableau 27. Mesures (en mm) des dents déciduales de *L. leptorhynchum* d'Aumelas/Deciduous teeth measurements (in mm) of *L. leptorhynchum* of Aumelas.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
DP2L	1	14.1	14.1	14.1	-	-
DP2W	1	11.4	11.4	11.4	-	-
DP3L	1	18.2	18.2	18.2	-	-
DP3W	1	14.6	14.6	14.6	-	-
DP4L	1	22.2	22.2	22.2	-	-
DP4W	1	19.6	19.6	19.6	-	-
Dp2L	3	11.8	13.9	12.7	1.08	9.23
Dp2W	4	7.1	7.4	7.23	0.15	2.21
Dp3L	5	14.2	18.1	17.6	0.71	4.22
Dp3W	5	8.8	11.2	11	0.28	2.7
Dp4L	5	18.8	22.1	20.1	0.99	5.17
Dp4W	5	11.3	13.8	13.5	0.42	3.3

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

La longueur et la constriction du diastème supérieur est similaire à celle de FSL2681. Le palais est légèrement plus étroit que ceux de *L*. aff. *eygalayense* et *L*. *tapirotherium* (Godinot et al., 2018). Les processus post-glénoïdes sont plus courts et épais que sur *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018) et similaire à ceux de *L. leptorhynchum*.

La morphologie du méat auditif externe ressemble à celle retrouvée sur le crâne de femelle de *L. leptorhynchum* (FSL 2682) et *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Sur les individus mâles de *L. leptorhynchum* et sur le lophiodontidé de Saint Martin de Londres (Voir 4.4) le méat est plus large rostro-nucalement. La présence d'un ectotympanique recouvrant le pétreux et formant une plateforme fusionnée au crâne n'est pas un caractère qui a été conservé sur les autres crânes de lophiodontidés, excepté sur le lophiodontidé de Saint Martin de Londres et *E*. nov. sp. B (Voir Chapitre 3 et 4.4).

L'allongement de la symphyse mandibulaire ainsi que sa faible hauteur est un caractère diagnosique de *L. leptorhynchum* (Filhol, 1888; Depéret, 1907). Sur *L*. aff. *eygalayense* la

symphyse est plus courte et s'élargit fortement postérieurement (Godinot et al., 2018). Sur *L. tapirotherium* et *L. compactus* la symphyse est relativement courte et plus massive antérieurement et postérieurement (Filhol, 1888; Astre, 1960). AUM120 est plus massive dorso-ventralement mais reste relativement plus fine et moins bombée ventralement que sur *L. baroensis*, *L. compactus* et *L. tapirotherium* et est légèrement plus fine que les symphyses de mandibules de femelle *L*. aff. *eygalayense*. L'alignement antéropostérieur des alvéoles des incisives supérieures et inférieures est aussi caractéristique de *L. leptorhynchum*. Sur les *L*. aff. *eygalayense* et *L*. *tapirotherium* les incisives sont disposées en ogive plus étirée transversalement. La taille des spécimens écarte une attribution à *L. baroensis*. La taille relativement réduite des prémolaires en rapport des molaires est aussi un caractère partagé entre *L. leptorhynchum* et de *L*. aff. *eygalayense*, et qui les différencie de *L*. *tapirotherium* (Filhol, 1888; Depéret, 1907). Cependant la M1 de *L*. aff. *eygalayense* et *L*. *eygalayense* est relativement plus petite que sur le lophiodontidé d'Aumelas et *L. leptorhynchum*.

De plus, le petit paraconule présent sur certaines molaires du lophiodon d'Aumelas n'est présent, à l'intérieur du genre *Lophiodon* que sur *L. leptorhynchum* de La Livinière et sur le *L.* cf. *leptorhynchum* 1 du Théron, de La Rouviole 2 et *L.* cf. *leptorhynchum* 2 de Naples (voir plus bas). Le paracône et le métacône de la P3 sont plus proches que sur *L*. *eygalayense* (Labarrère et Montenat, 2011) et *L*. *tapirotherium*. (Godinot et al., 2018). La dP3 d'Aumelas est aussi presque identique en taille et morphologie de UM-LIV23. L'ensemble de ces caractères dentaires et mandibulaire permettent d'attribuer le matériel d'Aumelas à *L. leptorhynchum.*

Cependant, les spécimens d'Aumelas diffèrent de ceux de La Livinière par un polymorphisme du métacône sur la P2 et de l'entoconide sur la p4 qui sont totalement absent sur les spécimens de La Livinière (Planche 21). Cependant, le métacône est polymorphe sur d'autre Lophiodontidae, comme *Ls*. *maurettei* (Vautrin et al., soumis), *E*. nov. sp. A et *E*. nov. sp. B (Voir chapitre 3). L'entoconide sur la p4 est aussi présent sur certains spécimens de *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2. Le reste du polymorphisme observé sur le matériel d'Aumelas est cohérent

avec le polymorphisme observé sur le *L. leptorhynchum* de la Livinière (Voir Planche 21).

Discussion :

Le *L. leptorhynchum* d'Aumelas présente un fort dimorphisme sexuel, à l'instar du *L. leptorhynchum* de La Livinière 1. Les canines de mâles et de femelles présentent le dimorphisme typique des Lophiodontidae et des ratios dimorphique proches (voir Tab 26). Les différences de hauteur de la symphyse mandibulaire entre UM-AUM120 et UM-AUM405/429 sont semblables à celles observées entre les mandibules mâles et femelles de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1. Les mandibules attribuées aux mâles (FSL2702, FSL2700), FSL2689) présentent une symphyse plus haute que celles attribuées aux femelles (FSL2692, FSL2701), tout en restant relativement plus fines que sur les autres *Lophiodon* (Depéret, 1907). La distribution de taille des dents du *L. leptorhynchum* d'Aumelas est comparable à celle de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1. Les coefficients de variation sont plus bas sur la majorité des locus dentaires (Tab 25-26), notamment au niveau des P2/p2. La distribution de la taille des molaires ne montre pas de bi-modalisme qui trahirait de la présence d'un fort dimorphisme sexuel au niveau de la taille des dents.

La morphologie de l'ectotympanique de *L. leptorhynchum* d'Aumelas rappelle celles des chalicothères basaux qui présentent aussi un ectotympanique fusionné au crâne (Holbrook, 2001), au contraire des cératomorphes basaux qui présentent un fin ectotympanique en fer-à-cheval ne recouvrant pas le pétreux et n'étant pas fusionné au reste du crâne. Cette condition de l'ectotympanique partagé par *E*. nov. sp. B, *L. leptorhynchum* d'Aumelas et le *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres (voir 4.4) et par les chalicothères basaux (Holbrook, 2001) est une autre synapomorphie des Ancylopoda mise en évidence par l'étude des lophiodontidés. Cependant, les lophiodontidés diffèrent de *Eomoropus* et des chalicothères plus récents qui présentent un ectotympanique étendue plus médialement et qui forme une bulle auditive complète.

Le *L. leptorhynchum* d'Aumelas se rapproche du spécimen juvénile de Cesseras CES4224 (Planche 25M) attribué à *L. leptorhynchum* par Depéret (1907), par la présence d'un métaconide sur la dp2. Ce métaconide est absent sur tout les lophiodontidés. Cependant, le *L. leptorhynchum* d'Aumelas diffère de CES4224 par de nombreux autres caractères. Le protoconide et l'entoconide de la dp2 de CES4224 sont plus larges et hauts (Planche 25M). Le paraconide est plus distinct. Les dp3 et les dp4 sont plus larges labiolingualement et le trigonide et le talonide sont de largeurs presque égales, alors que le trigonide est toujours plus étroit que le talonide sur le *L. leptorhynchum* d'Aumelas. Le matériel de Cesseras n'a pu être comparé qu'au niveau de la M1 avec le matériel de *L. leptorhynchum* de La Livinière. Or les molaires inférieures sont très peu diagnosiques chez *Lophiodon* et le spécimen a été rapproché de *L. leptorhynchum* uniquement sur des critères de taille (Depéret, 1907). Or, depuis ce rapprochement, de nouveaux *Lophiodon* de taille moyennes du Midi de la France ont été décrits (Astre, 1960; Godinot et al., 2018). La m1 de CES4224 est plus grande que celle d'*Eolophiodon*, *L. baroensis* et correspond à celle de *L. aff. eygalayense* et est presque identique à celle de *L. compactus* trouvée dans la même formation des Grès d'Aigne. Les dp4 de *L.* aff. *eygalayense* sont cependant plus étroites et avec un trigonide plus étroit que le talonide à l'instar du *L. leptorhynchum* d'Aumelas. *Lophiodon compactus* présente une morphologie dentaire très proche de *L. leptorhynchum* (Astre, 1960) mais n'est connu que par une mandibule fragmentaire. La morphologie de ces prémolaires déciduales est inconnue et ne permet pas de comparaison avec CES4224.

L'attribution du matériel d'Aumelas en tant que *L. leptorhynchum* est basée sur plus de matériel que celle de CES4224, et sur du matériel présentant les caractères diagnosiques du taxon. Cette attribution est donc plus solide que celle de CES4224 et amène à une révision du statut du spécimen. CES4224 diffère de *L. leptorhynchum* par des prémolaires déciduales plus larges et quadrangulaires, mais partage cependant avec ce dernier la présence du métaconide sur la dp2 qui est absent sur tous les autres *Lophiodon*. Le partage de ce caractère indique que CES4224 appartient

à une forme proche de *L. leptorhynchum* et justifie une attribution en *L.* aff. *leptorhynchum*.

Site : La Livinière 2

Un spécimen inédit de *L. leptorhynchum* (UM-LIV55) a été retrouvé sur la localité de la Livinière 2 et complète le matériel de *L. leptorhynchum* de cette localité attribué par Hartenberger et al., 1968.

Matériel : UM-LIV 55 ; P3-P4 droite inédit ; UM-LIV38, P4 droite ; UM-LIV39, molaire inférieure droite ; UM-LIV23, dP3 gauche ; UM-LIV21

Description :

UM-LIV21: L'incisive est légèrement spatulée avec une face labiale fortement convexe et une face linguale légèrement concave. Le spécimen est légèrement étiré mésio-distalement. Une crête relie le bord mesial, le sommet et le bord distal de la dent. Un petit bourgeon de cingulum est présent sur le bord distal de l'incisive. Le cingulum est peu visible labialement mais cercle le bord lingual de UM-LIV21.

UM-LIV 38 : La P4 est quadrangulaire en vue occlusale (Planche 21B). Le métacône est convexe, de taille similaire au paracône et les cuspides sont distants. La dent présente une endométacrista saillante terminée par un petit métaconule. Une petite endoparacrista est visible sous le paracône (Planche 21B). La postprotocrista est absente. Le cingulum est épais mésialement et distalement et s'amincit sous le protocône lingualement.

UM-LIV55 : La P3 est quadrangulaire en vue occlusale avec un parastyle distinct mais usé. Le métacône est légèrement plus petit et lingual que le paracône. Contrairement aux spécimens figurés par Depéret (FSL 2681, FSL 2682, FSL 2700), cette dent ne présente pas de postprotocrista (Planche 21C). Le cingulum est épais mésialement et distalement et s'amincit lingualement sous le

protocône.

La P4 est plus longue labio-lingualement et est significativement plus grande que la P3. Le métacône est situé plus lingualement que sur la P3 et est plat labialement. Le cingulum est légèrement plus épais sous le métacône que sur la P3.

UM-LIV 39 : Le spécimen est une m1 ou m2 isolée. L'usure de la dent ne permet pas d'observer la présence/absence de la postectométacristide. L'entoconide est prolongé mésialement par une courte préentocristide très émoussée, peu visible. La préhypocristide est orientée vers le centre du protolophide et rentre en contact à sa base (Planche 21D). Le cingulum est visible labialement mais est peu épais.

Tableau 28. Mesures (en mm) des dents de *L. leptorhynchum* de La Livinière 2/Measurements (in mm) of *L. leptorhynchum* of La Livinière 2.

UM-LIV55	Length	Width
P3	16	18.8
P4	16.3	22.6
UM-LIV38	Length	Width
P4	21	24.2
UM-LIV23	Length	Width
DP3	17	14.3
UM-LIV39	Length	Width
m2	27.6	16.4

UM-LIV 23 : La dP3 est sub-quadrangulaire en vue occlusale. Le protocône est de même largeur que l'hypocône mais est moins étendu lingualement. Le protolophe rejoint l'ectolophe à la jonction entre la postparacristule et la préprotocrista. Le paraconule est absent contrairement à *Ls. maurettei* et *E. laboriense* (Depéret, 1910; Vautrin et al., 2019). Le paracône est très usé sur toute sa partie labiale et la présence ou absence d'endoparacrista ne peut être observée. Un ectostyle est présent entre le paracône et le métacône. Labialement, le métacône est plat comme sur les molaires

définitives. Le métalophe est plus long que sur les molaires définitives.

3.3. Le *Lophiodon* cf. *leptorhynchum* 1 des Grès d'Aigne

Lophiodon cf *leptorhynchum* 1

Site : Le Théron (MP10)

Matériel :UP.SRT.18.007. Maxillaire fragmentaire présentant la M1 et la P4 et la M2 en éruption.

Description :

UP.SRT.18.007 : La P4 est en cours d'éruption (Planche 26A). En vue occlusale la P4 est rectangulaire et longue labio-lingualement. Le paracône et le métacône sont de taille similaire. Le métacône apparaît plus lingual que le paracône mais a été déplacé lors de la fossilisation. La dent ne présente ni endométacrista ni endoparacrista. La postprotocrista est absente. Le cingulum est peu épais mésialement et distalement.

La M1 présente un parastyle fort et légèrement plus labial que le paracône. L'endoparacrista est longue mais très émoussée. Un petit ectostyle brisé est présent entre le métacône et le paracône. Labialement le métacône est complètement aplati. Un paraconule de très petite taille est présent sur le protolophe (Planche 26A).

Sur la M2 le parastyle est étendu plus labialement que sur la M1. Le métacône est légèrement convexe en son centre, mais reste globalement aplati labialement.

Tableau 29. Mesures (en mm) des dents de *Lophiodon* cf *leptorhynchum* 1 du Théron/Teeth measurements (in mm) of *Lophiodon* cf *leptorhynchum* 1 of Le Théron

UP.SRT.18.007	Length	Width
M1	24.2	22.9

Comparaison et attribution :

La taille du spécimen entre dans le spectre de variabilité de *L. leptorhynchum* (Tab 25,29,

Planche 17). Le spécimen est significativement plus petit que *L*. aff. *eygalayense* et ne présente pas la M1 réduite de ce taxon. UP.SRT.18.007 est plus grand que les spécimens de *L. baroensis*, d'*Eolophiodon* et *Ls*. *occitanicus*. Le spécimen diffère de plus de ces derniers par un paraconule de plus petite taille. La morphologie de la P4 et de la M1 sont quasiment identiques à celle de *L. leptorhynchum* de La Livinière. Un petit paraconule est aussi présent sur certains spécimens de *L. leptorhynchum* (c.f. 4.3.1). Ce paraconule est absent sur tous les autres taxons de *Lophiodon*, y compris les taxons présentant un grand nombre de spécimens (Filhol, 1888; Savage et al., 1966; Sudre, 1971, Godinot et al., 2018).

La rétention de ce paraconule, ainsi que la taille du spécimen et la morphologie des dents supérieures, rapproche le lophiodontidé du Théron du *L. leptorhynchum* de la Livinière. Cependant, comme les caractères diagnosiques de *L. leptorhynchum*, notamment les caractères de la symphyse, ne peuvent être observés sur UP.SRT.18.007, le spécimen est seulement attribué à *L.* cf. *leptorhynchum* 1. La découverte d'autres spécimens, plus complet, sur le site du Théron, notamment des spécimens présentant l'avant de la mandibule et les incisives, permettront de valider ou d'invalider cette attribution.

Site : La Rouviole 2 (MP10-15?)

Matériel : Le matériel est constitué de 72 spécimens, principalement des dents isolées, et des fragments de maxillaires et mandibules(voir l'Annexe 1)

Description :

Mandibule : Le corps mandibulaire est de hauteur constante sous la rangée dentaire. Le diastème c-p2 est long. L'état fragmentaire des spécimens ne permet pas d'étudier la constriction labio-linguale de la symphyse, ni sa hauteur dorso-ventrale. De plus, la partie antérieure de la mandibule est tronquée et l'alignement des incisives ne peut être observé.

Incisives : RVL2-20 est une incisive supérieure conique. Son bord labial est fortement convexe et le bord lingual est légèrement concave. Un fin bourrelet cingulaire souligne le bord lingual de la dent.

Les incisives inférieures isolées sont fortement spatulées avec un bord lingual très concave. Les incisives inférieures sont plus longues mésio-distalement que l'incisive supérieure retrouvée et moins hautes. Le cingulum est absent labialement et souligne le bord lingual de la dent. RVL2-67 est plus grande que les autres incisives et est interprétée comme une i2.

Canines : Les canines supérieures sont larges. Une crête prolonge mésialement le sommet de la canine et rejoint le cingulum. Un fin bourrelet de cingulum ceinture le cervix de la canine.
Les canines inférieures sont larges et hautes, légèrement inclinées en forme de « croc ». Une crête mésiale est présente et rejoint la base de la couronne. Le cingulum forme un bourrelet d'émail ceinturant la couronne de la canine.

Dents supérieures : La P1 est absente sur tous les spécimens ayant conservé la région du diastème Canine-Prémolaires. La P2 est triangulaire en vue occlusale avec un bassin occlusal large (Planche 27B). Sur RVL2-01 la P2 présente une partie linguale légèrement plus large et un bassin occlusal plus étroit (Planche 27C). Le parastyle est bas et sagittalement aligné avec le paracône. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale. Les deux cuspides sont peu différenciées et ne sont individualisées que par un petit sillon labio-lingual. Le métacône est sagittalement aligné avec le paracône, excepté sur RVL2-01 où le métacône est légèrement plus lingual. Le bord labial du métacône est fortement convexe. Lingualement la dent ne présente ni endoparacrista ni endométacrista. La préprotocrista est courte et ne rejoint pas l'ectolophe. Une courte postprotocrista est présente sur RVL2-135. La postprotocrista est orientée labialement mais ne rentre pas en contact avec l'ectolophe. Une petite entoprotocrista est présente sur RVL2-03 (Planche 27B). Le cingulum

est fin et toujours interrompu sous le protocône.

La P3 est quadrangulaire en vue occlusale. Le parastyle est plus haut et plus distant du paracône. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale et sont proches. Sur RVL2-03 et RVL2-02 les deux cuspides sont légèrement plus distantes et individualisées. Le métacône est légèrement plus labial que le paracône sur RVL2-01 et RVL2-011 (Planche 27B,E). Un petit cônule est présent à l'extrémité de l'endométacrista sur RVL2-01 et RVL2-010. La préprotocrista rejoint l'ectolophe entre le parastyle et le paracône. Une postprotocrista saillante est présente sur RVL2-03 et RVL2-11 et rejoint la base de l'ectolophe (Planche 27E). Les deux crêtes linguales forment un V. Le cingulum est fin sur le bord mésial et lingual de la P3 et est toujours interrompu sous le protocône. Le cingulum est plus épais sur le bord distal de la dent et sous le parastyle et le métacône.

La P4 est légèrement plus large et labio-lingualement étendu que la P3. Le paracône et le métacône sont de taille égale et sont sagittalement alignés sur RVL2-03 et RVL2-08. Sur RVL2-01 et RVL2-02, UM-RVL2-53 et UM-RVL2-55 le paracône est légèrement plus grand que le métacône et est plus labial. L'endométacrista est large et bulbeuse sur RVL2-01. Une courte postprotocrista, ne rejoignant pas l'ectolophe est présente sur RVL2-131 (1/6 ; Planche 27D). Le cingulum est plus épais que sur la P3 mais est toujours interrompu sous le protocône.

Les molaires sont quadrangulaires en vue occlusale et présentent toutes un fort parastyle étendu labialement. Sur RVL2-02 la M1 est plus petite, d'une taille similaire à la P4 et sur RVL2-01 la M1 est absente et son alvéole est presque entièrement recouverte par la M2 (Planche 27A,C). L'endoparacrista est présente sur deux des trois M1 où la région est préservée, trois des quatre M2, et sur une seule des cinq M3 (RVL2-05). L'endoparacrista est saillante sur RVL2-03, mais est très émoussée sur les autres spécimens. Le cingulum forme un ectostyle sur trois des M1, deux M2 et sur une seule M3 (RVL2-05). Le métacône est large et relativement plat avec une légère convexité en son centre. Le cingulum est présent sous le parastyle et le métacône. Le cingulum est épais

mésialement et distalement et est interrompu lingualement sous le protocône et l'hypocône.

Un petit paraconule totalement fusionné avec le lophe est visible sur RVL2-05, RVL2-52 et RVL2-150 (3/11) (Planche 27F-I). Un léger sillon est présent sur RVL2-05 (Planche 27H-I) et RVL2-150 mais est absent sur les autres molaires.

La M3 de RVL2-01 est relativement quadrangulaire et présente un parastyle plus petit et aussi labial que sur la M2. La M3 des autres spécimens est plus triangulaire avec un parastyle plus labial. Le métacône est court et plat et n'est pas incliné lingualement.

Dents inférieures : La p1 est absente. La p2 est ovale en vue occlusale (Planche 28B-C). Le talonide est aussi large que le trigonide. Le protoconide est la seule cuspide du trigonide. La préprotocristide est courte et joint le bord mésial de la dent. Mésialement le cingulum est épais mais ne forme pas de paraconide distinct. Une courte postprotocristide pars du sommet du protoconide et est orientée vers le bord disto-lingual de la dent. L'hypoconide est bas et disto-centrale labio-lingualement. La préhypocristide rejoint le protoconide. Lingualement la posthypocristide rejoint le bord de la dent. La dent ne présente pas d'entoconide. Le cingulum est fin labialement et épais mésialement et distalement et totalement absent lingualement.

La p3 est plus large que la p2 avec un talonide plus gros. Le trigonide est composé du protoconide et du métaconide jumelés (Planche 28A,C). Le métaconide est légèrement plus distal que le protoconide. La postectométacristide est saillante. Un large paraconide est présent sur RVL2-51,RVL2-47 et RVL2-50 (3/5) (Planche 28A,C). L'hypoconide est bas et la préhypocristide rejoint le protolophide en son centre. Aucun spécimen ne présente d'entoconide.

La p4 est plus longue et rectangulaire en vue occlusale avec un trigonide plus large. Le protoconide et le métaconide sont proches mais mieux individualisés que sur la p3. Le paraconide est absent sur tous les spécimens et la préprotocristide est courbe et rejoint le bord mésial du métaconide. L'hypoconide est bas et la préhypocristide rejoint le protolophide en son centre. Un

entoconide sub-égal en taille avec l'hypoconide est présent sur RVL2-15 et RVL2-50 (2/5)(Planche 28A).

Les m1-m2 sont rectangulaires et bilophodontes. Le protolophide et l'hypolophide sont obliques et parallèles. La préprotocristide rejoint le bord mésial du métaconide. La préhypocristide est orientée vers le centre du protolophide. L'entoconide est prolongé mésialement par une préentocristide (Planche 28D-E) courte et abrupte sur toutes les molaires non usées. La postectométacristide est très courte et peu saillante (Planche 28D). Elle est présente sur deux des trois m1 où le caractère est observable, quatre m2 sur les six présentes et deux des trois m3. Le cingulum est présent mésialement et distalement et est fin labialement.

La préhypocristide contacte le protolophide sur toute les m1, 50% des m2 (3/6) et 33% des m3 (1/3).

La m3 présente un gros hypoconulide, aussi haut et large que l'hypoconide. Un petit bourgeon auxiliaire est présent sur RVL2-49. Le cingulum présente une distribution semblable aux molaires antérieures et ne cercle pas l'hypoconulide.

Tableau 30. Mesures (en mm) des dents de *L. c*f *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2/Teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 1 of La Rouviole 2.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	6	13.2	16.6	14.5	1.26	9.01
P2W	6	12.1	15.8	14	1.35	10.12
P3L	7	13.8	17.3	15.8	1.18	7.72
P3W	7	18	20.9	19.6	1.22	6.44
P4L	7	15.4	19	18.2	1.26	7.16
P4W	5	19.7	22.8	21.2	1.19	5.88
M1L	5	21.8	25.3	23.6	1.47	6.53
M1W	5	21	24.1	23.1	1.47	6.66
M2L	5	26.9	31.2	29.1	1.7	6.14
M2W	4	25.9	31.1	28.8	2.17	8
M3L	7	25.8	30.8	28.4	1.71	6.22
M3W	7	28.2	36.4	31.5	3.07	10.1

Tableau 30 (Suite)						
p2L	2	13.6	14.3	14	0.49	3.99
p2W	2	8.9	9.1	9	0.14	1.77
p3L	6	14.3	17	15.7	1.04	6.9
p3W	6	9.2	12.2	11.1	1.03	9.61
p4L	3	17.4	18	17.7	0.32	1.96
p4W	3	12.7	13.2	12.7	0.26	2.24
m1L	4	18.8	22.7	21.1	1.64	8.27
m11W	2	13.3	16.4	14.5	1.64	12.73
m2L	7	23.2	27.7	25.4	1.8	7.34
m2W	5	15.8	17.2	16.4	0.52	3.31
m3L	2	35.3	36.1	35.7	0.57	1.78
m3W	2	16.1	16.3	16.2	0.14	0.98
SD; standard deviation, CV; coefficient of variation						

Prémolaires déciduales : La dP3 est sub-quadrangulaire en vue occlusale (Planche 27K). Le parastyle est haut et légèrement plus labial que le paracône. Le métacône est plus lingual que le paracône et son bord labial est plat. Un épais ectostyle est présent entre le paracône et le métacône. L'hypocône est légèrement plus grand que le protocône et s'étend plus lingualement. L'usure de la dent ne permet pas l'observation de l'endoparacrista ni du paraconule. Le cingulum est fin sur tout le pourtour de la dent et s'interrompt sous l'hypocône.

La dP4 est quadrangulaire et quasiment identique aux molaires supérieures (Planche 27J). Le parastyle est projeté labialement. Une endoparacrista émoussée est présente sur la face linguale du paracône. Le métacône est long et plat. Un petit ectostyle est présent. Les deux cuspides linguales sont de taille égale et sont sagittalement alignées. Le protolophe et le métalophe sont légèrement plus obliques que sur les molaires. Le cingulum est fin et présente la même distribution que sur les molaires.

Post-crânien : L'articulation proximale du radius est divisé en deux surfaces distinguées par

une arête mousse donnant une apparence de « selle ». La facette médiale est large crânio-caudalement, grossièrement ovale et légèrement concave. La facette latérale est plus étendue médio-latéralement, est étroite crânio-caudalement et est légèrement convexe.

Le fémur est large, mais est aplati crânio-caudalement. Le grand trochanter est situé plus distalement que la tête fémorale. Le troisième trochanter n'est pas visible. Le petit trochanter est peu étendu latéralement et forme une crête épaisse.

Tableau 31. Mesures (en mm) des dents déciduales de *L.* cf *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2/Deciduous teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 1 of La Rouviole 2.

RVL2-58	Length	Width
dP3	16.5	13.3
RVL2-57	Length	Width
dP4	21	18.7

Comparaison et attribution :

La forme triangulaire des P2 et sub-triangulaire des dP3 en vue occlusale, la taille réduite des P3 et P4 par rapport aux molaires, la faible épaisseur du cingulum et la taille moindre des spécimens distinguent le lophiodontidé de La Rouviole 2 de *L. tapirotherium* (Filhol, 1888; Depéret 1907).

La distribution de la taille du matériel dentaire de La Rouviole 2 est similaire à celle du *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 et recoupe celle de *L.* aff. *eygalayense* et *L. glandicus* (Planche 17-18). Le lophiodontidé de La Rouviole 2 est significativement plus grand que *L. baroensis* et plus petit que *L. compactus*.

Le lophiodontidé de La Rouviole 2 diffère de *L.* aff. *eygalayense* et *L. eygalayense* par des P3 et P4 légèrement plus étroites labio-lingualement et de taille plus réduite ainsi que par des p2 et m3 (Labarrère et Montenat 2001; Godinot et al., 2018).

Cependant, RVL2-02 présente une M1 de taille réduite à l'instar de *L. eygalayense* et *L*. aff. *eygalayense* (Labarrère et Montenat 2011; Godinot et al., 2018). La M1 est absente sur RVL2-01, et l'alvéole à été recouverte par la M2. La M1 des autres spécimens présente une morphologie identique à celle de *L. leptorhynchum*.

La morphologie et le polymorphisme dentaire sont proches de celui de *L. leptorhynchum*. Le lophiodontidé de La Rouviole 2 ne diffère du *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 que par la présence d'un entoconide sur la p4. Or, ce caractère est polymorphe sur d'autre lophiodontidés (Godinot et al., 2018, Chapitre 4). De plus, le paraconule présent sur certains spécimens de La Rouviole 2 n'est présent à l'intérieur du genre *Lophiodon* que chez *L. leptorhynchum* (Voir 4.3.1). Ces affinités de taille et de caractères dentaires justifient un rapprochement du lophiodontidé de La Rouviole 2 et de *L. leptorhynchum*. Cependant, l'absence de symphyse complète ne permet pas d'observer les caractères diagnosiques de *L. leptorhynchum* et de valider cette attribution. Le matériel de La Rouviole 2 est donc attribué en tant que *L.* cf. *leptorhynchum* 1 uniquement, en attendant la découverte de symphyse complète sur le site.

Site : La Rouviole 4 (MP10-15 ?)

Matériel : RVL4-1, p4-m2 gauche ; RVL4-2, m1-m2 droite ; RVL4-3, M1 gauche ; RVL4-4, m3 gauche.

Description :

Mandibule : Le corps mandibulaire est de taille constante sous la rangée dentaire. La symphyse est forte et se termine sous l'alvéole de la p3.

Dent supérieures : Le parastyle de la M1 est proéminent, légèrement plus labial que le paracône. La postparacristule est courte. Le paracône est légèrement pincé mais convexe

labialement. Une longue endoparacrista peu saillante est présente sur le bord lingual du paracône (Planche 26B). Le métacône est très étendu distalement et est presque complètement plat. Le cingulum est épais labialement sous le métacône et forme un petit ectostyle entre les deux cuspides labiales. Le protolophe présente un épaississement, trahissant la présence d'un paraconule totalement fusionné avec le lophe (Planche 26B). La préprotocrista ne présente pas d'encoche. Le cingulum est présent mésialement et distalement. Lingualement le cingulum est plus fin et ne s'interrompt pas sous le protocône. Le cingulum est cependant absent sous l'hypocône.

Dent inférieures : La p4 est quadrangulaire en vue occlusale avec un talonide légèrement plus large que le trigonide (Planche 26D). Le protoconide et le métaconide sont de taille égale. La préprotocristide rejoint le bord mésial du métaconide et la dent ne présente pas de paraconide. L'hypoconide est bas et labial. Mésialement une courte préhypocristide rejoint le protolophide en son milieu. Une posthypocristide haute cours de l'hypoconide jusqu'au bord lingual de la dent. La dent est fracturée et la présence/absence d'un entoconide ne peut être observée.

La m1 est quadrangulaire et bilophodonte. Le talonide est plus étendu lingualement que le protoconide sur un RVL4-1. Les deux lophides sont obliques et parallèles. La préhypocristide rejoint le protolophide en son centre. Une courte préentocristide est présente sur RVL4-1. Sur RVL4-2 la dent est trop usée pour décrire ce caractère. Le cingulum est fin labialement mais interrompu sous les cônides.

La m2 est plus longue et large que la m1 mais est morphologiquement similaire. Une courte postectométacristide très peu saillante est présente sur les deux spécimens (Planche 26D-E). L'extrémité de la préentocristide est visible sur RVL4-2 (Planche 26D).

La m3 est longue et étroite. Le talonide est légèrement déplacé lingualement. La postectométacristide est peu saillante comme sur la m2 (Planche 26F). La préentocristide est courte avec une extrémité abrupte. La préhypocristide rejoint le protolophide. L'hypoconulide est haut et

large et ne présente pas de préhypocristulide. La dent ne présente pas de bourgeons auxiliaires.

Tableau 32. Mesures (en mm) des dents de *L. c*f *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 4/Teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 1 of La Rouviole 4.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
M1L	1	24.9	24.9	24.9	-	-
M1W	1	24.8	24.8	24.8	-	-
p4L	1	18.2	18.2	18.2	-	-
p4W	1	14.6	14.6	14.6	-	-
m1L	2	22.8	23.9	23.4	0.8	3.7
m1W	2	15.3	17.7	16.5	1.7	11.57
m2L	2	27.1	28.6	27.8	1.06	4.28
m2W	2	17.6	19.6	18.6	1.41	8.55
m3L	1	37.2	37.2	37.2	-	-
m3W	1	18.2	18.2	18.2	-	-

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

Comparaison et attribution :

Les spécimens de La Rouviole 4 sont légèrement plus grands que ceux de *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de la Rouviole 2 (Planche 17-18). Leur taille recoupe celle de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 et de *L*. aff. *eygalayense*. Les dents inférieures présentent une morphologie qui recoupe le spectre de variation intraspécifique des deux taxons. Cependant, RVL4-03 présente un paraconule. Or le paraconule est absent sur tous les spécimens connus de *L*. aff. *eygalayense*, mais est présent sur une petite proportion des *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 et des *L.* cf. *leptorhynchum* de La Rouviole 2. Les locus dentaires présentant le plus de caractères distinguant *L. leptorhynchum* et *L*. aff. *eygalayense* sont malheureusement absents à La Rouviole 4. En attendant la découverte de plus de matériel, le lophiodontidé de La Rouviole 4 est rapproché de *L. leptorhynchum* sous l'attribution de *L.* cf. *leptorhynchum* 1 à l'instar du matériel de La Rouviole 2.

Site : La Rouviole 6 (MP?)

Matériel : RVL6-2, M3 droite ; RVL6-3, m3 droite ; RVL6-4 p2 droite

Description :

Dents supérieure : La M3 est triangulaire en vue occlusale (Planche 26C) avec un parastyle proéminent, fortement projeté labialement. Le parastyle et le paracône sont séparés par un sillon large et peu profond. Le paracône est large et convexe labialement. Le paracône est usé lingualement et l'endoparacrista n'est pas visible. UM-RL6-2 ne présent pas d'ectostyle. Le métacône est court et est plus lingualement placé. Le protolophe est très usé et la présence d'un paraconule ne peut être observé. L'hypocône est sagittalement aligné avec le protocône. Le cingulum est fin mésialement et distalement, ainsi que entre les conides linguaux. Le cingulum est interrompu entre le protocône et l'hypocône.

Dent inférieures : La p2 est ovale en vue occlusale avec un talonide étroit (Planche 26H). Le protoconide est la seule cuspide du trigonide. La préprotocristide est courte et rejoint l'épais cingulum mésial. La postprotocristide prend son origine au sommet du protoconide et rejoint le bord disto-lingual de la dent. L'hypoconide est bas et disto-labial. La préhypocristide est courte et rejoins le protoconide à sa base. Lingualement l'hypoconide est prolongé par une courte posthypocristide qui rejoint un petit entoconide. Le cingulum est absent du bord lingual et est très fin labialement.

La m3 est quadrangulaire et étroite en vue occlusale. Les deux lophides sont obliques et relativement parallèles. Une très courte postectométacristide émoussée est présente sur le bord distal du métaconide (Planche 26G). La préhypocristide rejoint le protolophide à sa base en son centre. L'entoconide présente une courte préentocristide. Le talonide est légèrement plus lingual que le trigonide. L'hypoconulide est cassé et ne peut être observé. Les deux racines distales de la m 3

sont fusionnées et fortement inclinées en arrière.

Tableau 33. Mesures (en mm) des dents de *L.* cf *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 6/Teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 1 of La Rouviole 6.

RVL6-2	Length	Width
M3	25.2	25.7
RVL6-4	Length	Width
p2	14.1	9
RVL6-3	Length	Width
m3	-	15.8

Comparaison et attribution

La distribution de la taille des dents inférieures de La Rouviole 6 recoupe celle de *L.* cf. *leptorhynchum 1* (Planche 17-18). RVL6-4 est notamment beaucoup plus réduite que les p2 de *L.* aff. *eygalayense* et *L. tapirotherium*. RVL6-4 diffère cependant de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 par la présence d'un petit entoconide sur la p2. Ce caractère est cependant polymorphe sur *E.* nov. sp. B (Chapitre 4), *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018) et sur *L. lautricense* (Vautrin et al., 2019). RVL6-2 est plus petite que les M3 trouvées à la Rouviole 2 et est similaire en taille aux M3 de *L. baroensis* et *Ls. occitanicus*. Cependant, lorsque RVL6-2 est intégré au calcul de coefficient de variation de La Rouviole 2, les coefficients restent relativement peu élevés (<10) et correspondant aux valeurs trouvées sur certains locus dentaires d'autre lophiodontidés (Vautrin et al., 2019).

Les autres caractères dentaires recoupent le polymorphisme observé sur *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 et *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole. Cependant, à l'instar de *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2 le caractère fragmentaire du matériel de La Rouviole 6 ne permet d'observer l'ensemble des caractères diagnosiques de *L. leptorhynchum*. Les spécimens de La Rouviole 6 sont donc attribués sur la base de leur taille et de leur morphologie dentaire à *L.* cf.

leptorhynchum 1 comme le matériel de La Rouviole 2 et 4.

3.4. Le petit *Lophiodon* cf. *leptorhynchum* 2 du MP10

Lophiodon cf. *leptorhynchum* 2

Synonymie :

- 1968, *Lophiodon tapirotherium* (= remensis) Cappetta *et al*., p 46
- 1969 *Lophiodon tapirotherium* (= remensis) Hartenberger *et al*. ; p 12
- 1970 *Lophiodon tapirotherium* (= remensis) Hartenberger *et al*. ; p 2

Site : Naples (MP10)

Matériel : Le matériel est constitué d'un crâne et d'un palais fragmentaire, d'une mandibule presque complète, quelques mandibules fragmentaires et d'une majorité de dents isolées. La liste complète est disponible dans l'annexe 1

Description :

Crâne : Le spécimen est fortement aplati et le rostre ainsi que le basicrâne manquent (Planche 29). L'arcade zygomatique prend naissance au niveau de la M3. Un petit processus post-orbital est présent sur l'arcade zygomatique. La cavité glénoïde est légèrement concave. Le processus post-glénoïde est court mais étendu transversalement. La face rostral du processus est orienté médio-rostralement (Planche 29B). Le processus post-glénoïde est orientée médio-rostralement. En vue dorsale le crâne est complètement écrasé et les sutures des os ne sont pas visibles. La constriction post-orbitale est faible et la cavité cérébrale est relativement large (Planche 29A).

Mandibule : La symphyse mandibulaire est longue et s'amincit dorso-ventralement fortement rostralement (Planche 30A-B). En vue dorsale la symphyse présente une légère constriction transversale au niveau du diastème. (Planche 30B) Le diastème canine-prémolaires est long. La symphyse se termine nucalement au niveau de la p4. Le corps mandibulaire est de taille constante sous la rangé dentaire (Planche 35A-C). Quatre foramens mentonniers sont présents sur la mandibule (Planche 30A). Le plus rostral est situé sous le diastème c-p2. Le second foramen est situé au niveau de la p2, le troisième au niveau de la p4 et le foramen le plus nucal est présent entre la m1 et la m2. L'*incisura vascularis* est très peu prononcée. L'angle mandibulaire est large mais n'est pas étendu ventralement. La fosse d'insertion pour le muscle ptérygoïde est fortement concave. Le bord de la mandibule est légèrement concave sous le condyle mandibulaire. Le condyle est étroit rostro-nucalement et étendu transversalement (Planche 30B). L'incisure mandibulaire est peu profonde et longue. Le processus coronoïde est haut et ne surplombe pas la m3.

Incisives : Pal058 (Planche 31H) est légèrement conique, peu concave lingualement et est interprété comme une incisive supérieure. Un fin bourrelet cingulaire souligne la partie linguale de l'incisive. Pal057 et Pal050 sont deux incisives inférieures isolées (Planche 31I-J). Les deux incisives sont spatulées avec une face linguale concave et une face labiale convexe. Une crête mésiale et distale descend du sommet de la dent jusqu'aux bords mésial et distal de la dent. Le cingulum est absent labialement et est très fin lingualement. Pal057 est plus grande que Pal050 et est interprétée comme une i2.

Canine : Les canines de grandes taille sont interprétées comme celles de mâles (Planche 31L-M). La racine des canines supérieures est large et courbe (Planche 31M). Une petite crête est présente mésialement et distalement et connecte le sommet de la canine au cervix. Un fin bourrelet de cingulum cercle le cervix de la canine sur tous les spécimens, excepté (Pal068)

Les canines de petite taille sont interprétées comme celle de femelles (Planche 31K). Les canines de femelles sont plus courte et moins courbes que celle des mâles. Les crêtes mésiales et distales sont moins saillantes. Les canines inférieures sont plus étendues distalement que les supérieures et présentent un "talon".

Dent supérieures : Aucun diastème n'a été préservé et la présence ou absence de la P1 est inconnue.

La P2 est triangulaire en vue occlusale (Planche 31A,C-D). Le parastyle est bas et sagittalement aligné avec le paracône et le métacône. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale et sont individualisés par un sillon labio-lingual. L'endoparacrista et l'endométacrista sont absentes sur tous les spécimens. La préprotocrista est orientée vers le parastyle mais ne rentre pas en contact avec l'ectolophe. Une courte entoprotocrista est présente sur Pal045 ainsi qu'un petit hypocône aplatis (Planche 31D). Le protocône et l'hypocône sont séparés par un sillon étroit. L'hypocône est absent sur tous les autres spécimens. Le cingulum est fin et présent labialement sous le parastyle et le métacône, sur le bord mésial et distal de la dent et est interrompu lingualement sous le protocône.

La P3 est quadrangulaire en vue occlusale (Planche 31A-C,E). Le parastyle est plus haut et large que sur la P2 est légèrement plus labial que le paracône. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale et légèrement plus distants que sur la P2. Le métacône est légèrement plus lingual que le paracône et est convexe labialement. Les dents ne présentent ni endoparacrista ni endométacrista. La préprotocrista joint l'ectolophe entre le parastyle et le paracône. Une courte postprotocrista ne rentrant pas en contact avec l'ectolophe est présente sur Pal033 et Pal035 (2/6) (Planche 31A,C). Une courte entoprotocrista émoussée est présente sur Pal033. Le cingulum est plus épais sur le bord mésial et distal, que sur la P2.

La P4 légèrement plus large que la P3. Le parastyle est un peu plus labial que sur la P3. Le

bord labial du métacône est aussi moins convexe sur Pal41 et Pal43. Pal035 présente une longue postprotocrista qui rejoint l'endométacrista (Planche 31A). Sur les autres spécimens la postprotocrista et l'endométacrista sont absentes (Planche 31B-C).

Sur Pal035 la M1 gauche est fortement déformée et comprimée (Planche 31A). Le parastyle est proéminent et est étendue labialement. Un ectostyle est présent sur deux M1 (Pal039 et PaL065), deux M3 (Pal 036 et Pal035) et est absent sur tous les autres spécimens. Labialement le métacône est relativement plat avec une petite convexité centrale. L'endoparacrista est longue, très peu saillante, et présente sur tous les spécimens, excepté Pal039 (Planche 31F). Sur les M3 l'endoparacrista est plus courte. Un petit paraconule totalement fusionné dans le protolophe est présent sur Pal035 et Pal039 (2/8)(Planche 31A,F). La préprotocrista présente un léger « notch » sur Pal039 (Planche 31F). Le cingulum est présent sur le bord mésial et distal, ainsi que sous le métacône et le parastyle. Lingualement le cingulum est interrompu sous les cuspides linguales. La M3 est plus triangulaire avec un parastyle moins mésial mais plus labial.

Dents inférieures : La p1 est absente. La p2 est ovale en vue occlusale. Le protoconide est central, haut et est la seule cuspide du trigonide. Un large paraconide est présent sur Pal030 (Planche 32B-C). Distalement le protoconide est prolongé par une postprotocristide saillante dirigée vers le bord disto-lingual de la dent. L'hypoconide est bas et est légèrement labial. Un petit entoconide est présent sur Pal009 et Pal028 .

La p3 présente un talonide plus large. Le protoconide et le métaconide sont jumelés. Le métaconide est légèrement plus distal que le protoconide. Le paraconide est absent sur tous les spécimens. La préhypocristide rejoint le protolophide au niveau de la jonction protoconide et métaconide. Un entoconide de taille similaire à l'hypoconide et jumelé est présent sur Pal009, Pal025 et Pal027 (Planche 32A,J).

La p4 est plus rectangulaire en vue occlusale avec un trigonide et un talonide de largeur

similaires (Planche 32K). Le protoconide et le métaconide sont plus distants et mieux différenciés sur tous les spécimens. L'entoconide est présent sur tous les spécimens, excepté Pal008 (1/6) et est plus distant de l'hypoconide que sur la p3.

Tableau 34. Mesures (en mm) des dents de *L. c*f *leptorhynchum* 2 de Naples/Teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 2 of Naples.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	3	12.6	13.5	13	0.47	3.95
P2W	3	12.1	13.8	13	0.86	7.17
P3L	7	13.1	16.8	15.4	1.34	9.01
P3W	6	15.5	19.4	17.8	1.34	7.84
P4L	6	14.3	18.2	16.3	1.35	8.62
P4W	6	17.1	21.7	20.2	1.6	8.28
M1L	5	21.4	23.5	22.6	0.96	4.45
M1W	6	19	25.9	23.7	2.6	11.43
M2L	4	25.8	26.8	26.4	0.42	1.69
M2W	4	25.5	27.7	26.6	1.14	4.53
M3L	6	23.9	28.4	26.6	1.77	6.94
M3W	6	28.2	33.8	30.9	2.02	6.8
p2L	9	11.7	14.3	12.9	0.8	6.39
p2W	8	6.7	9.7	8.5	1.02	12.3
p3L	10	14	18	15.4	1.17	7.78
p3W	11	7.3	12.1	10.3	1.35	13.37
p4L	7	15.7	18.3	16.5	0.91	5.71
p4W	6	11.4	13.8	12.1	0.92	7.94
m1L	8	16.7	24.2	20.5	2.19	11.04
m11W	9	13.4	16.1	14.2	0.81	5.88
m2L	9	22	25.6	23.9	1.57	6.76
m2W	9	14.6	16.8	15.7	0.68	4.48
m3L	9	31.6	35.7	33.4	1.21	3.73
m3W	13	15.3	18	16.5	0.78	4.85

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

Les molaires sont rectangulaires et présentent une morphologie bilophodonte. Les m1 de

Pall008 et Pal009 ont été fortement comprimées et déformées mésio-distalement (Planche 32A). Les deux dents présentent des fractures au niveau du contact avec la m2 qui déchausse légèrement la m1. La postectométacristide est très courte et réduite en une fine arête sur le bord distal du métacône (Planche 32N-O). La postectométacristide est visible sur 50 % des m2 (3/6) et 36 % (4/11) des m3. La préentocristide est courte mais présente sur tous les spécimens. La préhypocristide est dirigée vers le centre du protolophide. Sur toute les m1 la vallée talonienne est fermée par la préhypocristide. Sur les m2 la préhypocristide est plus courte et ne contacte le protolophide que sur 66 % des spécimens (4/6). Sur la m3 le contact est visible sur 55 % des spécimens (6/11). L'hypoconulide est large et haut. Une petite préhypocristulide émoussée est présente sur Pal009, Pal011 et Pal013 (Planche 32A,M). Deux petits bourgeons accessoires sont présents sur Pal011, Pal012 et Pal013.

Prémolaires déciduales : La dp3 est étroite et molariforme (Planche 32H). Le paraconide est absente et la préprotocristide rejoint le métaconide. La postectométacristide est absente. La préhypocristide rejoint le protolophide en son milieu. La préentocristide est relativement plus longue que sur les molaires.

La dp4 est plus longue et large que la dp3 (Planche 32F). La postectométacristide est absente. Les deux lophides sont plus distants et la préhypocristide plus courte n'entre pas en contact avec le protolophide. La préentocristide est moins saillante que sur la dp3.

Tableau 35. Mesures (en mm) des dents déciduales de *L.* cf *leptorhynchum* 2 de Naples/Deciduous teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 2 of Naples.

Pal010	Length	Width
dp3	16.2	8.9
Pal022	Length	Width
dp4	17.7	10.9

Comparaison et attribution

Le lophiodontidé de Naples est l'un des plus petits *Lophiodon*, (Tab 35, Planche 17-18) mais reste plus grand que *L. baroensis* et *L. corsaensis*, ainsi qu'*Eolophiodon* et *Lophiaspis*. La distribution de la taille des spécimens recoupe celle de *L. remense, L. glandicus* et la limite basse de *L. leptorhynchum*. La taille des spécimens de Naples correspond aussi à celle du *L*. sp de Mas de Piquet. Sa petite taille le distingue de *L. tapirotherium*, *L. eygalayense* et *L*. aff. *eygalayense*.

Les P2 moins comprimées labio-lingualement avec un paracône et métacône plus individualisés, ainsi que la symphyse mandibulaire se terminant au niveau de la p4 distinguent le lophiodontidé de Naples de *Eophiolodon* et *Lophiaspis*. De plus, le paraconule est absent sur la majorité des spécimens, et lorsque il est présent est de petite taille.

Le lophiodontidé de Naples se distingue de *L. baroensis* par une P2 présentant des cuspides labiales plus différenciées, une symphyse relativement plus longue et étroite dorso-ventralement et par des prémolaires inférieures avec un talonide plus large et des molaires inférieures moins étroites labio-lingualement.

Certains spécimens de Naples présentent une préhypocristulide, décrite comme diagnosique pour *L. glandicus* (Astre 1960). Cependant, le petit entoconulide, présent sur ce taxon, est absent sur le lophiodontidé de Naples. De plus, la préhypocristulide est aussi polymorphe sur *L. parisiense*, *L. leptorhynchum* (Astre, 1960 ; voir chapitre 4.3.1) et n'est donc pas suffisante pour attribuer le lophiodontidé de Naples à *L. glandicus*.

Le lophiodontidé de Naples présente de nombreuses affinités avec *L. leptorhynchum* et sa taille recoupe celles des plus petits individus de La Livinière 1 (Planche 17-18). Le lophiodontidé de Naples présente notamment la longue symphyse étroite dorso-ventralement caractéristique du taxon (Planche 30; Depéret, 1907). La morphologie des dents jugales est aussi similaire à celles du *Lophiodon* de La Livinière 1 sur la plupart des caractères. Le lophiodontidé de Naples ne diffère de *L. leptorhynchum* de la Livinière 1 que par une tendance à la molarisation plus importante avec des

cônules supplémentaires sur les prémolaires de nombreux spécimens, absent sur l'assemblage de La Livinière 1 (Planche 21). Cependant, ce polymorphisme est présent, dans une moindre mesure, sur le *L. leptorhynchum* d'Aumelas, et sur d'autres assemblages fossiles rapprochés comme le *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2. De plus, les prémolaires déciduales inférieures du lophiodontidé de Naples se distinguent de celles des autres *Lophiodon* par une absence de postectométacristide sur la dp3 (Butler 1952; Vautrin et al., soumis). Cette absence de postectométacristide n'est présente que sur CES4224 rapproché par Depéret de *L. leptorhynchum* (1907) et sur le *L. leptorhynchum* d'Aumelas (voir chapitre 4.3.3).

Enfin, le paraconule présent sur le lophiodontidé de Naples n'est conservé que sur *L. leptorhynchum* à l'intérieur du clade *Lophiodon*.

Ainsi, ces affinités mandibulaires et dentaires rapprochent le lophiodontidé de Naples de *L. leptorhynchum* de La livinière, malgré sa petite taille. Cependant, la symphyse de la mandibule étant tronquée rostralement, l'alignement rostro-nucal diagnosique des incisives n'est pas observable et ne permet pas de confirmer une attribution certaine à *L. leptorhynchum*. De plus, le lophiodontidé de Naples différant de *L. leptorhynchum* par son dégré de molarisation plus important et par sa taille plus réduite, il est attribué provisoirement à *L.* cf. *leptorhynchum* 2.

Site : Mas de Gimel (MP10)

Matériel : Le matériel est constitué de 15 dents isolées. La liste complète est résumée dans l'annexe 1

Description :

Incisives : Les incisives supérieures (UM-MGL524, UM-MGL527) sont coniques. Deux petites crêtes joignent le sommet de l'incisive et le bord mésial et distal de celles-ci. Le cingulum est très fin et cercle le bord lingual de la dent. Le cingulum est légèrement plus épais distalement.

Les incisives inférieures sont triangulaires en vue labiale et sont spatulées. Leur face labiale est légèrement convexe et leur face linguale plus concave. Le cingulum est très fin labialement. Le cingulum est plus épais lingualement et cercle le cervix de l'incisive.

Dents supérieures : Les P2 sont triangulaires avec un paracône et un métacône jumelé (Planche 33A). Les deux cuspides de tailles égales sur UM-MGL530 et sagittalement alignées. Sur UM-MGL531 le métacône est plus petit que le paracône (Planche 33A). La dent ne présente pas de sillon labio-lingual entre le paracône et le métacône. La préprotocrista ne rejoint pas l'ectolophe sur UM-MGL530 et est absente sur UM-MGL531 (Planche 33A). Les P2 ne présentent pas de postprotocrista.

Les P4 sont quadrangulaires en vue occlusale (Planche 33B-C). Le paracône et le métacône sont distants, de même taille, convexe labialement et le métacône est situé plus lingualement que le paracône. L'endométacrista est absente sur UM-MGL533. Sur UM-MGL532 un métaconule est présent sur le bord lingual du métacône à l'extrémité de l'endométacrista (Planche 33B). La postprotocrista est absente sur les deux spécimens.

Les molaires sont quadrangulaires en vue occlusale, avec un parastyle proéminent formant une projection labiale. Les M1 et les M2 présentent la même morphologie et ne sont différentiables que par leur taille (Planche 33D-E). Le métacône est plat labialement. L'endoparacrista est longue et saillante. Labialement un petit ectostyle est présent. Le paraconule est absent sur tous les spécimens, excepté UM-MGL535 (Planche 33F). Le paraconule est très petit, totalement fusionné au lophe, et n'est discernable que par un léger bombement. Le protolophe ne présente aucun sillon ou encoche sur tous les spécimens. Les M3 sont triangulaires en vue occlusale avec un parastyle très projeté labialement. Sur UM-MGL535 l'endoparacrista est absente.

Dents inférieures : La p4 n'est représentée que par le lophide mésial. Le protoconide et le

métaconide sont de taille égale. Les deux conides sont distants. Le métaconide est légèrement plus distal que le protoconide.

Les molaires inférieures sont rectangulaires et bilophodontes. Le métaconide est absent sur UM-MGL521 et ne permet pas de décrire la postectométacristide (Planche 33G). La préhypocristide est longue et rentre en contacte avec le protolophide. Une courte préentocristide est présente.

Sur la m3 (UM-MGL522) l'hypoconulide est très large et présente deux bourgeons accessoires (Planche 33H). Mésialement, l'hypoconulide n'est pas prolongé par une préhypocristulide.

Tableau 36. Mesures (en mm) des dents de *L. c*f *leptorhynchum* 2 de Mas de Gimel/Teeth measurements (in mm) of *L.* cf *leptorhynchum* 2 of Mas de Gimel.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	2	12.9	14.9	13.9	1.41	11.45
P2W	2	13	15.9	14.5	2.05	15.96
P3L	-	-	-	-	-	-
P3W	-	-	-	-	-	-
P4L	2	15.7	16.5	16.1	0.57	3.95
P4W	2	19.5	20.2	19.85	0.49	2.81
M1L	4	20	21.1	21,35	1,96	9,75
M1W	4	20.6	23.2	21,85	1,39	6,76
M2L	1	29.8	29.8	29.8	-	-
M2W	1	29.6	29.6	29.6	-	-
M3L	1	26.7	26.7	26.7	-	-
M3W	1	30.9	30.9	30.9	-	-
m2L	2	21.5	25.8	23.7	3.04	14.46
m2W	2	12.6	16.6	14.6	2.83	21.79
m3L	-	-	-	-	-	-
m3W	1	18.2	18.2	18.2	-	-

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

Comparaison et attribution

Le matériel de Mas de Gimel présente une taille similaire à celle du matériel de *L.* cf. *leptorhynchum* 2 de Naples (Planche 17-18). La morphologie dentaire est identique entre les spécimens des deux sites. Le lophiodontidé de Mas de Gimel ne diffère que par un hypoconulide de plus grande taille, et par une endométacrista plus épaisse sur une P4. Le matériel de Mas de Gimel est très fragmentaire. Au vu de la proximité entre les deux localités de Mas de Gimel et Naples, et de la grande ressemblance entre les spécimens, le lophiodontidé de Mas de Gimel est interprété comme un *L.* cf. *leptorhynchum* 2 à l'instar du lophiodontidé de Naples.

4. Le *Lophiodon tapirotherium* de Saint Martin de Londres

Lophiodon tapirotherium Desmaret, 1822

Synonyme :

- 1804 Petit Tapir fossile Cuvier ; p.133, pl III, fig 1 ; p1 IV, fig 1
- 1804 Rhinoceros uncore Cuvier; p. 46, pl V, fig 2
- 1812 Petit tapir fossile Cuvier; p. 11, p1 III, fig 1, p1 IV fig 1; p. 13, p1 VII fig 1, 2
- 1822 Espèce moyenne d'Issel Cuvier; p 117, p1 I, fig 1, p1.II, fig 1, p. 181, p1.III, fig 1,2, p. 182, pl 1. VIII, fig 6.
- 1822 Grande espèce d'Issel Cuvier; p. 186, pl III, fig 3
- 1822 *Lophiodon tapirotherium* Desmaret; p 407
- 1829 *Lophiodon isselense* nov.sp; Fischer p. 413
- 1848-1852 *Lophiodon isselense* Gervais ; p. 54, p1.XVIII, fig 2,3
- 1888 *Lophiodon isselense* Filhol ; p.81, p. 86, p. 89, p. 91, pl II, fig 1, 2, ; pl III, fig 1,2; pl

pl IV ; pl XVII, fig 8 ; XX, fig 1,3

- 1888 *Lophiodon isselense* variété *tapirotherium* Filhol ; p.96, pl.I
- 1903 *Lophiodon isselense* Stehlin; p113
- 1909 *Lophiodon isselense* Stehlin ; p 489
- 1921 *Lophiodon isselense* Depéret 1910 ; p568, 569, 570
- 1960 *Lophiodon isselense* ; Astre, p 1-223
- 1964 *Lophiodon filholi* nov.sp. Fischer ; p. 64
- 1966 *Lophiodon isselense* Savage et al. : p 19
- 1971 *Lophiodon tapirotherium* Jaeger; p 98
- 1976 *Rhinolophiodon isselense* nov gen, nov sp Dedieu; p.28 pl I,
- 1976 *Lophiodon tapirotherium* Dedieu ; p 50-53
- 1977a *Paralophiodon* nov gen *isselensis* Dedieu ;
- 1977b *Paralophiodon isselensis* Dedieu ; p 33. fig 1-4
- 1988 *Lophiodon* cf. *tapirotherium* Crochet et al., p 430
- 1997 *Lophiodon tapirotherium* Checa Soler ; p 184
- 2009 *Lophiodon isselanum* Holbrook, p fig, 6-9, 12
- 2011 *Lophiodon tapirotherium* Labarrère et Montenat, p 153
- 2014 *Lophiodon isselensis* Koeningswald, p 165
- 2015 *Paralophiodon isselense* Robinet et al. ; p 3136
- 2015 *Lophiodon tapirotherium* Robinet et al. ; p 31-36
- 2018 *Lophiodon tapirotherium* Godinot et al., ; p 313

Diagnose émendée d'après Dedieu (1976) : Lophiodon de taille moyenne. Prémolaires de grande taille et à tendance submolariforme. Parastyle conique et fort sur les molaires supérieures. Absence de paraconule. Métacône peu bombé labialement Cingulum épais.

Diagnose différentielle : Plus grand que *L. remense*, *L. leptorhynchum*, *L. baroensis* et *L. corsaensis*. Plus petit que *L. tapiroides*, *L. cuvieri*, *L. rhinocerodes* et *L. lautricense*. Diffère des autres espèces de *Lophiodon* par un cingulum épais. Diffère de *L. leptorhynchum, L. baroensis* et *L. remense* par des prémolaires de plus grande taille. Diffère de *L. tapiroides* par des métacônes moins convexes sur les molaires. Diffère de *L. leptorhynchum* par une symphyse plus courte et large et par des incisives alignées transversalement.

Holotype : MNHN EBA 33,Mandibule de juvénile (Figuré dans Cuvier 1822, p.117 pl I, fig 1, pl II, fig 1 ; Coll. MNHN. Paris)

Paralectotype : MNHN EBA 36, Fragment d'hémi-mandibule droite portant la m3 (Figuré dans Cuvier 1822, pl I; III, fig 1,2 ; coll.MNHN. Paris)

Distribution stratigraphique : Issel (MP11), Bouxwiller (MP13), Carcassonne (MP13 ?), Pech Mary, Carcassonne (MP13 ?), Château Gaja (MP13 ?), Saint Martin de Londres (MP13 ?), Trèbes (MP13?), Lissieu (MP 14), Villepinte (MP11-M14?)

Site : Saint Martin de Londres (MP13 ?)

Matériel : Le matériel est constitué d'un crâne et d'une dizaine de dents isolées (voir annexe 1)

Description :

Crâne : Le crâne de Saint Martin de Londres est préservé ventralement. La partie antérieure

du rostre et la partie dorsale du crâne est endommagée et manquante (Planche 34A).

En vue ventrale le palais est large et relativement plat. Un foramen palatin est présent au niveau de la partie distale de la M2. Un deuxième foramen palatin postérieur est présent plus nucalement, au niveau de l'hypocône de la M3. Les choanes s'ouvrent rostralement au niveau de la M3. Le palais est fortement bombé au niveau de l'ouverture des choanes (Planche 34A). Le bord mésial des choanes n'est pas cerclé par un torus. Le foramen infra-orbital est large et s'ouvre dorsalement à la P4. Le bord antérieur des orbites est situé dorsalement à la jonction M1-M2. Les arcades zygomatiques prennent naissance au niveau de la M2. Les arcades sont hautes et fines comme sur les autres *Lophiodon* (Robinet et al., 2015). La base du processus post-orbitaire du jugal est visible sur l'arche droite. L'extrémité distale du jugal ne rentre pas en contact avec la cavité glénoïde. L'arcade zygomatique s'élève nucalement. Le bord dorsal de la partie nucale de l'arcade zygomatique est situé légèrement plus dorsalement que le bord dorsal de l'orbite. Les « *ptérygoid lamina »* sont hautes et fines avec un espace interptérygoïde étroit (Planche 34A). L'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde, ou foramen alaire craniaux, s'ouvre juste rostralement aux crêtes du ptérygoïde (Planche 34A). La cavité glénoïde est relativement plate comme sur les autres *Lophiodon* (Holbrook, 2009) et contrairement à *Lophiaspis maurettei* et le *E*. nov. sp. B (Vautrin et al., in prep, Chapitre 3). La cavité glénoïde est de forme ovale, légèrement comprimée rostro-nucalement et est orientée rostro-latéralement. Les processus post-glénoïdes sont longs médio-lateralement et orientés comme pour les autres Lophiodontidae (Holbrook, 2009 ; Planche 34B). Le foramen post-glénoïde est absent comme sur les autres espèces de *Lophiodon* (Holbrook, 2009). Le processus post-tympanique et post-glénoïde ne sont pas joint et le méat auditif externe est ouvert ventralement. Le méat auditif est large rostro-caudalement. Les processus tympaniques, ainsi que les processus paraoccipitaux sont brisés. Cependant le processus tympanique incomplet droit s'étend aussi ventralement que le processus post-glénoïde et les processus tympaniques devaient être plus long à l'instar d'*Eolophiodon* (Robinet et al., 2015). Le foramen ovale est large et s'ouvre rostro-

caudalement médialement du processus post-glénoïde (Planche 33B). Le foramen *laceratum* s'ouvre nucalement. Les deux foramens sont séparés par l'os alisphénoïde (Planche 34B). L'ectotympanique est épais, est étendu en une plate-forme osseuse rostralement et médialement qui recouvre le pétreux et est fermement attaché au crâne (Planche 34B). Cette morphologie de l'ectotympanique est similaire à celle de *Litolophus* (Holbrook, 2001). Chez les cératomorphes basaux, l'ectotympanique est plus fin en forme de fer-à-cheval et est faiblement attaché au reste du crâne et ne recouvre pas le pétreux (Radinsky, 1965; Holbrook, 2001). Le basioccipital est fortement renflé et présente une fine crête. Les condyles occipitaux sont très étendus transversalement et peu ventralement.

Incisives : Les incisives supérieures sont coniques comme les chez les autres *Lophiodon* (Radinsky, 1965). Les incisives sont fortement convexes labialement et légèrement concaves lingualement. Le cingulum est absent labialement mais cercle le bord lingual des incisives. Une crête prolonge mésialement et distalement le sommet de l'incisive et rejoint le bord mésial et distal de la dent. I1 est légèrement plus grande que I2. I3 est trop fragmentaire pour en estimer la taille.
Les incisives inférieures sont coniques et non spatulées. UM-SMF79 et UM-SMF92 sont petites et comprimés labio-lingualement et son interprétées comme des i1 ou i2. Le cingulum lingual est plus épais que sur les incisives supérieures et présente des ridulations. UM-SMF89 est plus grande et plus caniniforme. La dent est fortement étendue distalement et forme un "talon " bordé de cingulum et est très semblable à celle de *L. leptorhynchum* (Filhol, 1888; Depéret, 1907).

Canine supérieure : La canine est de grande taille et fortement usée sur sa face mésiale (Planche 35K). Un bourrelet cingulaire est présent au niveau du cervix de la dent sur toute la face médiale. La canine ne présente pas de crête distale. La racine est longue et large médio-latéralement et est peu courbe.

Dents supérieures : La partie linguale de la P2 est large mésio-distalement donnant un contour quadrangulaire à la dent (Planche 35A). Le parastyle est petit, moins de la moitié du paracône, et peu désolidarisé du paracône. Le paracône et le métacône sont hauts et fortement convexes, de taille sub-égale et alignés sagittalement sur UM-SMF180. Sur UM-SMF218 le métacône est légèrement plus linguale. Les deux cuspides labiales sont proches mais sont différenciées par un sillon labio-lingual. Une endométacrista est présente sur UM-SMF218 mais est absente sur UM-SMF180. La préprotocrista est saillant et longue et se connecte à l'ectolophe (Planche 35A). Le spécimen ne présente pas de postprotocrista. Une petite entoprotocrista prolonge distalement le protocône sur UM-SMF180 (Planche 35A). Le cingulum est épais mésialement et distalement. Le cingulum est légèrement plus fin labialement mais n'est pas interrompu sur le bord lingual.

La P3 est totalement quadrangulaire en vue occlusale. Le paracône et le métacône sont plus distants que sur la P2. Les deux cuspides sont convexes labialement. L'endométacrista est absente. Un petit métaconule est présent sur le face linguale de la P3 sur UM-SFM180 (Planche 35A). La préprotocrista joint l'ectolophe entre le parastyle et le paracône. La P3 ne présente pas de postprotocrista ni d'endoprotocrista. Le cingulum mésial et distal est plus épais que sur la P2. Lingualement le cingulum s'amincit sous le protocône mais est continu (Planche 35A). Labialement le cingulum est plus distinct que sur la P2 et rejoint le cingulum mésial et distal.

La P4 est légèrement plus grande que la P3 mais est très similaire morphologiquement. Le paracône et le paracône sont légèrement plus distants. Le sillon lingual séparant les deux cuspides est plus marqué que sur la P3. Le métacône est légèrement plus lingual que sur la P3. Le métaconule est absent. Le cingulum est plus épais que sur la P3, notamment sur UM-SMF93 (Planche 35B).

Le parastyle est large, élevé et est légèrement plus étendu labialement que le paracône sur la M1. Mésialement le parastyle est étendu par une préparacristule orienté lingualement et qui joint la

partie distale de la postmétacrista de la P4. Distalement une courte postparacristule connecte le parastyle à la préparacrista. Le paracône est haut, large et fortement convexe. Une endoparacrista longue mais peu saillante est présente sur UM-SMF180. La face labiale du métacône est plate avec une légère convexité centrale. Un petit ectostyle est présent labialement entre le paracône et le métacône sur UM-SMF180 (Planche 35A). Le protolophe rejoint l'ectolophe mésialement au paracône. Le paraconule est absent sur tous les spécimens. Le métalophe est plus court que le protolophe et connecte l'ectolophe mésialement au métacône. Le cingulum est épais mésialement et distalement. Lingualement le cingulum est épais entre le protocône et l'hypocône et est interrompu sous les cuspides linguales.

La M2 présente une morphologie similaire à la M1 et ne s'en différencie que par une taille plus importante, un parastyle plus haut et localisé plus labialement avec une préparacristule orienté plus mésialement (Planche 35A,C). L'ectostyle est présent sur la M2 de UM-SMF180 et UM-SMF226 mais est absent sur UM-SMF207, UM-SMF212 et UM-SMF208.

Les M3 sont de taille sub-égale aux M2. Le parastyle de la M3 est étendu plus labialement que sur la M2 et le métacône est plus lingual donnant à la M3 une forme triangulaire. Contrairement aux M2, aucune M3 ne présente d'ectostyle. Le spécimen UM-SMF226 présente une endoparacrista marquée qui est absente sur les autres spécimens.

Dents inférieures : La p2 est rectangulaire en vue occlusale avec un talonide aussi large que le trigonide (Planche 35F). Le protoconide est la seule cuspide du trigonide. Le protoconide est haut, large et centralement placé. La dent ne présente pas de paraconide. La postprotocristide est saillante et orientée caudo-lingualement et rejoint le bord lingual de la dent. L'hypoconide est bas et légèrement labial. La posthypocristide est orientée lingualement mais ne rejoint pas le bord de la dent. Un petit entoconide est présent au niveau de l'extrémité de la posthypocristide (Planche 35F). Le cingulum est épais sur le bord mésial, labial et distal de la dent mais est absent lingualement.

La p3 (UM-SFM220) est rectangulaire en vue occlusale avec un talonide et un trigonide de largeurs égales. Un petit paraconide est présent à l'extrémité de la préprotocristide (Planche 35G). Le protoconide et le métaconide sont de taille égale et sont proches mais non jumelés. Le métaconide est légèrement plus distal que le protoconide. L'hypocône est bas et situé disto-labialement. La préhypocristide rejoint le protolophide entre le protoconide et le métaconide. La posthypocristide rejoint le bord lingual de la dent. L'entoconide est absent sur la p3. Le cingulum est épais labialement, particulièrement sous l'hypoconide et s'amincit sous le protoconide.

La p4 est plus large avec un talonide plus large que le trigonide (Planche 35I). Le paraconide est absent et la préprotocristide rejoint le bord mésial du métaconide. Le protoconide et le métaconide sont plus distants. Contrairement à la p3 un entoconide est présent disto-lingualement. La posthypocristide est plus haute et saillante que sur la p3 et rejoint le bord labial de l'entoconide. Le cingulum présente une morphologie et une distribution similaire à la p3.

UM-SMF219 est une m1 ou une m2 quadrangulaire et bilophodonte. Le protolophide et l'hypolophide sont parallèles et légèrement obliques. La dent est fortement usée et la prémétacristide et postectométacristide ne peuvent être décrite. La préhypocristide est orientée vers le centre du protolophide et le rejoint à sa base. Une petite préentocristide usée est présente rostralement à l'entoconide. Le cingulum est épais sur le bord labial de la dent et sur le bord distal. Le cingulum est absent lingualement.

La m3 présente une préprotocristide courbe qui rejoint le bord mésial du métaconide. Une postectométacristide proéminente mais usée, prolonge distalement le métaconide. La préhypocristide est légèrement plus labiale que sur la UM-SMF212, et entre en contact avec le protolophide, fermant la vallée talonienne (Planche 35J). La préentocristide est saillante sur UM-SMF215 et plus effacée sur UM-SMF80. L'hypoconulide est large et haut et ne présente ni bourgeon auxiliaire ni préhypoconulide. La distribution du cingulum est similaire à celle de UM-SMF212.

Tableau 37. Mesures (en mm) des dents de *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres/Teeth measurements (in mm) of *L. tapirotherium* of Saint Martin de Londres.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	3	17.3	18.4	18	0.61	3.66
P2W	2	22.2	23.3	22.8	0.78	3.85
P3L	1	18.6	18.6	18.6	-	-
P3W	1	25.7	25.7	25.7	-	-
P4L	2	19.5	20.4	20	0.64	3.59
P4W	2	26.3	27.6	27	0.92	3.84
M1L	2	26.6	28.8	27.7	1.56	6.32
M1W	2	26.5	26.8	26.7	0.21	0.9
M2L	4	32.5	34.7	33.9	1.05	3.28
M2W	4	31.6	32.6	32.2	0.43	1.44
M3L	5	29.9	33.4	31.6	1.36	4.52
M3W	5	33.5	36.3	35	1.12	3.37
p2L	1	16.9	16.9	16.9	-	-
p2W	2	12.6	13	12.8	0.28	2.49
p3L	1	19.6	19.6	19.6	-	-
p3W	1	15.1	15.1	15.1	-	-
p4L	3	22.5	24.5	23.8	1.15	5.25
p4W	3	17.2	18.2	17.9	0.58	3.5
m1L	1	25.6	25.6	25.6	-	-
m11W	1	17.7	17.7	17.7	-	-
m2L	-	-	-	-	-	-
m2W	-	-	-	-	-	-
m3L	1	44.6	44.6	44.6	-	-
m3W	2	19.5	20.1	19.8	0.42	2.41

SD; standard deviation, CV; coefficient of variation

Prémolaires déciduales : La dP2 est fortement molariforme avec un protocône moins lingual que l'hypocône (Planche 35D). Le parastyle est large et haut. Le paracône et le métacône sont proches et peu différenciés. Le métacône est légèrement plus lingual que le paracône et est plat labialement. Le protocône et l'hypocône sont de taille similaire (Planche 35D). La préprotocrista

rejoint l'ectolophe sous le parastyle. La préhypocrista rejoint l'ectolophe sous le métacône et forme le métalophe. La dP2 ne présente ni paraconule ni endoparacrista. La dP2 présente 3 racines, les deux racines linguales étant fusionnées.

La dP3 est quadrangulaire en vue occlusale (Planche 35E). Le protocône et l'hypocône sont de taille égale et le protocône est légèrement moins étendue lingualement que l'hypocône. La dent est très molariforme et presque identique à la M1. Le paracône et le métacône sont distants. Un fort ectostyle est présent. Une petite endoparacrista est visible sous le paracône. La grande usure des lophes ne permet pas d'observer la présence/absence du paraconule. Le cingulum est marqué sur tout le pourtour mésio-distolingual et sous le métacône.

Tableau 38. Mesures (en mm) des dents déciduales de *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres/Deciduous teeth measurements (in mm) of *L. tapirotherium* of Saint Martin de Londres.

UM-SMF95	Length	Width
dP2	17.2	15.8
UM-SMF96	Length	Width
dP3	20.6	18.6

Comparaison et attribution :

Le lophiodontidé de Saint Martin de Londres est de taille moyenne, plus grand que *L. baroensis* et *L. glandicus* et légèrement plus grand que le *L.* cf *leptorhyncum* de La Rouviole 2 (Tab 37, Planche 17-18). Il est de taille similaire à *L*. aff. *eygalayense* et des plus grands spécimens de *L. leptorhynchum* d'Aumelas et La Livinière 1. Les dents supérieures du lophiodontidé de Saint Martin de Londres sont plus petites que celle de *L. tapirotherium* d'Issel (Planche 17). Cependant, les dents inférieures rentrent dans le spectre de variation de *L. tapirotherium*, qui est représenté par des spécimens plus nombreux (Planche 18).

La P2 du lophiodontidé de Saint Martin de Londres diffère des P2 triangulaires avec une partie linguale plus courte que celles de *L. leptorhynchum*, *L*. aff. *eygalayense*, *L. eygalayense* et *L.*

baroensis. Son contour quadrangulaire est similaire à celui de *L. tapirotherium* et des lophiodontidés plus récents et moralisés (Filhol 1888, Stehlin 1903, Sudre 1972). La P2 diffère aussi de *L. leptorhynchum*, *L. eygalayense* et *L. baroensis* par sa préprotocrista qui rejoint l'ectolophe comme sur *L. tapirotherium* et sur un spécimen (MNHN.RZ025) de *L.* aff. *eygalayense*. De plus, le paracône et le métacône sont plus distants sur la P2 que sur *L. leptorhynchum*, *L. baroensis* et *L.* aff. *eygalayense*, à l'instar de *L. tapirotherium*. Les prémolaires sont aussi de taille relativement plus importante en comparaison avec les molaires à l'instar de *L. tapirotherium* et contrairement à *L. leptorhynchum* (Filhol, 1888, Depéret, 1907). La dP2 et la dP3 sont aussi plus quadrangulaires que sur le *L.* aff. *leptorhynchum* d'Aumelas, avec un protocône plus large et ventral. La p2 est aussi plus large et rectangulaire que sur *L. leptorhynchum* et *L. baroensis*.

Le crâne du lophiodontidé de Saint Martin de Londres diffère de celui de *L.* aff. *eygalayense* par un palais plus large et par des processus post-glénoïde plus courts et larges rostro-caudalement. Le cingulum présent mésialement, distalement et lingualement sur les dents supérieures et labialement sur les dents inférieures est plus épais que sur *L. eygalayense* (Labarrère et Montenat, 2011), *L.* aff *eygalayense* (Godinot et al., 2018) et de *L. leptorhynchum* (Depéret, 1907) et non interrompu sous le protocône des prémolaires à l'instar de *L. tapirotherium* (Filhol, 1888).

L'ensemble de ces affinités dentaires et crâniennes permettent d'attribuer le grand lophiodontidé de Saint Martin de Londres à *L. tapirotherium*. Il en présente les caractères diagnosiques : cingulum épais, molaire submolariforme, fort parastyle sur les molaires et métacône plat ou faiblement bombé.

5. Les lophiodontidés indéterminés du sud de la France

5.1. Les lophiodontidés indéterminés du Minervois

Lophiodon sp. A

Site : La Rouviole 2 (MP10-MP15?)

Matériel : RVL2-24 fragment de mandibule portant la p3.

Description :

RVL2-24. La p3 est de grande taille, quadrangulaire en vue occlusale avec un talonide et un trigonide de largeurs sub-égales (Planche 36N). La dent ne présente pas de paraconide. Le protoconide et le métaconide sont jumelés. L'hypoconide est bas et placé centralement sur l'axe labio-lingual. La partie distale du talonide est tronquée et la présence/absence d'entoconide ne peut être observée. Le cingulum mésial et labial est relativement fin. Le cingulum est absent lingualement.

Tableau 39. Mesures (en mm) des dents de *L.* sp. A de La Rouviole 2/Teeth measurements (in mm) of *L.* sp. A of La Rouviole 2.

RVL2-24	Length	Width
p3	20	15.7

Comparaison et attribution :

RVL2-24 est significativement plus grande que les autres p3 trouvées à La Rouviole 2. Lorsque RVL2-24 est intégrée dans les calculs de coefficient de variation, on trouve un coefficient de 17,36 pour la largeur de la p3. Ce coefficient est plus élevé que ceux trouvés au sein des autres populations de lophiodontidés (Sudre, 1971; Vautrin et al., 2019) et indique la présence de plusieurs espèces ou morphes au sein de l'assemblage. Le corps mandibulaire préservé au-dessous de la p3

est aussi plus grand que sur les autres spécimens de La Rouviole 2. La taille de RVL2-24 rentre dans la distribution de *L*. aff. *eygalayense*, de *L. compactus* et de *L*. *tapirotherium* et leur morphologie sont similaires. Le cingulum est plus fin que sur le *L*. *tapirotherium* de Saint Martin de Londres et est similaire en épaisseur à celui retrouvé sur *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Cependant, le peu de matériel disponible ne permet pas une attribution précise. RVL2-24 est donc attribué à *Lophiodon*. sp. A.

Lophiodon sp. B

Site : Les combes (MP10-MP15?)

Matériel : LCB-1, P3-P4, ; LCB-8, phalange ; LCB-9, incisive ; LCB-10, P2

Description :

Incisives. LCB-9 est une incisive inférieure (Planche 36H-I). Sa couronne est triangulaire en vue mésiale. L'incisive est légèrement spatulée avec une face linguale légèrement convexe. Une crête mésiale et distale joignent le sommet de la dent. Un fin bourrelet de cingulum ridulé cercle le bord lingual de l'incisive.

Dents supérieures : La P2 est triangulaire en vue occlusale (Planche 36D). Le parastyle est bas et légèrement plus lingual que le paracône. Le paracône et le métacône sont de taille égale et alignés sagittalement. Les deux cuspides sont jumelées et ne sont individualisées que par la présence d'un léger sillon labial et lingual. Le métacône est légèrement convexe labialement. La dent ne présente ni endoparacrista ni endométacrista. La préprotocrista est séparée de l'ectolophe par un léger sillon. La postprotocrista est absente. Le cingulum est fin mais n'est pas interrompu sous le protocône. Labialement le cingulum est présent sous le parastyle et le métacône

La P3 est quadrangulaire en vue occlusale (Planche 36A). Le parastyle est sagittalement

aligné avec le reste de l'ectolophe. Le paracône et le métacône sont fortement convexes et alignés sagittalement. Les deux cuspides sont individualisées par large un sillon labial et lingual. La dent présente une endométacrista. La préprotocrista rejoint l'ectolophe entre le paracône et le parastyle. La dent présente une postprotocrista haute, saillante, qui rejoint l'endométacrista (Planche 36A). Le cingulum est relativement plus épais que sur la P2 mais s'efface sous le protocône.

La P4 est quadrangulaire et plus grande que la P3 (Planche 36A). Le parastyle est plus haut et légèrement plus labial. Le sillon séparant le parastyle et le paracône est plus large que sur la P3. Le métacône est légèrement plus lingual que le paracône. La dent présente une petite endoparacrista. Un petit cônule est présent à l'extrémité de l'endométacrista. Contrairement à la P3 la postprotocrista est absente. Le cingulum est plus épais que sur la P3.

Tableau 40. Mesures (en mm) des dents de *L.* sp. B des Combes/Teeth measurements (in mm) of *L.* sp. B of Les Combes.

LCB-10	Length	Width
P2	14	14.6
LCB-1	Length	Width
P3	15.3	17.8
P4	17.2	21.3

Phalange : LCB-8 est une phalange proximale indéterminée (Planche 36J-K). La phalange est courte et large. La partie dorsale et proximale de la phalange est détériorée. La surface d'articulation distale est légèrement déformée et enfoncée, accentuant la concavité en son centre. Le bord médial de la surface d'articulation est fracturé.

Comparaison et attribution :

La distribution de la taille des spécimens des Combes recoupe la distribution de *L. leptorhynchum* de La Livinière et les spécimens sont légèrement plus petits que *L.* aff. *eygalayense* (Planche 17). La P3 et la P4 sont notamment légèrement plus courtes labio-lingualement que sur *L.*

aff. *eygalayense* et présentent un aspect plus quadrangulaire. Cependant, le caractère très fragmentaire du matériel des Combes ne permet pas d'attribuer précisément les spécimens à l'un ou l'autre des taxons. En conséquence, le matériel des Combes est attribué à *Lophiodon* sp. B.

Lophiodon sp. C

Site : Les Mourgues (MP10-MP15)

Matériel : LMG-1, Palais avec P2-M3 P3-M3 ; LMG-2, m3 ; LMG-3, M2 ; LMG-4, P3 ; LMG-5, P2

Description :

Dents supérieures : LMG-5 est une petite P2 avec une partie linguale plus étroite que l'ectolophe donnant un contour triangulaire à la dent (Planche 36E). La P2 de LMG-1 est plus grande, avec une partie linguale plus large mésio-distalement et un contour plus quadrangulaire (Planche 36B). Le parastyle est petit et bas et est légèrement plus lingual que le paracône. Le paracône et le métacône sont de taille sub-égale et sont sagittalement alignés. Les deux cuspides ne sont individualisées que par un léger sillon labial. La préprotocrista ne contacte pas l'ectolophe. La postprotocrista est absent sur les deux spécimens. Une courte endoprotocrista est présente sur LMG-1. Le bassin occlusal est relativement large. Le cingulum est fin mésialement et s'élargit disto-lingualement.

La P3 est quadrangulaire en vue occlusale. Le parastyle est plus haut et est sagittalement aligné avec le paracône que sur la P2. Le métacône est de taille égale au paracône et est légèrement plus lingual. Les deux cuspides sont distantes et bien différenciées. Le bord labial du métacône est fortement convexe. La dent ne présente pas d'endométacrista et de postprotocrista (Planche 36B-C). Une petite endoprotocrista est présente sur LMG-1. Le cingulum est fin mésialement et distalement et est interrompu sous le protocône. Labialement le cingulum est présent sous le métacône et le

parastyle.

La P4 est légèrement plus grande labio-lingualement et plus large que la P3. Le métacône est légèrement convexe et est situé plus lingualement que sur la P3. Contrairement à la P3, il n'y a pas d'entoprotocrista sur la P4 de LMG-1. Le cingulum est légèrement plus épais que sur la P3 mais reste interrompu sous le protocône.

Le paraconule est totalement absent sur les molaires (Planche 36B,F). Le parastyle est très proéminent et forme une projection labiale sur la M1 et M2 et la M1 présente une silhouette similaire à la M2. Le métacône est relativement plat labialement et est légèrement incliné lingualement. Les deux cuspides labiales sont jointes par une centrocrista droite. Le cingulum est épais sous le métacône et forme un petit ectostyle. L'endoparacrista est très saillante sur la M2 (Planche 36B,F). L'endoparacrista ne prend pas son origine au niveau du sommet du paracône, mais sur le bord distal de la face linguale du paracône sur LMG-1 (Planche 36B). Le cingulum est présent mésialement et distalement mais est interrompu sous les cuspides linguales. Labialement le cingulum cercle le parastyle et le métacône.

La M3 est triangulaire en vue occlusale avec un parastyle fortement projeté labialement et peu mésialement. La postparacristule est plus courte que sur la M2. L'ectostyle est plus petit que sur la M1-M2. L'endoparacrista est courte mais saillante et prend naissance sur le bord lingual du paracône comme sur la M2.

Dents inférieures : La m3 est longue et étroite. Le protolophide et l'hypolophide sont obliques mais non parallèles (Planche 36G). L'hypolophide est légèrement plus incliné que le protolophide. Une très courte postectométacristide est présente sur le bord distal du métaconide. La préhypocristide est orientée vers le centre du protolophide, mais ne rentre pas en contact avec le lophide mésial. L'entoconide présente mésialement une courte préentocristide. Le talonide est légèrement plus lingual que le trigonide. L'hypoconulide est haut et large. Le cingulum est fin

mésialement et labialement. Le cingulum s'amincit et disparaît sous les conides labiaux.

Tableau 41. Mesures (en mm) des dents de *L.* sp. C des Mourgues/Teeth measurements (in mm) of *L.* sp. C of Les Mourgues.

	N	Min	Max	Mean	SD	CV
P2L	2	12.2	14.5	13.4	1.63	13.71
P2W	2	13.2	16.2	14.7	2.12	16.23
P3L	3	15.2	16.6	16	0.71	4.81
P3W	3	19	20.3	19.7	0.67	3.66
P4L	2	19.2	19.2	19.2	0	0
P4W	2	22.6	22.8	22.7	0.14	0.7
M1L	2	25.2	25.4	25.3	0.14	0.63
M1W	2	24.9	26.5	25.7	1.13	4.95
M2L	3	30.7	31.2	31	0.25	0.88
M2W	3	29.3	33.5	30.7	2.4	8.45
M3L	2	24.5	30	27.3	3.89	16.06
M3W	2	32.7	34.3	33.5	1.13	3.8
m3L	1	38	38	38	-	-
m3W	1	17.9	17.9	17.9	-	-

SD; standard deviation CV; coefficent of variation

Comparaison et attribution :

La taille du lophiodontidé des Mourgues recoupe celle de *L.* aff. *eygalayense*, *L. glandicus* et *L. leptorhynchum* (Planche 17-18). Le *Lophiodon* des Mourgues diffère de *L. glandicus* par l'absence de la préhypocristulide, présente sur le seul spécimen de ce taxa. La M1 du lophiodontidé des Mourgues est légèrement réduite comme sur *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Cependant, certains spécimens de *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de la Rouviole 2 présentent aussi une M1 réduite (voir chapitre 4.3.2). Cependant, LGM-1 diffère de *L. leptorhynchum* et *L.* aff. *eygalayense* par sa P2 plus quadrangulaire et par une endoparacrista ne prenant pas son origine sur le sommet du paracône. Cette origine distale de l'endoparacrista est un caractère que l'on retrouve sur les

spécimens de *L. buchsowillanum* des collections du GeiseltalMuseum. Cependant, le lophiodontidé des Mourgues diffère de *L. buchsowillanum* par l'absence de canine immédiatement antérieure à la P2, et donc par la présence d'un diastème canine-prémolaires. Or, ce caractère est diagnosique de *L. buchsowillanum* et écarte une attribution à ce dernier. De plus, LMG-1 diffère de *L. tapirotherium* qui présente aussi une P2 quadrangulaire par sa petite taille et par son cingulum lingual très fin. Le lophiodontidé des Mourgues diffère aussi du *L. medium* du bassin parisien par une taille plus réduite, des prémolaires moins moralisés et aux paracône et métacône plus rapprochés et par ses molaires aux parastyles plus proéminents et coniques (Godinot et al., 2018). Enfin, le lophiodontidé des Mourgues diffère du *L. parisiense* du bassin parisien par sa taille significativement plus petite et des prémolaires et molaires supérieures aux métacônes plats et non-convexes

L'ensemble des caractères présent sur le matériel des Mourgues ne permet pas d'identifier précisément le taxon. Le lophiodontidé des Mourgues est donc ainsi attribué à *Lophiodon* sp. C.

5.2. Les lophiodontidés indéterminés du Montpelliérain

Lophiodon sp. D

Synonyme :

- 1969 *Lophiodon tapirotherium* (=*remensis*) Hartenberger *et al*. ; p14
- 1970 *Lophiodon tapirotherium* (=*remensis*) Hartenberger *et al* ; p2

Site : Mas de Piquet (MP10)

Matériel : UM-MTP03 (m2 gauche)

Description :

UM-MTP03 est quadrangulaire en vue occlusale (Planche 36M) et est plus large labio-

lingualement que UM-MPT02 et UM-MTP04. Le trigonide et le talonide sont de largeurs identiques. Les deux lophides sont obliques et parallèles. Une petite postectométacristide saillante est présente. La préentocristide est absente. La préhypocristide est courte et ne rejoint pas le protolophide. Le cingulum est visible mésialement, distalement et labialement mais est peu épais.

Tableau 42. Mesures (en mm) des dents de *L.* sp. D de Mas de Piquet/Teeth measurements (in mm) of *L.* sp. D of Mas de Piquet.

UM-MPT03	Labial length	Mesial width
m2	22.7	15.4

Comparaison et attribution :

L'absence de contact entre la préhypocristide et le protolophide est un caractère que l'on retrouve principalement sur les m2 et le m3 chez les lophiodontidés et rarement au niveau des m1, sauf sur les formes les plus grandes et les plus récentes (Godinot et al., 2018). Cette absence de contact de la préhypocristide permet d'identifier cette dent isolée comme une m2. Sa taille est supérieure à celle de *L. baroensis* et *L. glandicus* et correspond à celle de *L. leptorhynchum* de la Livinière 1 et *L.* aff. *eygalayense*. UM-MTP03 est plus petite que les m2 attribué aux *L. tapirotherium* (Planche 18) et son cingulum labial est peu épais en comparaison.

Les dents inférieures portant très peu de caractères utiles pour discriminer les taxons, il est difficile d'attribuer une dent inférieure isolée à une espèce particulière. Tout au plus, peut-on écarter une attribution à *L. glandicus* et *L. baroensis* par leur petite taille et à *L. tapirotherium* qui présente un cingulum plus épais labialement. Le spécimen UM-MTP03 est donc attribué à *Lophiodon* sp D.

Lophiodon sp. E

Site : Le lien (MP10)

Matériel : UM-LLN30 M3 droite isolée

Description :

La M3 est triangulaire (Planche 36L)avec un parastyle large très étendu labialement et peu mésialement et avec un métacône court et plat situé très lingualement. La dent ne présente pas d'ectostyle. La partie linguale du paracône est très usée et l'endoparacrista est totalement effacée. Le protolophe est fortement usé et la présence/absence du paraconule ne peut être déterminée. Le cingulum est épais mésialement et labialement au parastyle. Lingualement le cingulum est très fin et est interrompu sous le protocône et l'hypocône.

Tableau 43. Mesures (en mm) des dents de *L.* sp. E du Lien/Teeth measurements (in mm) of *L.* sp. E of Le Lien.

UM-LLN30	Length	Width
M3	28.8	31.9

Comparaison et Détermination :

La taille de la dent du Lien est similaire à celle du *L. leptorhynchum* d'Aumelas et de la Livinière mais aussi de *L*. aff. *eygalayense* (Planche 17). Le contour triangulaire de la M3 et la présence d'une endoparacrista sont deux caractères considérés comme caractéristique de *L. leptorhynchum* (Dedieu 1976), mais qui sont polymorphes sur le *L. leptorhynchum* de La Livinière (Voir 4.3.1) et sur *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Une détermination précise n'est pas possible avec si peu de matériel. Le spécimen du Lien est donc attribué à *Lophiodon* sp E.

Lophiodon sp F

Synonyme :

- 1988 *Lophiodon* cf. *tapirotherium* Crochet et al., p 430

Site: Saint Martin de Londres (MP13)

Matériel : UM-SMF 71 (P2-P3 gauche)

Description :

UM-SMF 71 est un spécimen de lophiodontidé de petite taille retrouvé sur le site de Saint Martin de Londres. La morphologie dentaire correspond à des prémolaires définitives. La P2 est fortement endommagée (Planche 35L), mais la partie linguale de la dent est plus réduite mésio-distalement que la partie labiale. La P2 ne devait donc pas présenter un contour quadrangulaire, contrairement à UM-SMF90 (Voir 4.4). La P3 est aussi très endommagée. On notera que la dent ne présente qu'une cuspide linguale et que la postprotocrista est absente (Planche 35L).

Tableau 44. Mesures (en mm) des dents de *L.* sp. F de Saint Martin de Londres/Teeth measurements (in mm) of *L.* sp. F of Saint Martin de Londres.

UM-SMF71	Length	Width
P2	12.6	-
P3	14.5	-

Comparaison attribution :

La très petite taille du spécimen, l'absence de forme de taille intermédiaire et la différence de morphologie de la P2 justifient une séparation entre les deux formes de lophiodontidés de Saint Martin de Londres. UM-SMF71 est légèrement plus petit que le *L. leptorhynchum* de La Livinière, d'Aumelas et du *L.* cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2 et tombe dans la distribution de taille de *L.* cf. *leptorhynchum* 2 de Naples et de Mas de Gimel. Sa petite taille écarte une attribution à *L.* aff. *eygalayense.* Cependant, le matériel étant très fragmentaire et très réduit, une attribution précise n'est pas possible. Le matériel est donc attribué comme *Lophiodon. s*p F.

6. Diversité des lophiodontidés du Minervois au MP10-13

La description des lophiodontidés du Sud de la France du MP10-13 met en exergue le fort polymorphisme dentaire de ces derniers. Le polymorphisme dentaire avait déjà été observé sur *L.*

aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018) et sur *L. tapirotherium* (Filhol, 1888) mais ces nouvelles descriptions montrent que le polymorphisme est commun à tous les lophiodontidés du Lauragais, Minervois et Montpelliérain qui sont représentés par un grand nombre de spécimens. Ainsi *L. leptorhynchum* de La Livinière présente 23 caractères discrets polymorphes, *L. leptorhynchum* d'Aumelas et *L.* cf. *leptorhynchum* 2 de Naples présentent 20 caractères polymorphes et le*L.* cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2 présente 22 caractères polymorphes.

Les caractères polymorphes sont souvent identiques entre les lophiodontidés des différents assemblages (postprotocrista, endoparacrista, ectostyle, postectométacristide, etc), mais certains assemblages se distinguent par des caractères polymorphes originaux. *Lophiodon leptorhynchum* d'Aumelas présente un polymorphisme sur le degré de molarisation des spécimens, avec certains individus présentant des prémolaires plus molarisées avec un tubercule supplémentaire (hypocône ou entoconide), qui est totalement absent sur *L. leptorhynchum* de La Livinière. De même, les assemblages de *L. leptorhynchum* et *L.* cf. *leptorhynchum* (1 et 2) montrent un polymorphisme au niveau du paraconule des molaires supérieures qui est totalement absent sur *L. tapirotherium* et *L.* aff. *eygalayense* (Filhol, 1888, Godinot et al., 2018).

La présence de ce polymorphisme dentaire sur toutes les espèces de lophiodontidés connues par un grand nombre de spécimens, qu'elles soient basales comme les *Eolophiodon* (Vautrin et al., 2019, Chapitre 3), contemporaines de la radiation des Lophiodontinae, ou sur les espèces les plus récentes comme *L. lautricense* (Sudre, 1971; Vautrin et al., 2019) suggère que ce polymorphisme devrait être commun à l'intérieur de cette famille. Le matériel de comparaison des taxons présentant un grand nombre de spécimens hébergés dans les collections du GM et du NHB ,comme *Lophiodon remense* du Geiseltal (MP11-MP13), montre aussi un fort polymorphisme similaire à celui des lophiodontidés du Sud de la France. Ce polymorphisme a pu être pris en compte lors du codage des caractères des matrices phylogénétiques. Cependant, de futures études plus exhaustives sont nécessaires afin de déterminer l'ampleur exacte du polymorphisme sur tous les taxons de la famille.

Mettre en évidence ce polymorphisme dentaire est important car certains caractères utilisés précédemment pour distinguer les taxons sont eux-mêmes polymorphes sur la plupart des espèces. Par exemple la présence d'une postprotocrista est souvent utilisée pour différencier *L. leptorhynchum* et *L. remense* (Savage et al., 1966). Or, la postprotocrista est absente sur la majorité des spécimens de La Livinière et d' Aumelas. De même, bien que des prémolaires simples, sans postprotocrista, soient diagnosiques de *L. remense* (Savage et al., 1966) cette dernière est toujours présente sur quelques spécimens (Checa Soler, 1997). De même, la présence d'une endoparacrista fut l'un des caractères utilisés par Dedieu, 1976, 1977) pour différencier *Paralophiodon* et *Lophiodon*. Or, l'endoparacrista est polymorphe sur *Lophiaspis* (Vautrin et al., soumis), *Eolophiodon* (Vautrin et al., 2019), *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018), *L. lautricense* (Vautrin et al., 2019) et *L. leptorhynchum* de La Livinière et d'Aumelas. Ainsi, ce fort polymorphisme dentaire entraîne une diminution du nombre de caractères pertinents pour différencier les taxons de lophiodontidés.

De plus, la description des restes dentaires des lophiodontidés du Minervois met en évidence la forte ressemblance morphologique entre *L. leptorhynchum* et *L.* aff. *eygalayense*. Les deux espèces ont une morphologie dentaire presque similaire et dont le polymorphisme se recoupe. *Lophiodon* aff. *eygalayense* ayant été décrit comme différant de *L. leptorhynchum* par une p2 plus grande et une M3 relativement plus réduite (Godinot et al., 2018). Cependant, lorsque la variabilité intraspécifique de *L. leptorhynchum* de La Livinière et Aumelas est prise en compte, ces différences sont estompées. La p2 des *L. leptorhynchum* d'Aumelas sont seulement légèrement plus petites que celle de *L.* aff. *eygalayense* pour tous les spécimens, excepté UM-AUM51 qui présente un p2 aussi grande que celles des plus grands spécimens de *L.* aff. *eygalayense* (Planche 18A). De même, la distribution de la taille des M3 de *L. leptorhynchum* d'Aumelas et de *L.* aff. *eygalayense* se recoupent (Planche 17F). Seules les m3 inférieures de *L.* aff. *eygalayense* ont tendance à être plus longue que celle de *L. leptorhynchum*, mais les plus petites m3 de *L.* aff. *eygalayense* recoupent en

taille celles de *L. leptorhynchum* (Planche 18F). De même, *L*. aff. *eygalayense* et *L. eygalayense* sont caractérisés par une M1 de taille relativement réduite (Labarrère et Montenat, 2011; Godinot et al., 2018). Les *L. leptorhynchum* de La Livinière et Aumelas présentent bien des M1 proportionnellement plus grandes. Cependant, certains spécimens de La Rouviole 2 attribués à *L.* cf. *leptorhynchum* présentent aussi une M1 fortement réduite et certains spécimens de Naples présentent des M1 et m1 pathologiques, comprimées et fracturées ou partiellement déchaussées. Des pathologies similaires ont été décrites chez certains rhinocéros fossiles (Wood, 1938), des brontothères (Mihlbachler, 2008) ainsi que chez des chevaux modernes (Dixon et al., 1999, 2000) et pourraient avoir des causes développementales, rendant l'utilisation de ce caractère ambiguë. La taille a aussi été utilisée pour différencier le *L*. aff. *eygalayense* de Rouzilhac du plus petit *L. leptorhynchum* de La Livinière (Godinot et al., 2018). Cependant, les plus grands spécimens de *L. leptorhynchum* d'Aumelas recoupent en taille les plus petits spécimens de *L*. aff. *eygalayense* (Planches 17-18), rendant la détermination par la taille ambiguë, hormis pour les plus petits spécimens de *L. leptorhynchum*.

Ainsi, il est difficile de déterminer *L. leptorhynchum* et *L*. aff. *eygalayense* uniquement à partir de matériel dentaire sur certains grands spécimens, comme l'atteste la-non attribution des *Lophiodon* du Lien, de Mas de Piquet ou encore celui des Mourgues malgré un maxillaire complet. Les seuls caractères permettant de distinguer aisément les deux taxons sont situés au niveau de la symphyse avec *L. leptorhynchum* présentant une symphyse longue et étroite dorso-ventralement et des incisives alignées rostro-nucalement et non transversalement (Filhol, 1888; Depéret, 1907). Malheureusement, les symphyses mandibulaires sont beaucoup moins abondantes dans les gisements que le matériel dentaire. De même, les prémolaires de *L. leptorhynchum* présentent des caractères uniquement partagés avec CES4224 (*L*. aff. *leptorhynchum*) et qui les distinguent des autres lophiodontidés. La dp2 présente ainsi un métaconide et la postectométacristide est absente sur la dp3. Cependant, les prémolaires déciduales sont aussi peu abondantes dans les gisements et

les dp2 et dp3 sont inconnues sur *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018). Un effort de collecte important est donc nécessaire pour pouvoir différencier *L. leptorhynchum* de *L*. aff. *eygalayense*, qui n'est malheureusement pas toujours possible, comme en témoigne le nombre de spécimens des localités du Lien, des Combes et des Mourgues.

Les lophiodontidés sont cependant très diversifiés dans le sud de la France entre le MP10 et le MP13. Les descriptions exhaustives basées sur le matériel abondant des localités du Lauraguais, Minervois et Montpelliérain permettent de mettre en valeur les caractères non-polymorphes et utiles pour distinguer les taxons. Ces caractères sont synthétisés dans la diagnose graphique de la Planche 37. Entre le MP10 et le MP13 les lophiodontidés sont représentés dans la région du Lauragais/Minervois/Montpelliérain par :

- *Eolophiodon laboriense* présent dans la localité de Saint-Pierre (MP8+9-MP10?). Le taxon est caractérisé par :
    - Une petite taille (masse moyenne estimée entre 120 et 230 kg)
    - Une P2 petite et comprimée labio-lingualement avec un unique métacône
    - Une préprotocrista ne rejoignant pas l'ectolophe sur la P2
    - Un paracône et protocône proches sur la P3 et un ectolophe non creusé par un sillon lingual
    - Une P3 triangulaire en vue occlusale
    - Un métacône plat sur les prémolaires
    - Un paraconule distinct et de taille moyenne sur les molaires supérieures
    - Absence de métacône sur la dP2
    - Une symphyse mandibulaire se terminant au niveau de la p2
    - Des incisives alignées transversalement
    - Une boite crânienne petite et une constriction post-orbitale forte et caudale

- Un foramen post-glénoïde

- *Lophiaspis occitanicus* est présent dans la localité d'Issel (MP11) et dans la localité mal datée de Conques et Laure de Minervois (Stehlin, 1903 ; voir discussion). *Ls*. cf. *occitanicus* est présent dans la localité de Mas de Piquet (MP10). Le taxon est caractérisé par les caractères suivants :
  - Une petite taille (masse moyenne estimée entre 100 et 150 kg)
  - Une P4 présentant une postprotocrista et un métacône convexe
  - Un paraconule distinct et de grande taille sur les molaires supérieures
  - Absence de postectométacristide sur les molaires inférieures
  - Une symphyse mandibulaire se terminant au niveau de la p2.
- *Lophiodon tapirotherium* est présent dans la localité d'Issel (MP11), de Carcassonne, Pech Mary, Trèbes, Château Gaja, Villepinte et Saint Martin de Londres (MP13 ?). Le taxon est caractérisé par les caractères suivants :
  - Une grande taille (masse moyenne estimée entre 480 et 590 kg)
  - Un cingulum épais, notamment sur les prémolaires inférieures et supérieures
  - Une P2 large, à tendance quadrangulaire en vue occlusale
  - Un contact entre la preprotocrista et l'ectolophe sur la P2
  - Des prémolaires larges et de grande taille
  - Une absence de paraconule sur les molaires supérieures
  - Une dP3 et dP2 presque totalement molariforme
  - Une symphyse mandibulaire se terminant au niveau de la p3/p4
  - Une symphyse relativement courte et large dorso-ventralement et labio-lingualement.
  - Des incisives inférieures alignées transversalement sur la mandibule
  - Absence de foramen post-glénoïde

- *Lophiodon glandicus* est uniquement présent dans la localité d'Issel (MP11 ?) et est caractérisé par :
    - Une taille moyenne (masse moyenne estimée 190 kg)
    - Présence d'une préhypocristulide sur la m3
    - Présence de deux conulide sur la m3.
- *Lophiodon compactus* est restreint à la localité de Siran précédemment daté du MP15 (voir discussion générale) et est caractérisé par :
    - Une taille moyenne (masse moyenne estimée 330 kg)
    - Des préhypocristides hautes
    - Une symphyse relativement longue mais haute
- Le *Lophiodon*. aff. *eygalayense* est restreint à la localité de Rouzilhac (MP10b), et est caractérisé par :
    - Une taille moyenne (masse moyenne estimée 400 kg)
    - Une P2 triangulaire en vue occlusale
    - Des prémolaires relativement réduites
    - Une M1 de petite taille
    - Un cingulum fin sur les prémolaires et les molaires
    - Une absence de paraconule sur les molaires supérieures
    - Une symphyse mandibulaire se terminant au niveau p3/p4
    - Une symphyse peu étroite labio-lingualement et dorso-ventralement
    - Des incisives inférieures alignées transversalement
    - Un processus post-glénoïde haut et fin
    - Absence de foramen post-glénoïde
    - Une boite crânienne large et une constriction post-orbitale faible.

- *Lophiodon leptorhynchum* est présent sans ambiguïté dans la localité d'Aumelas (MP10-12), ainsi que dans les localités des Grès d'Aigne et du Lauraguais précédemment daté du MP15 de La Livinière, La Livinière 2, de Cesseras, Pépieux, Douzens Nord, Malves, Rivoire-Cazhilac et Trèbes. Les spécimens du Théron (MP10), de La Rouviole 2 (MP10-15?), La Rouviole 4 (MP10-15?), La Rouviole 6 (MP10-15?) sont aussi rapprochés de l'espèce et attribués à *L.* cf. *leptorhynchum* 1 et les lophiodontidés de Naples et Mas de Gimel (MP10) sont attribués à *L. cf. leptorhynchum* 2,. *Lophiodon leptorhynchum* est caractérisé par les caractères suivants :
    - Une taille petite à moyenne (masse moyenne estimée entre 220 et 320 kg)
    - Une P2 triangulaire en vue occlusale
    - Une préprotocrista ne rejoignant pas l'ectolophe sur la P2
    - Des prémolaires relativement réduites
    - Un paraconule distinct ou fusionné dans le protolophe sur les molaires supérieures sur une minorité de spécimens
    - Présence d'un métaconide sur la dp2.
    - Absence de postectométacristide sur la dp3
    - Une symphyse longue et étroite labio-lingualement et dorso-ventralement.
    - Des incisives inférieures alignées rostro-nucalement.
    - Absence de foramen post-glénoïde
    - Une boite crânienne large et une constriction post-orbitale faible.

À cela s'ajoute la présence de lophiodontidés non déterminés à Mas de Piquet (MP10), Le Lien (MP10), La Rouviole 2 (MP10-MP15 ?), les Combes (MP10-MP15 ?), Les Mourgues (MP10-MP15 ?), Saint Martin de Londres (MP13?) .

Plusieurs espèces de lophiodontidés sont présentes conjointement dans certaines localités. RVL2-24 documente la présence d'un lophiodontidé de grande taille sur le site de La Rouviole 2, probablement, *L*. aff. *eygalayense*, au côté de *L.* cf. *leptorhynchum* 1. De même à Saint Martin de Londres, UM-SMF 71 témoigne de la présence d'un petit *Lophiodon*. On retrouve cette association entre *L. leptorhynchum* et un *Lophiodon* de plus grande taille dans le site de Trèbes (Depéret, 1910). À la Livinière *L. leptorhynchum* est trouvé au côté du petit *Ls*. ? *Occitanicus.* Enfin à Mas de Piquet et Issel, *Ls*. cf *occitanicus* et *Ls. occitanicus* sont toujours retrouvés en présence d'autres lophiodontidés de plus grande taille. Cette co-occurence des différents lophiodontidés n'est cependant pas surprenante car la présence de multiple taxons de lophiodontidés ayant déjà été signalé dans d'autres localités en dehors du Sud de la France du MP10-13, comme Bouxwiller (Jaeger, 1971), Corsa inferior et Les Saleres en Espagne (Checa Soler, 1997), le Geiseltal (Fischer 1964, 1977), Egerkingen (Stehlin, 1903) et La Borie (Chapitre 3)

Chapitre 5 Analyses phylogénétiques

Le but de ce chapitre est de tester la position des lophiodontidés au sein des périssodactyles et d'étudier leurs relations intrafamiliales à la lumière du nouveau matériel abondant décrit dans les chapitres précédents et du polymorphisme observé. Hormis l'analyse phylogénétique de Robinet et al. (2015), les relations intrafamiliales des lophiodontidés ont peu fait l'étude d'analyses phylogénétiques précises et ont souvent été réduites au codage d'une seule espèce pour *Lophiodon*, *Lophiaspis,* et parfois *Paralophiodon* (Hooker, 1989; Hooker et Dashzeveg, 2004; Holbrook, 2009; Bai et al., 2010; Rose et al., 2014). La position phylogénétique des lophiodontidés reste ambiguë. La famille est parfois placée au sein des cératomorphes (tapiroïdes et rhinocerotoïdes) ou en tant que stem-cératomorphes (Holbrook, 2009), mais est aussi souvent regroupée avec les Eomoropidae dans le sous-ordre des Ancylopoda (Hooker, 1989; Hooker et Dashzeveg, 2004; Bai et al., 2010). Le codage a été réalisé sur la grande majorité des espèces de lophiodontidés décrites, incluant les nouveaux taxons étudiés dans le chapitre 3 et 4, avec un grand nombre de caractères dentaires, crânio-mandibulaires et post-crâniens. Le codage inclut de plus le fort polymorphisme observé au sein de cette famille, faisant de ces analyses le travail le plus complet réalisé sur les relations intra et interfamiliales des lophiodontidés.

1. Matériel et méthodes

1.1 Choix des spécimens et taxons

Les spécimens ont été codés en priorité à partir d'observations directes sur des spécimens originaux si possible, ou sur des moulages dans les collections des différentes institutions. Lorsque cela était possible, le codage a été effectué sur un nombre important de spécimens afin de rendre

compte du polymorphisme présent (voir Tab. 1, annexe 3). Tout les taxons de lophiodontidés ont été codés, au moins en partie, sur la base de ces observations directes Lorsque le codage à partir d'observations directes n'a pas été possible pour les taxons hors du groupe d'étude, ces derniers ont été codés à partir de données présentes dans la littérature (descriptions, illustrations et précédents codages). Pour tester la position des lophiodontidés au sein des périssodactyles, une sélection de taxons représentatifs des différents clades rapprochés des lophiodontidés (cératomorphes et chalicothères basaux) ont été inclus dans les analyses. De plus, plusieurs taxons d'hippomorphes et d'isectolophidés ont été inclus afin de mieux structurer les relations phylogénétiques entre les différentes familles de périssodactyles. La liste des taxons utilisés dans cette analyse est résumée dans le tableau 45. La liste des spécimens codés et des références additionnelles utilisées pour chaque taxons est disponible dans le tableau 2 de l'annexe 4.

Le groupe externe est constitué de *Phenacodus intermedius*, *Cambaytherium* spp. et *Radinskya yupingae* qui sont connus par du matériel bien préservé et sont souvent utilisés dans les analyses phylogénétiques en tant que groupes frères ou stem-périssodactyles (Froehlich, 2002; Holbrook, 2009; Rose et al., 2014; Bai et al., 2018; Bronnert, 2018) ainsi que de *Hallensia* spp. considéré comme un des périssodactyles les plus basaux (Froehlich, 2002; Rose et al., 2014, Bronnert, 2018) ou comme un stem-périssodactyle (Cooper et al., 2014; Bai et al., 2018).

Le codage de *Cambaytherium* spp. résulte du codage des moulages de spécimens de *Cambaytherium thewissi* et *Cambaytherium gracilis* présent dans les collections de l'UM. De même, *Hallensia* spp. a été codé à partir des données disponibles sur *Hallensia louisi*, *Hallensia matthesi* et *Hallensia parisiensis*. *Cambaytherium* et *Hallensia* ont été codés sur la base de plusieurs espèces afin d'obtenir une ligne de codage la plus complète possible pour les membres du groupe externe.

Tableau 45. Liste des taxons inclus dans les analyses phylogénétiques/ List of taxa included in the phylogenetic analysis

Taxa	Clade	N	Direct observations	Geographic distribution	Temporal distribution
Phenacodus intermedius	Condylarth	5		Europe-North America	~57-50Ma
Cambaytherium spp.	Cambaythere	13	UM	India	~54Ma
Hallensia spp.	Stem-perissodactyla ?	22	GM	Geiseltal, Messel, Paris Basin	MP11
Radinskya yupingae	Condylarth	1		Asia	Late Paleocene
Ls. maurettei	Lophiodontidae	5	FSL,MNHN,UM	South Europe	MP7
Ls. cf *occitanicus* (Mas de Piquet)	Lophiodontidae	3	FSL,UM	South Europe	MP10
Ls. occitanicus (Issel)	Lophiodontidae	5	MNHN, MHNT, NMB	South Europe	MP11
Ls. baicherei	Lophiodontidae	2	FSL, ICP	South Europe	MP8+9-MP10
E. laboriense	Lophiodontidae	89	MHNT,UM	South Europe	MP8+9-MP10
E. nov. sp. A	Lophiodontidae	41	UM	South Europe	MP8+9
E. nov. sp. B	Lophiodontidae	15	UM	South Europe	MP8+9
L. baroensis	Lophiodontidae	4	ICP	South Europe	MP10
L. remense (Paris Basin)	Lophiodontidae	130	FSL, MNHN, NMB	North Europe	MP10
L. remense (Geiseltal)	Lophiodontidae	194	GM	North Europe	MP11-MP13
L. aff. *eygalayense*	Lophiodontidae	54	MNHN	South Europe	MP10b
L. tapirotherium	Lophiodontidae	61	MNHN, NMB	Europe	MP11-MP14
L. tapirotherium (Saint Martin de Londres)	Lophiodontidae	52	UM	South Europe	MP13 ?
L. medium	Lophiodontidae	39	MNHN, NMB	North Europe	MP11
L. parisiense	Lophiodontidae	9	MNHN, NMB	North Europe	MP13-MP14
L. tapiroides	Lophiodontidae	29	MNHN, NMB, UM	Europe	MP13-MP14
L. cuvieri (Paris Basin)	Lophiodontidae	36	MNHN, NMB	North Europe	MP13
L. cuvieri (Geiseltal)	Lophiodontidae	19	GM	North Europe	MP13-MP14
L. rhinocerodes	Lophiodontidae	72	MNHN, NMB	Europe	MP13-MP14
L. lautricense	Lophiodontidae	304	MNHN, UM	Europe	MP16
L. buchsowillanum	Lophiodontidae	9	GM, MNHN, NMB	North Europe	MP12-MP13
L. leptorhynchum (La Livinière 1)	Lophiodontidae	155	FSL	South Europe	MP10- MP15 ?

L. leptorhynchum (Aumelas)	Lophiodontidae	142	UM		South Europe	MP10b-MP11 ?
L. cf. leptorhynchum 1 (La Rouviole 2)	Lophiodontidae	72	UM		South Europe	MP10-MP15 ?
L. cf. leptorhynchum 2 (Naples)	Lophiodontidae	44	UM		South Europe	MP10
L. sp. (Les Mourgues)	Lophiodontidae	5	UM		South Europe	MP10-MP15 ?
Eomoropus amarorum	Eomoropidae	2			North America	Ui1-Ui2
Eomoropus pawnyunti	Eomoropidae	1	UM		Asia	Late middle Eocene
Litolophus gobiensis	Eomoropidae	9			Asia	Arshantan
Paleomoropus jepseni	Eomoropidae	1			North America	Wa3-Wa5
Protomoropus gabuniai	Eomoropidae	4			Asia	Early Bumbanian (~55Ma)
Chowlia europea	Isectolophidae	50			North Europe	MP7
Isectolophus latidens	Isectolophidae	8			Asia and North America	Bri1-Bri3
Homogalax protapirinus	Isectolophidae	6			North America	Wa3-Wa5
Cardiolophus radinsky	Isectolophidae	2			North America	Wa6-Br1a
Hyrachyus modestus	Rhinocerotoidea	5			Asia and North America	Bridgerian - Middle Eocene of China
Hyrachyus princeps	Rhinocerotoidea	1			North America	Ui1-Ui2
Hyrachyus minimus	Rhinocerotoidea	49	GM		North Europe	MP11-MP13
Chasmotherium depereti	Rhinocerotoidea	6			South Europe	MP16
Chasmotherium cartieri	Rhinocerotoidea	14			Europe	MP13-MP14
Heptodon posticus	Tapiroidea	2			North America	Wa6-Wa7
Arenahippus grangeri	Equoidea	2			North America	Wa0-Wa2
Pachynolophus eulaliensis	Equoidea	50	UM		South Europe	MP8+9
Eurohippus messelensis	Equoidea	2			North Europe	MP11
Pliolophus quesnoyensis	Equoidea	40			North Europe	MP7
Cymbalophus hookeri	Equoidea	5	UM		South Europe	MP7
Propalaeotherium isselanum	Equoidea	3	GM		Europe	MP11-MP14

Le maximum de taxons de lophiodontidés possible a été intégré dans les analyses afin de tester leurs relations intrafamiliales. Les populations de lophiodontidés décrites dans le chapitre 4 et présentant un nombre suffisant de spécimen (*L. leptorhynchum* d'Aumelas, *L.* cf *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2 et *L.* cf. *leptorhynchum* 2 de Naples, *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres et *Lophiodon* sp. des Mourgues) ont été codés comme des taxons terminaux afin de tester leur position au sein des lophiodontidés. Le codage de *E. laboriense* comprend les ajouts des spécimens juvéniles décrit à Saint Pierre (Chapitre 4). Une distinction a été faite entre le codage de *Ls*. *occitanicus* d'ssel et de *Ls*. cf. *occitanicus* de Mas de Piquet à la suite des arguments avancés dans le chapitre 4.

La systématique des lophiodontidés du Geiseltal réalisée par Fischer (1977a, 1977b) a été remise en question dans des travaux récents (Godinot et al., 2018) qui ont pointé le besoin de révision des attributions taxonomiques des lophiodontidés de cette localité. Afin d'éviter de regrouper deux taxons potentiellement différents, les populations de *L. remense* et de *L. cuvieri* du bassin parisien (Cuis et Monthelon pour *L. remense* et Jouy pour *L. cuvieri*) et du Geiseltal ont été codés comme des taxons terminaux distincts. Le matériel de *L. buchsowillanum* étant très fragmentaire dans les autres localités (en particulier sa localité-type Bouxwiller), le taxon n'a été codé que sur la base du matériel du Geiseltal. .

Lophiodon thomasi, *Lophiodon glandicus*, *Lophiodon corsaensis*, *Lophiodon sanmoralense*, *L. compactus* et *L. sardus* n'ont pas été intégrés dans les analyses phylogénétiques du fait de leur caractère très fragmentaire. Ces taxons ne sont souvent connus que par un seul spécimen peu complet (Bosco, 1902; Depéret, 1906; Astre, 1960; Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994; Checa Soler, 1997), et une grande majorité des caractères auraient été codé comme inconnus. De même, n'étant connus que par un seul spécimen, le polymorphisme n'aurait pas pu être codé, ce qui aurait causé des biais importants supplémentaires lors des comparaisons avec le reste du matériel de

lophiodontidés en contraignant arbitrairement des états de caractères sur certains nœuds (Watanabe, 2016). Toutefois, lorsque ces taxons sont intégrés dans les analyses, leur incomplétude crée de très nombreuses polytomies et augmente de façon exponentielle le temps de calcul des analyses.

De même, *L. eygalayense* a été retiré des analyses phylogénétiques car le matériel est trop incomplet, avec de nombreux caractères de la dentition inférieure non codable du fait de l'usure des spécimens, surtout au regard du plus complet *L.* aff. *eygalayense* qui est mieux connus et proche phylogénétiquement. De plus, les *Ls ? occitanicus*, les *Lophiodon* sp. de Mas de Piquet, des Combes, du Lien, les *L.* cf. *leptorhynchum* 1 du Theron, de La Rouviole 4 et de La Rouviole 6 et *L.* aff. *leptorhynchum* de Cesseras décrit dans le chapitre 4 n'ont pas été intégrés dans les analyses à cause de leur faible nombre de spécimens et de caractères codés.

1.2 Choix des caractères

La matrice phylogénétique utilisée est basée sur les matrices de Holbrook (2009), Rose et al. (2014), Robinet et al. (2015) et Bai et al. (2018). La matrice inclut 51 taxons et 203 caractères, dont 145 caractères dentaires, 31 caractères crânio-mandibulaires et 27 caractères post-crâniens. Un grand intérêt a été porté d'inclure de nombreux caractères crânio-mandibulaires et post-crâniens lors de l'élaboration de la matrice, en plus des caractères dentaire qui s'avère peuvent s'avérer être convergent entre les premiers représentants des super-familles des périssodactyles (Radinsky, 1969; Holbrook, 2009; Holbrook et Lapergola, 2011). Les caractères avec plus de deux états représentant des morphoclines distincts ont été codés comme « ordonnés » mais non orientés (caractères N° 18, 71, 73, 76, 82, 97, 104, 113, 130, 143, 145, 146, 151, 155, 156, 158, 159, 161, 162, 163, 168, 174,176, 178, 194, 196). Tous les autres caractères sont codés comme non ordonnés. Dans la matrice (Tab 1, Annexe 3), les caractères absents sont codés comme « ? » et les caractères non-applicables sont codés « - ». Tous les caractères constituants cette matrice sont informatifs.

Le nombre de caractères polymorphes est important sur les taxons de lophiodontidés, 31 caractères de la matrice sont polymorphes pour *E. laboriense* et 36 caractères pour *L. leptorhynchum* de La Livinière. J'ai choisi de coder le polymorphisme comme «0+1 » en suivant les recommandations de Wiens (1998) qui a réalisé une revue des différentes méthodes de codage du polymorphisme. La méthode de codage du polymorphisme par fréquence des états de caractères (Wiens, 1998) a été écartée car la plupart des taxons ne sont pas représentés par un nombre de spécimens suffisamment élevé. Cependant, afin de tester les effets du polymorphisme sur les reconstructions, ce dernier a été codé de façon additive, avec la création d'un nouvel état « polymorphe » et en ordonnant le caractère, dans une nouvelle matrice nommée « matrice additive »

1.3 Liste illustrée des caractères

1. Diastème incisive canine supérieur/Incisor Canine diastema

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

2. Taille diastème incisive canine/Size incisor canine diastema

(0) Court/Short

(1) Long/Long

3. Taille canine/Size canine (Modified from Rose et al. (2014):104)

(0) Petite/Small

(1) Grande, forme un croc/High, like a fang

4. Cingulum au niveau des canines/Canine cingulum

(0) Pas de cingulum épais encerclant le cervix de la canine/No broad cingulum surrounding the cervix

(1) Cingulum épais encerclant le cervix de la canine/Broad cingulum surrounding the cervix of the canine

5. Diastème Canine-Prémolaires supérieures/Canine-Premolars diastema (From Holbrook (2009):28; Rose et al. (2014):105)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

6. Longueur du diastème Canine-Prémolaires/Length Canine-Premolars diastema (Modified from Holbrook (2009):28; Robinet et al. (2015):129)

(0) Court/Short

(1) Long/long

7. P1 (From Holbrook (2009): 29; Rose et al. (2014):109; Robinet et al. (2015):1; Bai et al. (2018):24)

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

8. Diastème P1-P2/P1-P2 diastema (Modified from Holbrook (2009):29; Rose et al. (201):109; Bai et al. (2018):57)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

9. Longueur diastème P1-P2/Length P1-P2 diastema

(0) Court/Short

(1) Long/Long

10. Parastyle de la P2/Parastyle on P2 (From Robinet et al. (2015):5)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

11. Taille du parastyle de la P2/Parastyle size in P2

(0) Petit, moins de la moitié de la hauteur du paracône/Small, half the size of paracone

(1) Haut, plus de la moitié de la hauteur du paracône (sans usure)/High, more than half the size of the paracone (without wearing)

12. Métacône de la P2/Metacone on P2 (Modified from Holbrook (2009):30; Rose et al. (2014):111; Robinet et al. (2015):2)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

13. Sillon lingual entre le paracône et le métacône/Lingual furrow between the paracone and metacone (Modifié from Robinet et al. (2015):7)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

14. Taille du métacône de la P2/Size of the metacone on P2 (Modified from Holbrook (2009):30; Rose et al. (2014):111; Robinet et al. (2015):4)

(0) Plus petit que le paracône/Smaller than the paracone

(1) Même taille que le paracône/Same size than the paracone

15. Position du métacône de la P2/Position of the metacone on P2

(0) Aligné sagittalement avec le paracône/Sagittally alignated with the paracone

(1) Plus lingual que le paracône/More lingual than the paracone

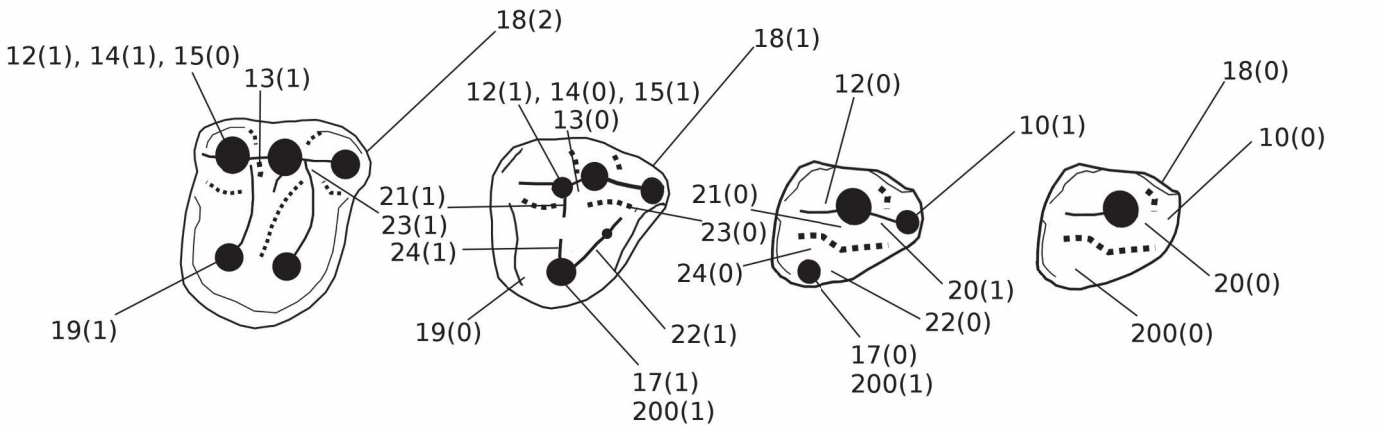


Figure 22. Schéma des états de caractères de la P2

Figure 22. Schemes of characters states of the P2

16. Face labiale du métacône de la P2/Labial side of the metacone on P2

(0) Plate/Flat

(1) Convexe/Convex

17. Position du protocône de la P2/Position of the protoconeon P2

(0) Deplacé posterieurement/deplaced posteriorly

(1) Placé plus mésialement, sous le paracône/Mesially placed, below the paracone

18. Forme de la P2/Form of P2. Ordonné/Ordered

(0) Comprimée labio-lingualement/ Compressed labiolingually

(1) Triangulaire/Triangular

(2) Quadrangulaire/quadrangular

19. Hypocône de la P2/Hypocone on the P2 (Modified from Holbrook (2009):31; Robinet et al. (2015):3)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

20. Préparacrista de la P2/Preparacrista on P2 (From Robinet et al. (2015):6)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

21. Endométacrista de la P2/Endometacrista on P2 (From Robinet et al. (2015):8)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

22. Préprotocrista de la P2/Preprotocrista on P2 (From Robinet et al. (2015):10)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

23. Connexion entre le lophe mésial et l'ectolophe sur la P2/Connection mesial loph-ectoloph on P2 (From Robinet et al. (2015):11)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

24. Postprotocrista de la P2/Postprotocrista on P2 (From Robinet et al. (2015):12)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

25. Taille du parastyle sur la P3-P4/Parastyle size in P3-P4 (From Robinet et al. (2015):19)

(0) Petit, moins de la moitié de la hauteur du paracône/Small, half the size of paracone

(1) Haut, plus de la moitié de la hauteur du paracône (sans usure)/High, more than half the size of the paracone (without wearing)

26. Taille du métacône de la P3/Size of the metacone on P3 (From from Robinet et al. (2015):16; Rose et al. (2014):118; Bai et al. (2018):33)

(0) Plus petit que le paracône/Smaller than the paracone

(1) Même taille que le paracône/Same size than the paracone

27. Position du métacone sur la P3/Position of the metacone on P3 (From Robinet et al. (2015):17)

(0) Aligné sagittalement avec le paracône/Sagitally alignated with the paracone

(1) Plus lingual que le paracône/More lingual than the paracone

28. Face labiale du métacône de la P3-P4/Labial side of the metacone on P3-P4

(0) Plate/Flat

(1) Convexe/Convex

29. Forme de la P3/Form of P3

(0) Triangulaire/Triangular

(1) Quadrangulaire/Quadrangular

30. Hypocône de la P3-P4/Hypocone P3-P4 (Modified from Rose et al. (2014):131; Robinet et al. (2015):18,31)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

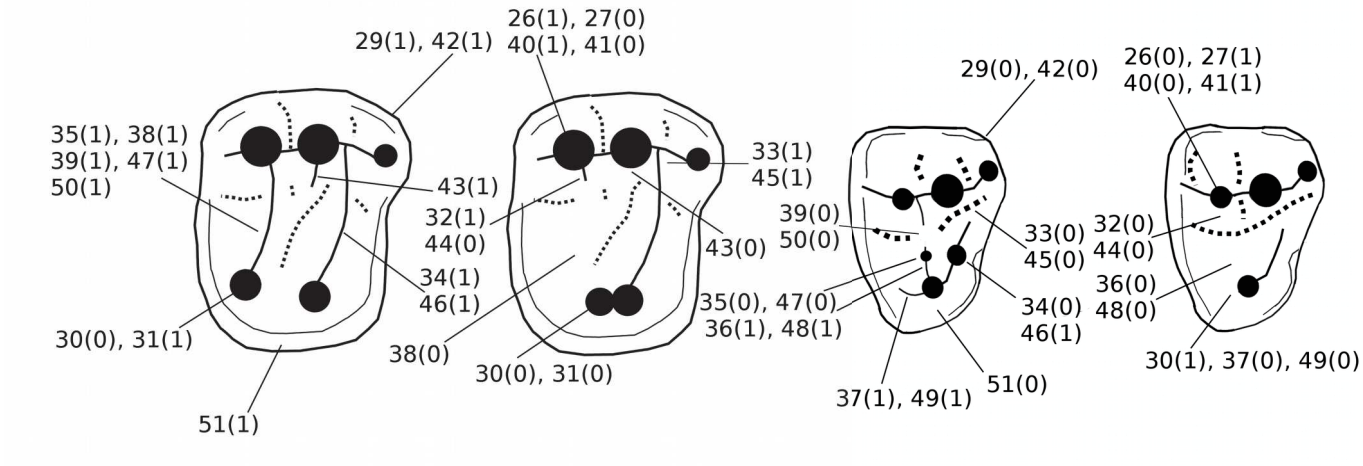


Figure 23. Schéma des états de caractères de la P3-P4

Figure 23. Schemes of characters states of the P3-P4

31. Protocône et hypocône de la P3-P4/Protocone and hypocone on P3-P4

(0) Attachés/Attached

(1) Séparés/Separated

32. Endométacrista de la P3/Endometacrista on P3 (From Robinet et al. (2015):22)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

33. Connexion entre le lophe mésial et l'ectolophe sur la P3/Connection mesial loph-ectoloph on P3 (From Robinet et al. (2015):25)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

34. Paraconule de la P3/Paraconule on P3 (Modified from Holbrook (2009):32; Rose et al. (2014):116)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

35. Métaconule de la P3/Metaconule on P3 (From Rose et al. (2014):119)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

36. Postprotocrista de la P3/Postprotocrista on P3 (From Robinet et al. (2015):26; Bai et al. (2018):55)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

37. Endoprotocrista de la P3/Endoprotocrista on P3 (From Rose et al. (2014):122)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

38. Préhypocrista sur les prémolaires/Prehypocrista on premolars

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

39. Connexion entre la postprotocrista-endométacrista et l'ectolophe sur la P3/Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3 (Modified from Robinet et al. (2015):27)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

40. Taille du métacône de la P4/Size of the metacone on P4 (From Rose et al. (2014):126; Robinet et al. (2015):29)

(0) Plus petit que le paracône/smaller than the paracone

(1) Même taille que le paracône/same size than the paracone

41. Position du métacône de la P4/Position of the metacone on P4 (From Robinet et al. (2015):30)

(0) Aligné sagittalement avec le paracône/Sagitally alignated with the paracone

(1) Plus lingual que le paracône/More lingual than the paracone

42. Forme de la P4/Form of P4

(0) Triangulaire/Triangular

(1) Quadrangulaire/Quadrangular,

43. Endoparacrista de la P4/Endoparacrista on P4 (From Robinet et al. (2015):33)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

44. Endométacrista de la P4/Endometacrista on P4 (From Robinet et al. (2015):32)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

45. Connexion entre le lophe mésial et l'ectolophe sur la P4/Connection mesial loph-ectoloph on P4

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

46. Paraconule de la P4/Paraconule on P4 (From Holbrook (2009):33; Rose et al. (2014):124)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

47. Métaconule de la P4/Metaconule on P4 (From Holbrook (2009):34; Rose et al. (2014):127; Bai et al. (2018):52)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

48. Postprotocrista de la P4/Postprotocrista on P4 (From Robinet et al. (2015):37; Bai et al. (2018):51)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

49. Endoprotocrista de la P4/Endoprotocrista on P4 (Modified from Rose et al. (2014):129)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

50. Connexion entre la postprotocrista-endométacrista et l'ectolophe sur la P4/Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P4 (From Robinet et al. (2015):38)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

51. Épaisseur du cingulum lingual sur les prémolaires/Lingual cingulum size on premolars

(0) Fin lingualement au protocône/Thin under the protocone

(1) Épais lingualement au protocône/Broad under the protocone

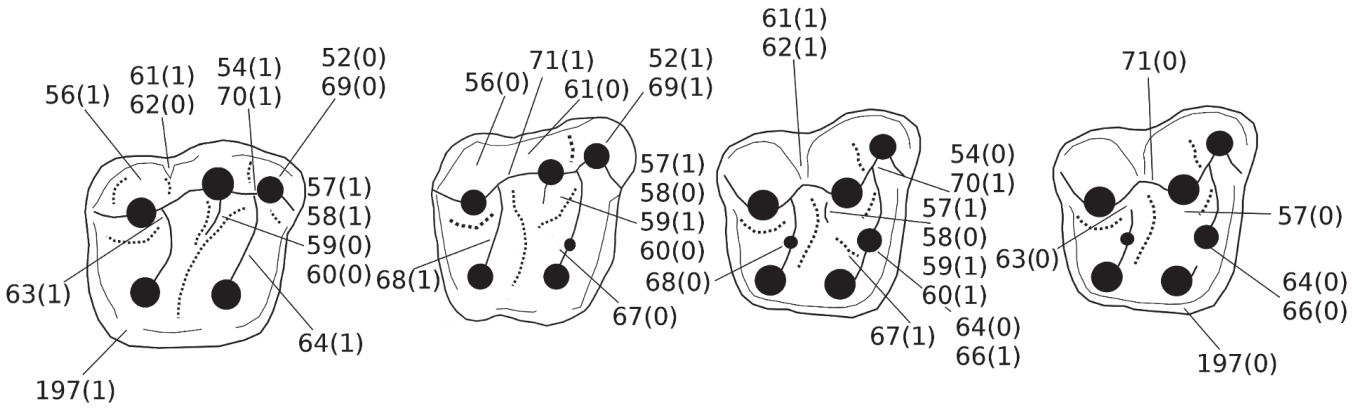


Figure 24. Schéma des états de caractères de la M1-M2

Figure 24. Schemes of characters states of the M1-M2

52. Extension du parastyle sur la M1/Parastyle extention on M1 (Modified from Holbrook (2009):43; Robinet et al. (2015); 39)

(0) Moins étendue labialement que le paracône/Labially less extended than the paracone

(1) Plus étendue que le paracône/More extended than the paracone

53. Hauteur du parastyle sur les M1-M2/Parastyle height on M1-M2 (Modified from Holbrook (2009):42; Robinet et al. (2015): 40-55)

(0) Petit, moins de la moitié de la hauteur du paracône/Small, half the size of paracone

(1) Haut, plus de la moitié de la hauteur du paracône (sans usure)/High, more than half the size of the paracone (without wearing)

54. Postparacristule de la M1/Postparacristule on M1

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

55. Surface labiale du paracône sur les molaires/Labial surface of paracone on molars (Modified from Holbrook (2009):38; Rose et al. (2014):139; Bai et al. (2018):61)

(0) Arrondie/Rounded

(1) Pincée/Pinched

56. Face labiale du métacône de la M1-M2/Labial side of the metacone on M1-M2 (Modified from Holbrook (2009):39; Rose et al. (2014):141; Robinet et al. (2015); 44-58; Bai et al. (2018):62)

(0) Plate ou concave/Flat or concave

(1) Convexe/Convex

57. Endoparacrista de la M1-M2/Endopacracrista M1-M2 (Modified from Rose et al. (2014):140; Robinet et al. (2015): 46-60)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

58. Longueur de l'endoparacrista sur la M1-M2/Endoparacrista lenght M1-M2

(0) Courte/Short

(1) Long/Long

59. Proéminence de l'endoparacrista de la M1-M2/Proeminence of the endoparacrista on M1-M2 (Modified from Robinet et al. (2015): 47)

(0) Saillante/Salient

(1) Émoussée/Blunt

60. Origine de l'endoparacirsta sur la M1-M2/Origin of the endoparacrista of M1-M2 (Modified from Robinet et al. (2015): 61)

(0) Sommet du paracône/Top of the paracone

(1) Face labiale du paracône/Labial side of the paracone

61. Style labial (mésostyle ou ectostyle) sur la M1-M2/Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2 (Modified from Holbrook (2009):37; Rose et al. (2014):138; Robinet et al. (2015):52-62; Bai et al. (2018):15)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

62. Taille du style labial sur les molaires/Labial style size on molars (Modified from Holbrook (2009):37; Robinet et al. (2015):53-63)

(0) Court/Short

(1) Plus de la moitié de la hauteur du paracône/More than half the height of the paracone

63. Connexion du lophe distal et de l'ectolophe sur les molaires/Connection distal loph-ectoloph on molars

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

64. Paraconule sur les molaires/Paraconule on molars (Modified from Robinet et al. (2015):48)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

65. Proéminence du paraconule/Paraconule distinct (Modified from Holbrook (2009):40; Rose et al. (2014):146; Robinet et al. (2015):49)

(0) Distinct/Distinct

(1) Complètement fusionné avec le protolophe/Completely merged into the protolophe

66. Connexion entre le paraconule et la preprotocrista des molaires/Connection paraconule-preprotocrista on molars

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

67. Préprotocrista des molaires/Molar preprotocrista (From Bai et al. (2018):5)

(0) Sans sillon/Unnotched

(1) Avec sillon/Notched

68. Métaconule sur les molaires/Metaconule on molars (Modified from Holbrook (2009):41; Robinet et al. (2015):50)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

69. Extension du parastyle sur la M2/Parastyle extention on M2 (Modified from Holbrook (2009):43; Robinet et al. (2015):56)

(0) Moins étendue labiallement que le paracône/Labially less extended than the paracone

(1) Plus étendue que le paracône/More extended than the paracone

70. Postparacristule sur la M2/Postparacristule on M2

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

71. Centrocrista sur la M1-M2/Centrocrista M1-M2. Ordonné/Ordered (Modified from Holbrook (2009):36; Rose et al. (2014):137; Robinet et al. (2015):54-64; Bai et al. (2018):14)

(0) Courbée labiallement (forme un W)/Deeply curved labially (forms a W)

(1) Droite/Straight

(2) Courbée lingualement (forme un M)/Deeply curved lingually (forms a M)

72. Extension du parastyle sur la M3/Parastyle extention on M3 (From Holbrook (2009):43; Rose et al. (2014):153)

(0) Moins étendue labiallement que le paracône/Labially less extended than the paracone

(1) Plus étendue que le paracône/More extended than the paracone

73. Position du parastyle du M3 en comparaison du parastyle de la M2/M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle. Ordonné/Ordered (Modified from Holbrook (2009):45; Robinet et al. (2015):65; Bai et al. (2018):48)

(0) Plus lingual que sur la M2/More lingual than in M2

(1) Même position que sur la M2/Same position than in M2

(2) Plus labial que sur la M2/More labial than in M2

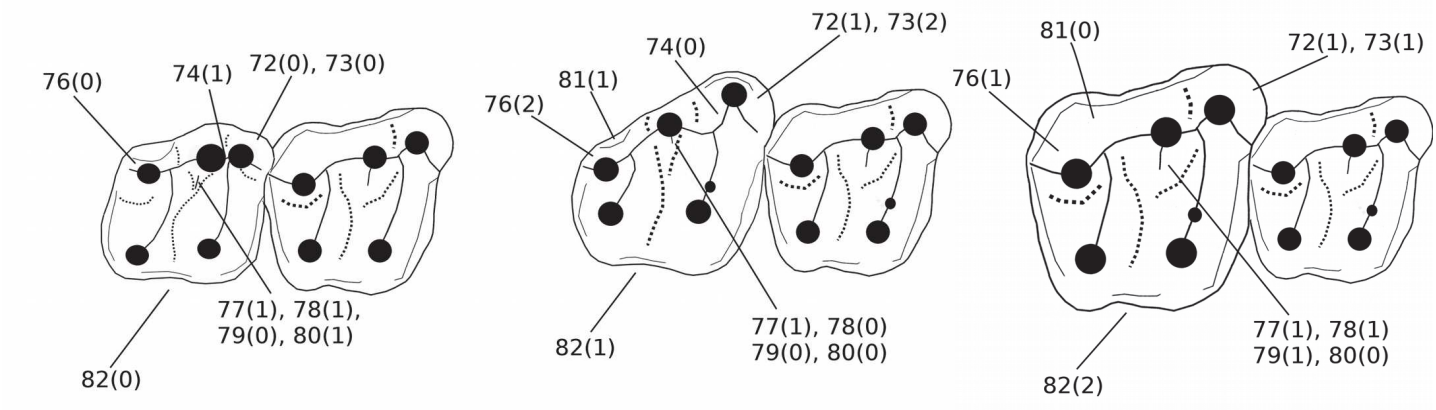


Figure 25. Schéma des états de caractères de la M3

Figure 25. Schemes of characters states of the M3

74. Postparacristule sur la M3/Postparacristule on M3

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

75. Face labiale du métacône de la M3/Labial side of the metacone on M3 (Modified from Robinet et al. (2015): 68)

(0) Plate ou concave/Flat or concave

(1) Convexe/Convex

76. Position du métacône de la M3 en comparaison avec celui de la M2/M3 metacone in comparison to M2 metacone. Ordonné/Ordered (Modified from Holbrook (2009):48; Robinet et al. (2015):67)

(0) Plus labial que sur la M2/More labial than in M2

(1) Position similaire que sur la M2/Similar position than in M2

(2) Plus lingual que sur la M2/More lingual than in M2

77. Endoparacrista de le M3/Endopacracrista M3 (From Robinet et al. (2015): 70)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

78. Longueur de l'endoparacrista de la M3/Endoparacrista length on M3

(0) Courte/Short

(1) Longue/Long

79. Proéminence de l'endoparacrista de la M3/Proeminence of the endoparacrista on M3 (Modified rom Robinet et al. (2015): 71)

(0) Saillante/Salient

(1) Émoussée/Blunt

80. Origine de l'endoparacrista sur la M3/Origin of the endoparacrista on M3

(0) Sommet du paracône/Top of the paracone

(1) Face labiale du paracône/labial side of the paracone

81. Style labial (mésostyle ou ectostyle) sur la M3/Style labial (mesostyle or ectostyle) M3 (From Robinet et al. (2015): 72)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

82. Taille de la M3/M3 size. Ordonné/Ordered (Modified from Rose et al. (2014):161; Bai et al. (2018):29)

(0) Plus petite que la M2/Smaller than M2

(1) Même taille que la M2 ou légèrement plus grande/Same size than M2 or slighthy bigger

(2) Significativement plus grande que la M2/Much bigger than M2

83. Diastème incisives inférieures-canine/Lower incisor canine diastema

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

84. Longueur du diastème canine-prémolaires inférieures/Length of the diastema between the lower canine-premolars (From Robinet et al. (2015):140)

(0) Court/Short

(1) Long/Long

85. p1 (From Holbrook (2009):51; Rose et al. (2014):169; Robinet al. (2015):75)

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

86. Diastème p1-p2/p1-p2 diastema (Modified from Holbrook (2009):51; Rose et al. (2014):169)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

87. Longueur du diastème p1-p2/Length p1-p2 diastema

(0) Court (plus court que la p2)/Short (shorter than the p2)

(1) Long (plus long que la p2)/long (longer than p2)

88. Paraconide de la p2/Paraconid on p2 (From Rose et al. (2014):171; Robinet et al. (2015):76)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

89. Taille du paraconide de la p2/Paraconid size on p2 (Modified from Rose et al. (2014):171)

(0) Petit/Small

(1) Large/Broad

90. Position de l'hypoconide sur la p2/Position of hypoconid on p2 (From Robinet et al. (2015):77)

(0) Distocentrale/Distocentral

(1) Distolabiale/Distolabial

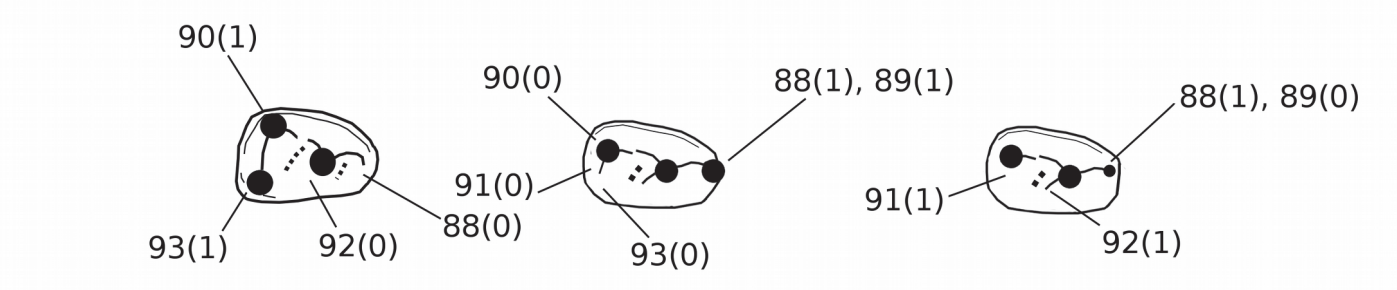


Figure 26. Schéma des états de caractères de la p2

Figure 26. Schemes of characters states of the p2

91. Posthypocristide de la p2/Posthypocristid on p2

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

92. Postprotocristide de la p2/Postprotocristid on p2

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

93. Entoconide de la p2/Entoconid on p2

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

94. Paraconide de la p3/Paraconid on p3 (From Robinet et al. (2015):79)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

95. Taille du paraconide de la p3/Paraconid size in p3 (Modified from Bai et al. (2018):36)

(0) Petit/Small

(1) Large/Broad

96. Métaconide et paraconide de la p3/Metaconid and paraconid on p3 (From Rose et al. (2014):174; Robinet et al. (2015):78)

(0) Joints à leur base/Attached at the basis

(1) Distant/Distant

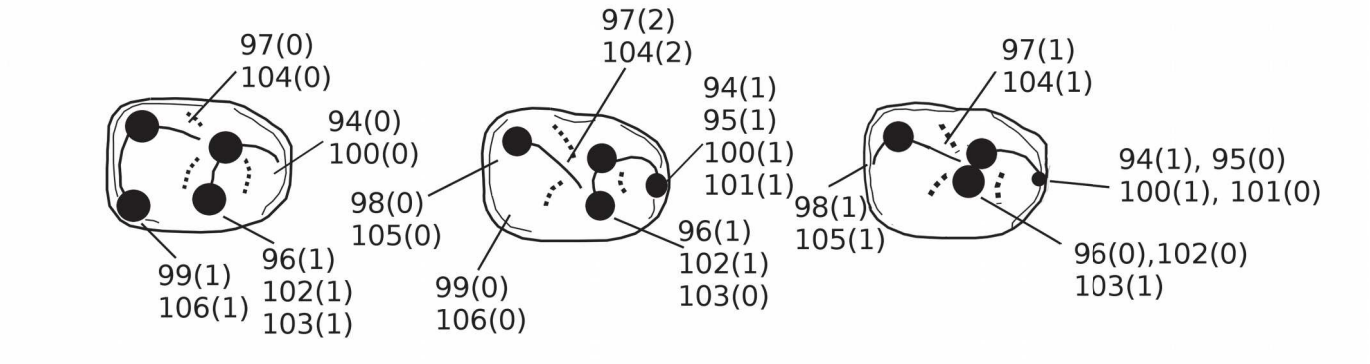


Figure 27. Schéma des états de caractères de la p3-p4

Figure 27. Schemes of characters states of the p3-p4

97. Orientation de la préhypocristide de la p3/Prehypocristid orientation on p3. Ordonné/Ordered

(0) Vers le protoconide/toward the protoconid

(1) Vers le centre du métalophide/Toward the center of metalophid

(2) Vers le métaconide/Toward the metaconid

98. Posthypocristide sur la p3/Posthypocristid on p3

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

99. Entoconide sur la p3/Entoconid on p3 (From Rose et al. (2014):177; Robinet et al. (2015):80)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

100. Paraconide sur la p4/Paraconid on p4 (From Rose et al. (201):179; Robinet et al. (2015):83)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

101. Taille du paraconide sur la p4/Paraconid size in p4

(0) Petit/Small

(1) Large/Broad

102. Métaconide et protoconide sur la p4/Metaconid and protoconid on p4 (Modified from Robinet et al. (2015):87)

(0) Joints à leur base/Attached at the basis

(1) Distant/Distant

103. Position du métaconide sur la p3-p4/Metaconid position p3-p4

(0) Aussi mésial que le protoconide/As mesial as the protoconid

(1) Plus distale que le protoconide/More distal than protoconid

104. Orientation de la préhypocristide de la p4/Prehypocristid orientation on p4. Ordonné/Ordered

(0) Vers le protoconide/toward the protoconid

(1) Vers le centre du métalophide/Toward the center of metalophid

(2) Vers le métaconide/Toward the metaconid

105. Posthypocristide de la p4/Posthypocristid on p4

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

106. Entoconide de la p4/Entoconid on p4 (From Holbrook (2009):53; Rose et al. (2014):182; Robinet et al. (2015):84)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

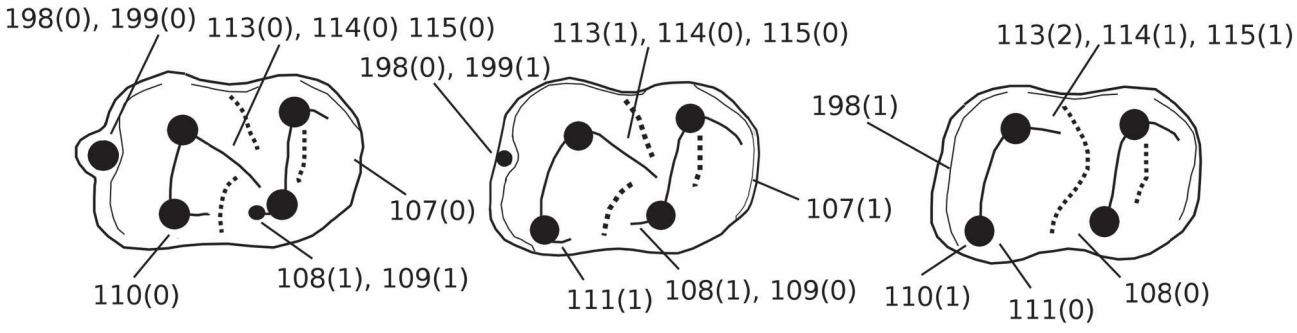


Figure 28. Schéma des états de caractères de la m1-m2

Figure 28. Schemes of characters states of the m1-m2

107. Cingulum mésial sur les molaires inférieures/Mesial cingulum on molars (Modified from Robinet et al. (2015):95-102-108)

(0) Ne forme pas de crêtes rejoignant le métaconide/Does not make a crest connecting the metaconid

(1) Forme une crête connecté au métaconide/Makes a crest connecting the metaconid

108. Postectométacristide sur les molaires/Postectometacristid on molars (Modified from Holbrook (2009): 54; Rose et al. (2014):190; Robinet et al. (2015):89-96-103)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

109. Taille de la postectométacristide/Postectometacristid strength (Modified from Holbrook (2009):54; Rose et al. (2014):190; Robinet et al. (2015):90-97-104; Bai et al. (2018):9)

(0) Réduite/Weak

(1) Épaisse, présence d'un métaconide jumelé/Strong, presence of a twin metaconid

110. Position de l'entoconide sur les molaires/Entoconid position on molars

(0) Aussi mésial que l'hypoconide/As mesial as the hypoconid

(1) Plus distal que l'hypoconide/More distal than the hypoconid

111. Préentocristide sur les molaires/Preentocristid on molars (Modified from Robinet et al. (2015):94-101)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

112. Contact entre la préhypocristide et le protolophide/Prehypocristid contact (Modified from Robinet et al. (2015):93-99-106)

(0) Au sommet du protolophide/On the top of the protolophid

(1) A la base du protolophide/At the basis of the protolophid

113. Orientation de la préhypocristide sur les molaires/Prehypocristid orientation on molars. Ordonné/Ordered (From Holbrook (2009):56; Rose et al. (2014):191; Robinet et al. (2015):92; Bai et al. (2018):18)

(0) Vers le métaconide/Toward the metaconid

(1) Vers le centre du protolophide/Toward the center of the protolophid

(2) Vers le protoconide/Towards the protoconid

114. Connexion entre la préhypocristide et la protolophide sur la m1/Connection prehypocristid-protolophid on m1 (From Holbrook (2009):57; Rose et al. (2014):194; Robinet et al. (2015): 91)

(0) Présent, ferme la vallée talonienne/Present, close the valley

(1) Absente/Absent

115. Connexion entre la préhypocristide et la protolophide sur la m2/Connection prehypocristid-protolophid on m2 (Modified from Holbrook (2009):57; Rose et al. (2014):194; Robinet et al. (2015):98)

(0) Présent, ferme la vallée talonienne/Present, close the valley

(1) Absente/Absent

116. Connexion entre la préhypocristide et la protolophide sur la m3/Connection prehypocristid-protolophid on m3 (Modified from Holbrook (2009):57; Rose et al. (2014):194; Robinet et al. (2015):105)

(0) Présent, ferme la vallée talonienne/Present, close the valley

(1) Absente/Absent

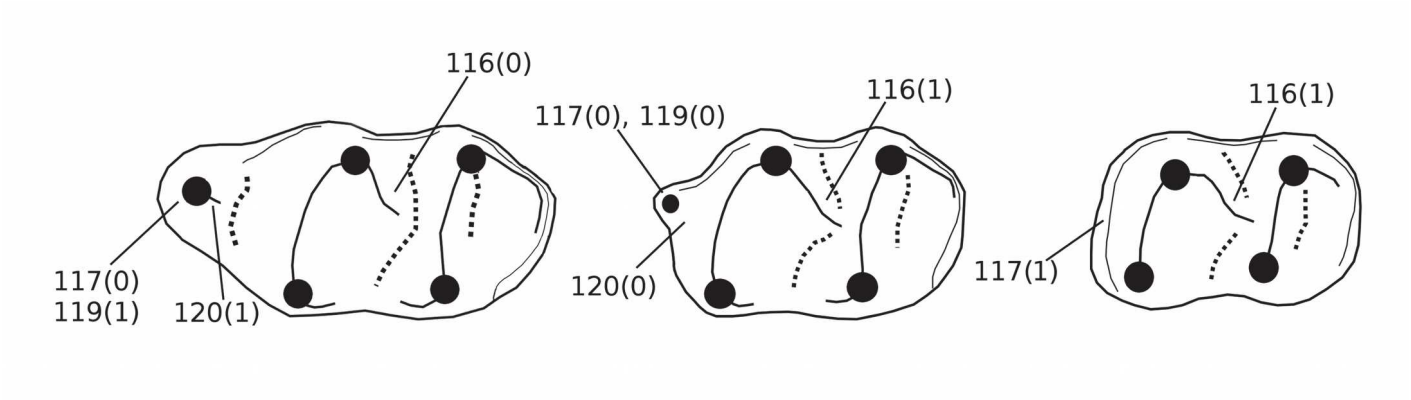


Figure 29. Schéma des états de caractères de la m3

Figure 29. Schemes of characters states of the m3

117. Hypoconulide sur la m3/Hypoconulid on m3 (From Holbrook (2009):59; Rose et al. (2014):204)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

118. Hauteur de l'hypoconulide/Hypoconulid height (From Robinet et al. (2015):110)

(0) Bas/Low

(1) Haut/High

119. Vallée entre l'hypolophide et l'hypoconulide sur la m3/Hypolophid-hypoconulid valley on m3 (From Robinet et al. (2015):112; Bai et al. (2018):30)

(0) Plus étroite que la vallée entre le protolophide et l'hypolophide/Narrower than the protolophid-hypolophid valley

(1) Aussi longue que la vallée entre le protolophide et l'hypolophide/as long as the protolophid-hypolophid valley

120. Préhypocristulide/Prehypocristidulid (Modified from Robinet et al. (2015):111)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

121. Orientation des bandes HSB/HSB orientation

(0) Transverses/Transverse

(1) Composées/compound

(2) Courbées/Curved

(3) Verticales/Vertical

122. Nasal (From Robinet et al. (2015):113)

(0) Surplombe le prémaxillaire/Overlaying the premaxilar

(1) Ne surplombe pas le prémaxillaire/Not overlaying the premaxilar

123. Incisure du nasal/Nasal notch (From Robinet et al. (2015):114)

(0) Situé antérieurement à la canine/To before the canine

(1) Situé au niveau de la canine, ou plus distalement/To the canine or behind it

124. Connexion entre le nasal et le lacrymal/Nasal-lacrymal connection (From Robinet et al. (2015):115; Bai et al. (2018):70)

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

125. Suture prémaxillaire-maxillaire/Premaxilla-maxilla suture (From Robinet et al. (2015):116)

(0) Verticale/Vertical

(1) Oblique/Slanting

126. Fosse préorbitale/Preorbital fossa (From Robinet et al. (2015):117)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

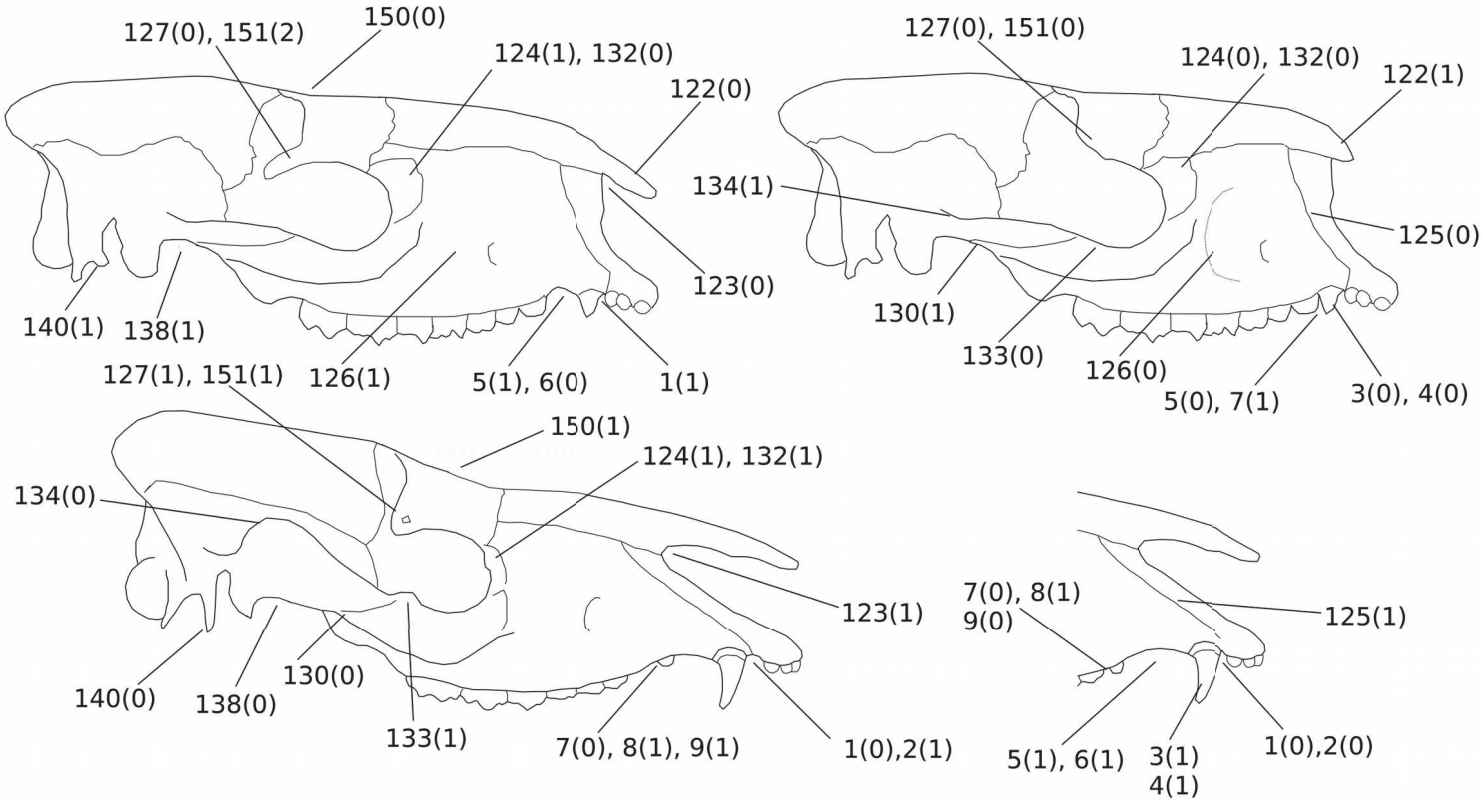


Figure 30. Schéma des états de caractères portés par le crâne (1)

Figure 30. Schemes of characters states of the cranium (1)

127. Foramen supraorbital/Supraorbital foramen (Modified from Holbrook (2009):6; Rose et al. (2014):13; Robinet et al. (2015):118)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

128. Foramen post-glénoïde/Postglenoid foramen (From Holbrook (2009):11; Rose et al. (2014): 26; Robinet et al. (2015):119)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

129. Processus post-glénoïde/Postglenoid process (From Holbrook (2009):10; Rose et al. (2014):25; Robinet et al. (2015):120)

(0) Orienté antérieurement/Anteriorly directed

(1) Orienté antéro-latéralement/anterolaterally directed

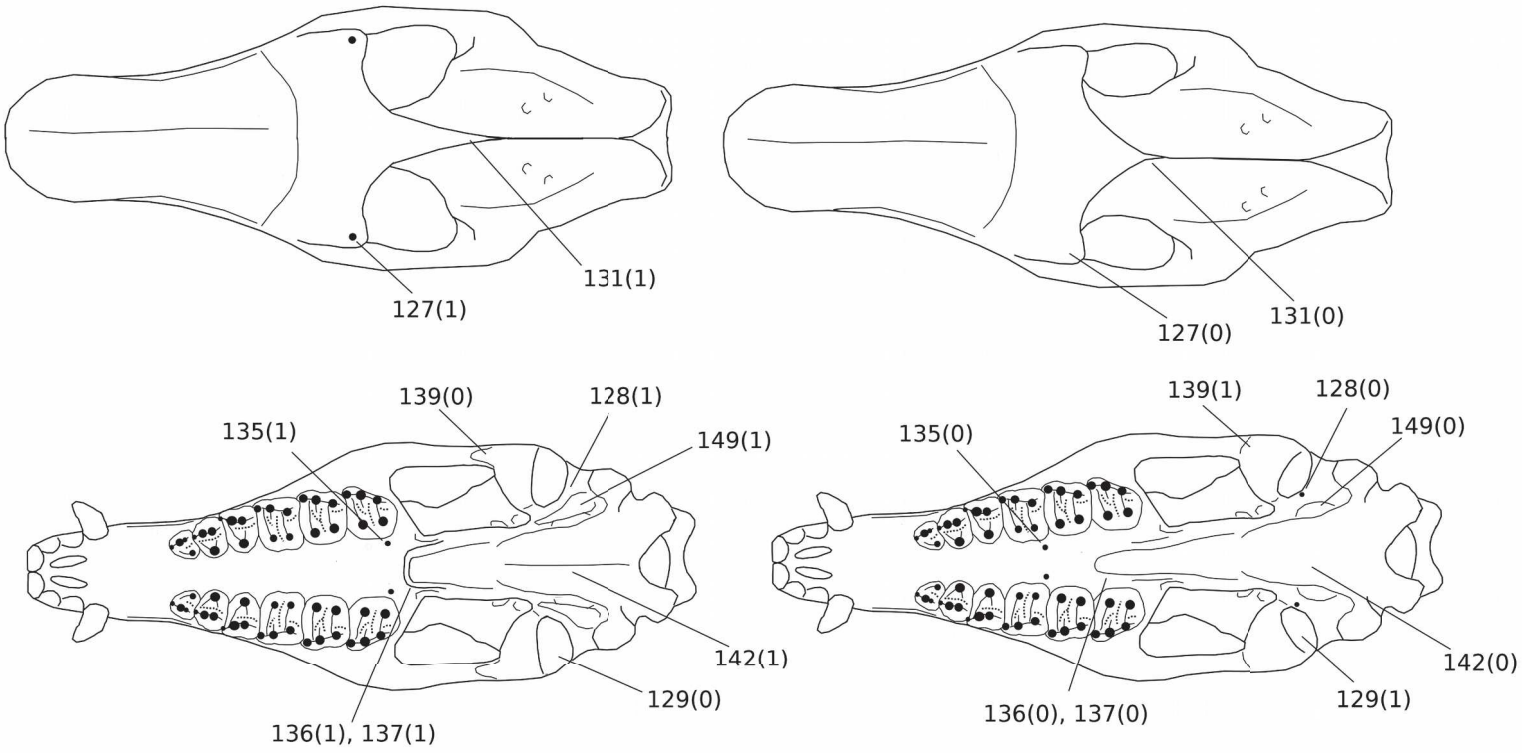


Figure 31. Schéma des états de caractères portés par le crâne (2)

Figure 31. Schemes of characters states of the cranium (2)

130. Extension postérieure du jugal/Posterior extension of the jugal. Ordonné/Ordered (Modified from Rose et al. (2014):22; Robinet et al. (2015):121)

(0) Antérieure à la cavité glénoïde/To before the glenoid cavity

(1) A la base de la cavité glénoïde/To the base of the glenoid cavity

(2) Milieu de la cavité glénoïde/To the middle of the glenoid cavity

131. Jonction des lignes du frontal/Frontal lines junction (From Robinet et al. (2015):122)

(0) Juste posterieure aux orbites/Just behind the orbit

(1) Plus postérieure/Much more posterior

132. Extension faciale du lacrymal/Facial portion of the lacrymal (Modified from Rose et al. (2014):11; Robinet et al. (2015):123)

(0) Modérée/Moderate

(1) Petite ou réduite/Small or reduced

133. Processus post-orbital du jugal/Postorbital process of the jugal (From Robinet et al. (2015):126)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

134. Partie postérieure des arches zygomatiques/Posterior part of the zygomatic arch (From Robinet et al. (2015):127)

(0) Plus haute que le bord dorsal de l'orbite/Up to the superior edge of the orbit

(1) Plus basse que le bord dorsal de l'orbite/Lower than the superior edge of the orbit

135. Foramen palatin posterieur/Posterior palatine foramina (From Robinet et al. (2015):132)

(0) Antérieurs aux M2/Anterior to M2

(1) Au niveau de la M2 ou nucales/ Up to M2 or behind

136. Torus délimitant les choanes/Ridge delimiting the choanae (From Robinet et al. (2015):133)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

137. Ouverture des choanes/Choanal opening (From Robinet et al. (2015):134)

(0) Antérieures ou au niveau des M3/Anterior or up to M3

(1) Plus nucal que les M3/Behind M3

138. Cavité glénoïde/Glenoid cavity (From Robinet et al. (2015):135)

(0) Inclinée rostro-ventrallement/Rostro-ventrally slanted

(1) Concave/Concave

139. Surface d'articulation de la cavité glénoïde/Articular surface of the glenoid cavity

(0) Étendue antérieurement/Anterior expension

(1) Ovale/Oval

140. Taille du processus du post-tympanique par rapport aux processus post-glénoïde/Posttympanic process size relative to postglenoid process (From Holbrook (2009):12; Rose et al. (2014):27; Robinet et al. (2015):137)

(0) Égale/Equal

(1) Plus court/Shorter

141. Orientation du processus jugulaire/ Jugular process orientation (From Robinet et al. (2015):138)

(0) Ventrale/Ventral

(1) Ventrale et latérale/Ventral and lateral

142. Basioccipital (From Robinet et al. (2015):139)

(0) Présente une crête médiale/With a medial crest

(1) Lisse/Smooth

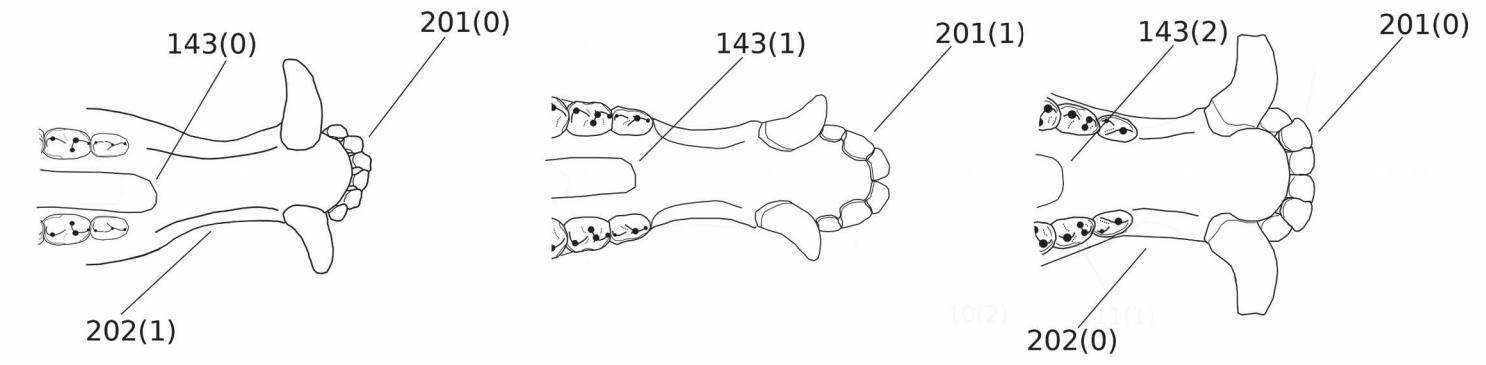


Figure 32. Schéma des états de caractères portés par la mandibule (1)

Figure 32. Schemes of characters states of the mandible (1)

143. Extension postérieure de la symphyse mandibulaire/Posterior extension of the mandibular symphysis. Ordonné/Ordered (From Robinet et al. (2015):143)

(0) Plus rostral que la p2/Anterior, rostrally to the p2

(1) Au niveau de la p2/Up to p2

(2) Plus nucal que la p2/Posterior, nucally to the p2144. Foramen mentoniers/Foramen mentale (From Robinet et al. (2015):144)

(0) Un seul/Only one

(1) Plusieurs/Several

145. Position la plus antérieure des foramens mentonniers/Anterior position of the foramen mentale. Ordonné/Ordered (From Robinet et al. (2015):145)

(0) Plus rostral que la p2/Before p2

(1) Au niveau de la p2/Up to p2

(2) Plus nucal que la p2/Behind p2

146. Position la plus postérieure des foramens mentonniers/Posterior position of the foramen mentale. Ordonné/Ordered (From Robinet et al. (2015):146)

(0) Plus rostral que la p4/Before p4

(1) Au niveau de la p4/Up to p4

(2) Plus nucal que la p4/Behind p4

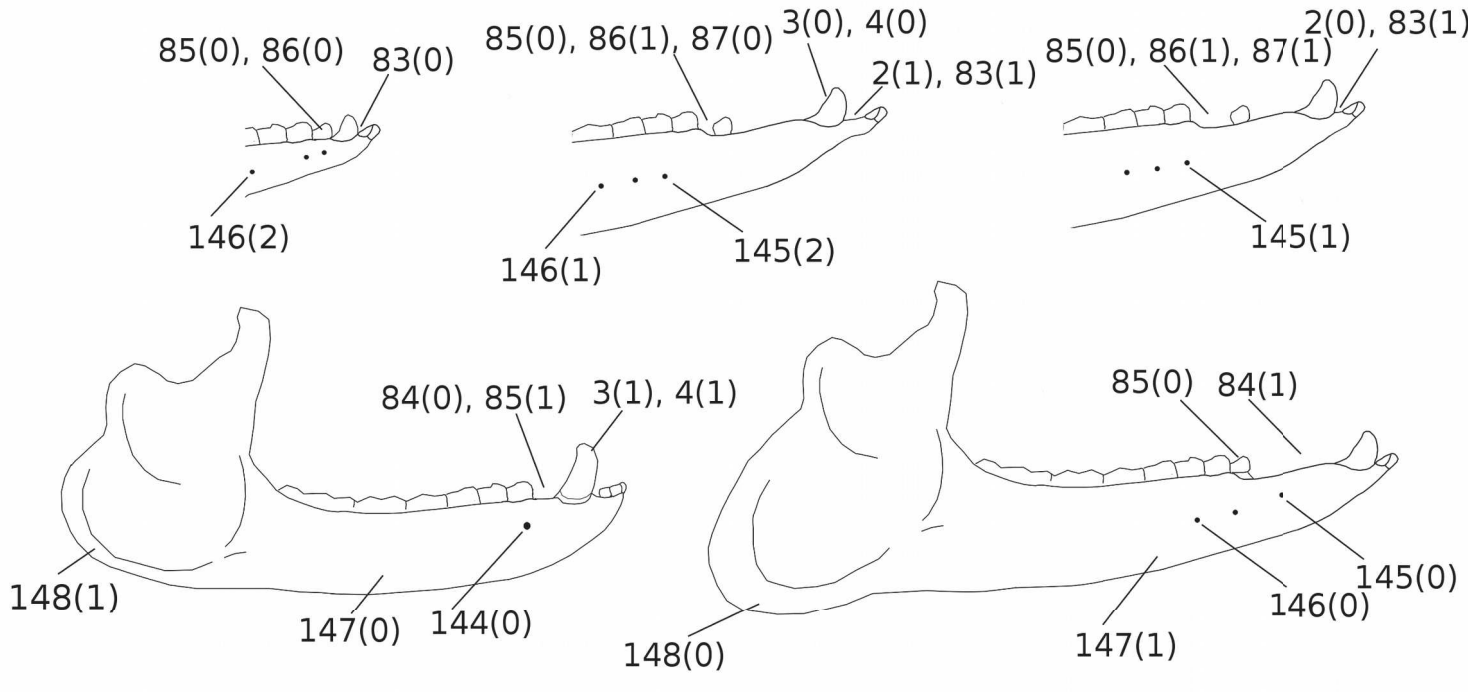


Figure 33. Schéma des états de caractères portés par la mandibule (2)

Figure 33. Schemes of characters states of the mandible (2)

147. Hauteur du corps mandibulaire/Height of the corpus mandibulae (From Robinet et al. (2015):147)

(0) Augmente en taille antéroposterieurement/Anteroposteriorly increasing

(1) Constante/Constant

148. Angle mandibulaire/Mandibular angle (From Robinet et al. (2015):148)

(0) Étendue ventralement/Ventrally extended

(1) Pas étendue ventralement/Not extended

149. Ectotympanique/Ectotympanic (Modified from Holbrook (2009):14; Rose et al. (2014):35)

(0) Fin, peu attaché au crâne/ Thin, poorly attached to the skull

(1) Large, forme une plate forme, solidement attaché au crâne/ Broad, plat-form like, strongly attached to the skull

150. Angle entre le rostre et la boîte crânienne, forme un crâne en dôme/Domeforhead, angle between the rostrum and the braincase

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

151. Processus supra-orbital/Supraorbital process (From Rose et al. (2014):12)

(0) Absente/Absent

(1) Présent, court/Present, short

(2) Présent, long et étendu ventralement/Present, long and extending ventrally

152. Tuber spinae

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

153. Taille de la fosse sous-épineuse de la scapula/Infraspinous fossa size

(0) Peu étendue/Weakly extended

(1) Fortement étendue, forme triangulaire/Strongly extended, triangular shape

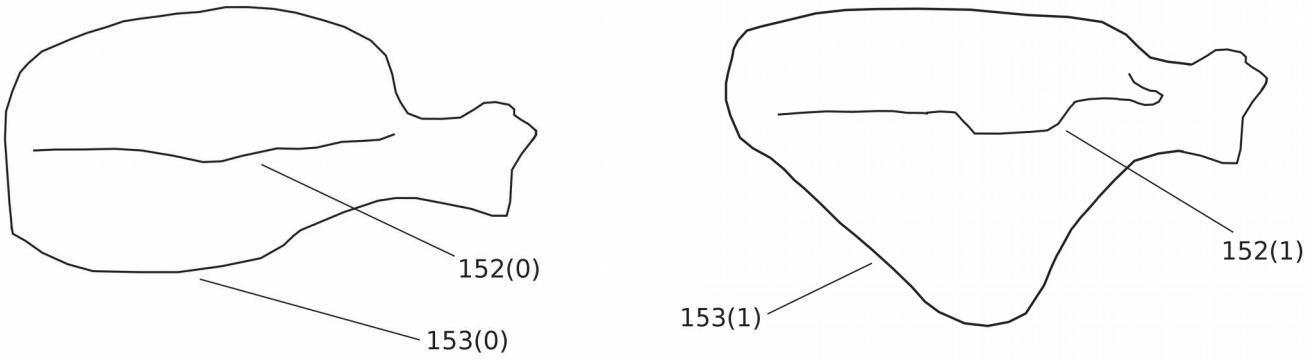


Figure 34. Schéma des états de caractères de la scapula

Figure 34. Schemes of characters states of the scapula

154. "Lateral articular shelf" distal sur l'humérus/Lateral articular shelf of distal humerus (From Holbrook (2009):17; Rose et al. (2014):45)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

155. Crête deltopectorale de l'humérus/Deltopectoral crest of the humerus. Ordonné/Ordered

(0) Peu développée/weakly developed

(1) Fortement développée/strongly developed

(2) Fortement développée, forme un crochet latéralement/strongly developed, form a hook laterally

156. Capitulum de l'humérus/Capitulum humerus. Ordonné/Ordered (From Rose et al. (2014):50)

(0) Arrondis/round

(1) Forme une légère « quille » /gently keeled

(2) Forme une « quille » prononcée/distinctly, sharply keeled

157. Foramen entépicondylaire/Entepicondylar foramen (From Holbrook (2009):18; Rose et al. (2014):47)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

158. Apophyse distal du magnum/Distal apophysis of the magnum. Ordonné/Ordered

(0) Allongée/Long

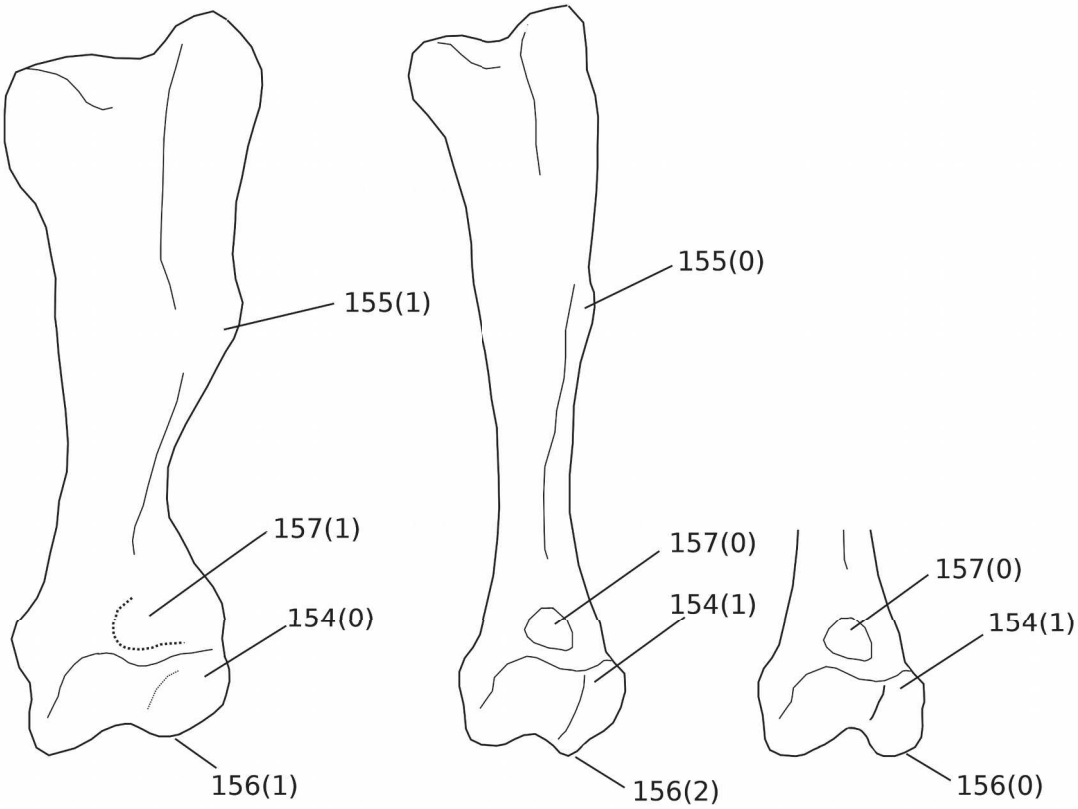


Figure 35. Schéma des états de caractères de la humérus

Figure 35. Schemes of characters states of the humerus

(1) Bulbeuse/Bulbous

(2) Petite ou réduite/Small reduced

159. Nombre des doigts de la patte antérieure/Number of manuel digit. Ordonné/Ordered (From Holbrook (2009):19; modified from Rose et al. (2014):63-64)

(0) 5

(1) 4

(2) Moins/Fewer

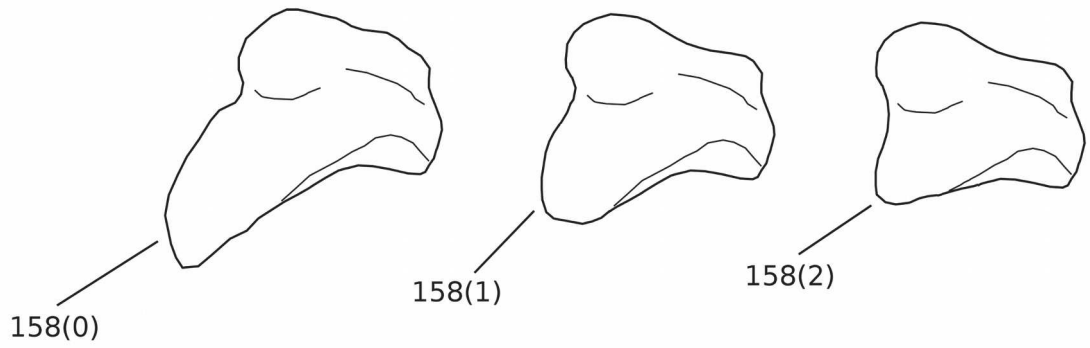


Figure 36. Schéma des états de caractères de la magnum

Figure 36. Schemes of characters states of the magnum

160. Taille des phalanges proximales/Proximal phalanx size (From Rose et al. (2014):103)

(0) Longue et fine/Long and thin

(1) Petite et épaisse/Small and thick

161. Bord antérieur de la crête iliaque/Anterior iliac crest. Ordonné/Ordered (From Rose et al. (2014):65)

(0) Arrondie/Round

(1) Légèrement concave ou droite/Sligthly concave or straight

(2) Fortement concave/Deeply concave

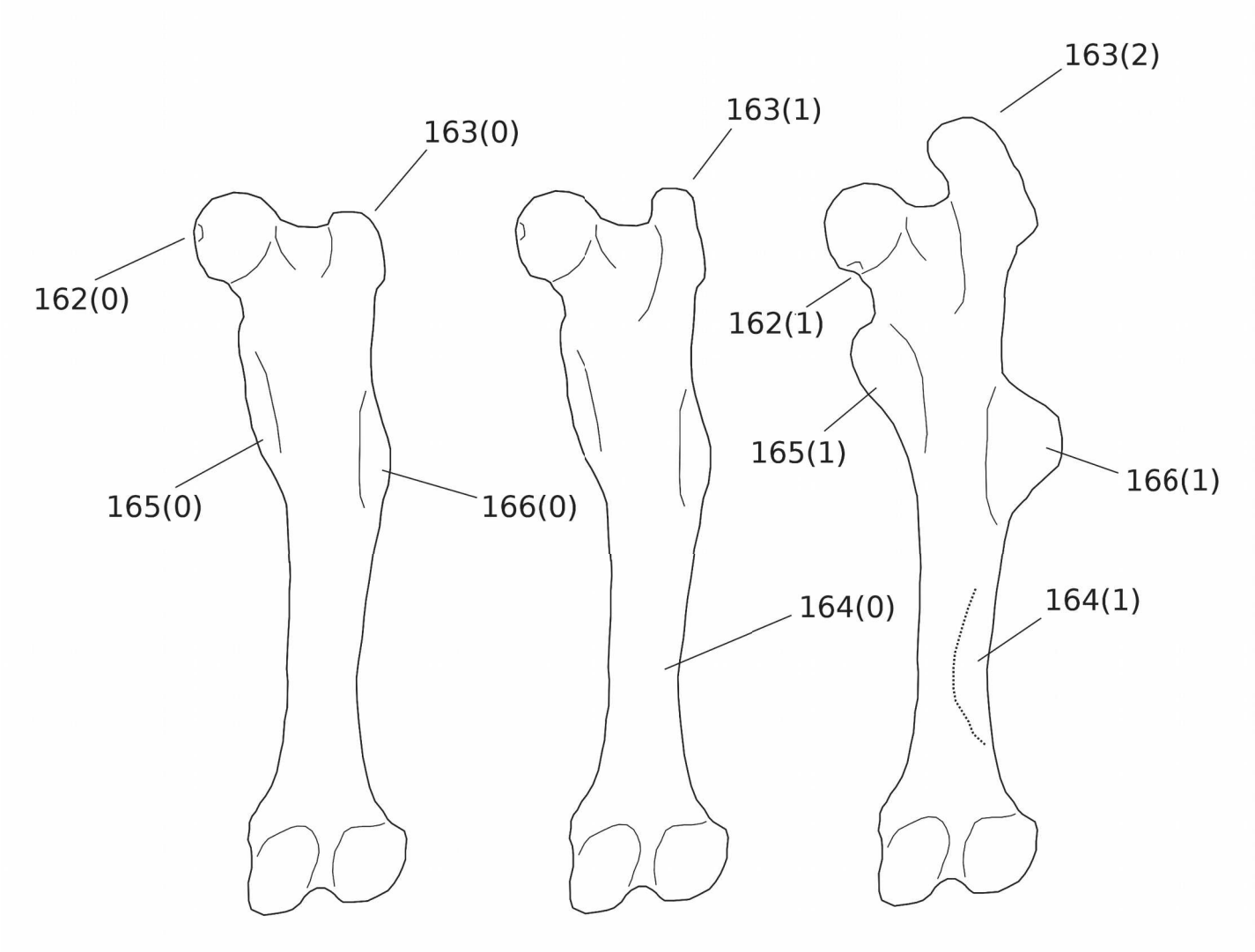


Figure 37. Schéma des états de caractères de la fémur

Figure 37. Schemes of characters states of the femur

162. *Fovea capitis*. Ordonné/Ordered (From Holbrook (2009):20; Rose et al. (2014):66)

(0) Située loin du bord de la tête fémorale/Placed away from the margin of the femoral head'

(1) Proche du bord de la tête fémorale/Marginally positioned

(2) Absente/Absent

163. Grand trochanter du fémur/Greater trochanter of femur. Ordonné/Ordered (From Holbrook (2009):21; Rose et al. (2014):67)

(0) Partie proximale du grand trochanter située plus distalement que l'extrémité proximale de la tête fémorale/Proximal end of the greater trochanter lies distal to the proximal extent of the femoral head

(1) Aussi haut ou légèrement plus haut que la tête fémorale/About even with head or highter

(2) Plus haute que la tête/Higher than head

164. Fosse supracondylaire (insertion du muscle gastrocnemius)/Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle) (From Holbrook (2009):22; Rose et al. (2014):70)

(0) Absente/Absent

(1) Présente/Present

165. Petit trochanter/Small trochanter

(0) Peu étendue, forme une crête épaisse/Weak, form a broad crest

(1) Large, forme une lame étendue/Strong, forms a blade,

166. Troisième trochanter/Third trochanter (Modified from Rose et al. (2014):69)

(0) Peu étendue latéralement/Weakly laterally extended

(1) Fortement étendue latéralement/Strongly extended laterally

167. Sulcus tuberosititas tibia

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

168. Entocunéiforme/Entocuneiform (Modified from Holbrook (2009):26; Rose et al. (2014):97)

(0) Placé sur le bord médialement/Positioned on the medial (tibial) side of the tarsus

(1) Placé postérieurement/Posteriorly placed

169. Présence entocunéiforme/Presence entocuneiform (Modified from Holbrook (2009):26; Rose et al. (2014):97)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

170. Peroneal tubercle (From Rose et al. (2014):93)

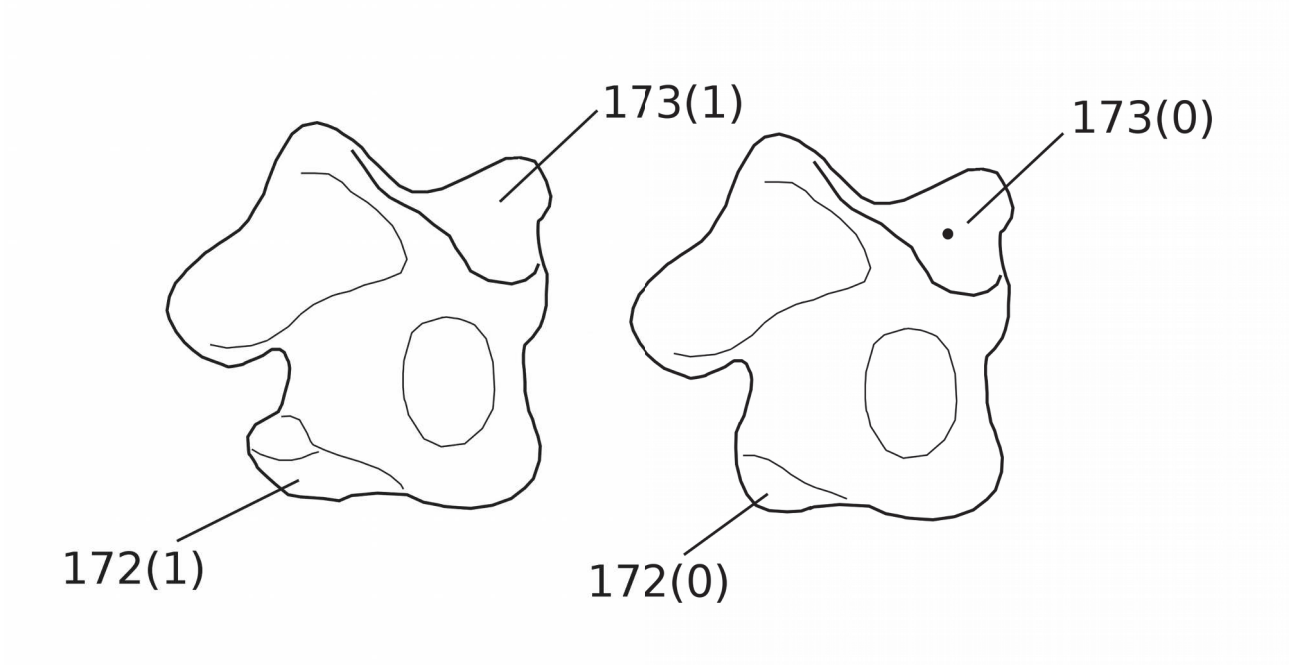


Figure 38. Schéma des états de caractères de l'astragal

Figure 38. Schemes of characters states of the astragalus

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

171. Contact entre le calcaneum et le naviculaire/Calcanonavicular contact (From Rose et al. (2014):94)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

172. Contact entre l'astragal et le cuboïde/Contact astragal-cuboid

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

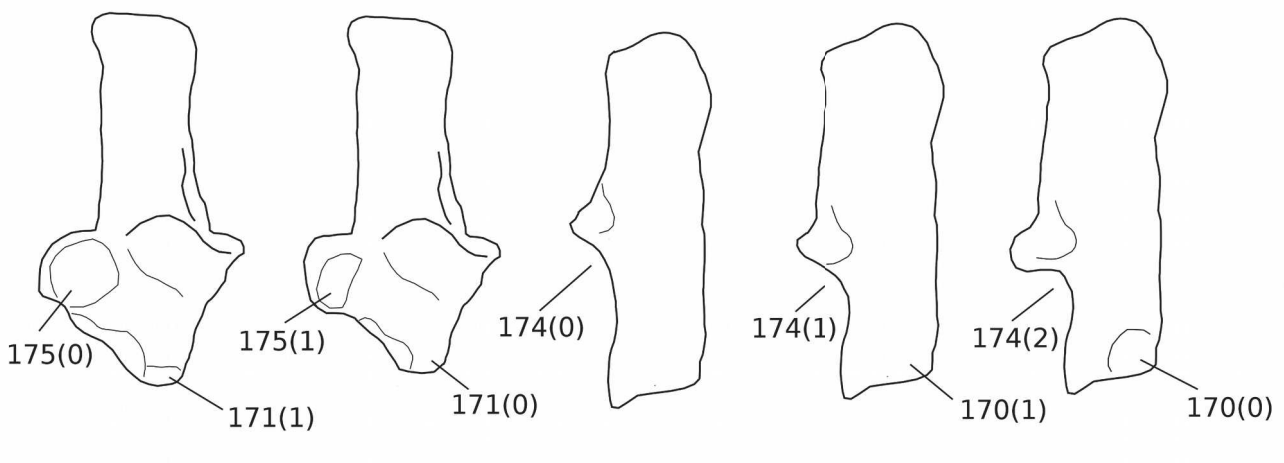


Figure 39. Schéma des états de caractères du calcaneum

Figure 39. Schemes of characters states of the calcaneum

173. Foramen ou canal de l'astragal/Astragalar foramen or canal (From Rose et al. (2014):75; Bai et al. (2018):40)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

174. Orientation de la facette astragalaire en vue latérale/Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view. Ordonné/Ordered (From Rose et al. (2014):88)

(0) Inclinée proximalement, ne forme pas d'angle au sein de la facette/Sloping proximally with no angle formed within facet

(1) Légèrement inclinée proximalement, forme un angle arrondis en vue latérale/Sloping slightly proximally facet has a rounded angle within it

(2) Perpendiculaire avec l'axe du calcaneum, forme un angle marquée/Perpendicular to long axis facet forms sharp angle

175. Forme de la facette du *sustentaculum* du calcaneum/Shape of facet of *sustentaculum* of calcaneum (From Rose et al. (2014):90)

(0) Ronde ou ovale/Round or oval

(1) Étroite, bord latéral droit/Narrow, straight on lateral edge

176. Orientation du bord distal du calcaneum entre le sustentaculum et la facette cuboïde/Orientation of distal edge of calcaneum between sustentaculum and cuboid facet. Ordonné/Ordered (From Rose et al. (2014):91)

(0) Forme un angle obtus avec l'axe long du calcaneum/Makes wide angle with long axis

(1) Forme un angle aigü avec l'axe long du calcaneum/Makes acute angle with long axis

(2) Étendue en une "distal shelf" qui forme un angle droit/Expended into distal shelf that forms right angle

177. Angle entre la facette cuboïde de l'astragale et calcanéale/Angle between the cuboid and calcaneum facet

(0) Presque droite/Almost right

(1) Presque plate/Almost flat

178. Nombre de doigts de la patte postérieure/ Number of digit of the pes. Ordonné/Ordered (Modified from Rose et al. (2014):101-102)

(0) 5

(1) 4

(2) Moins/Fewer

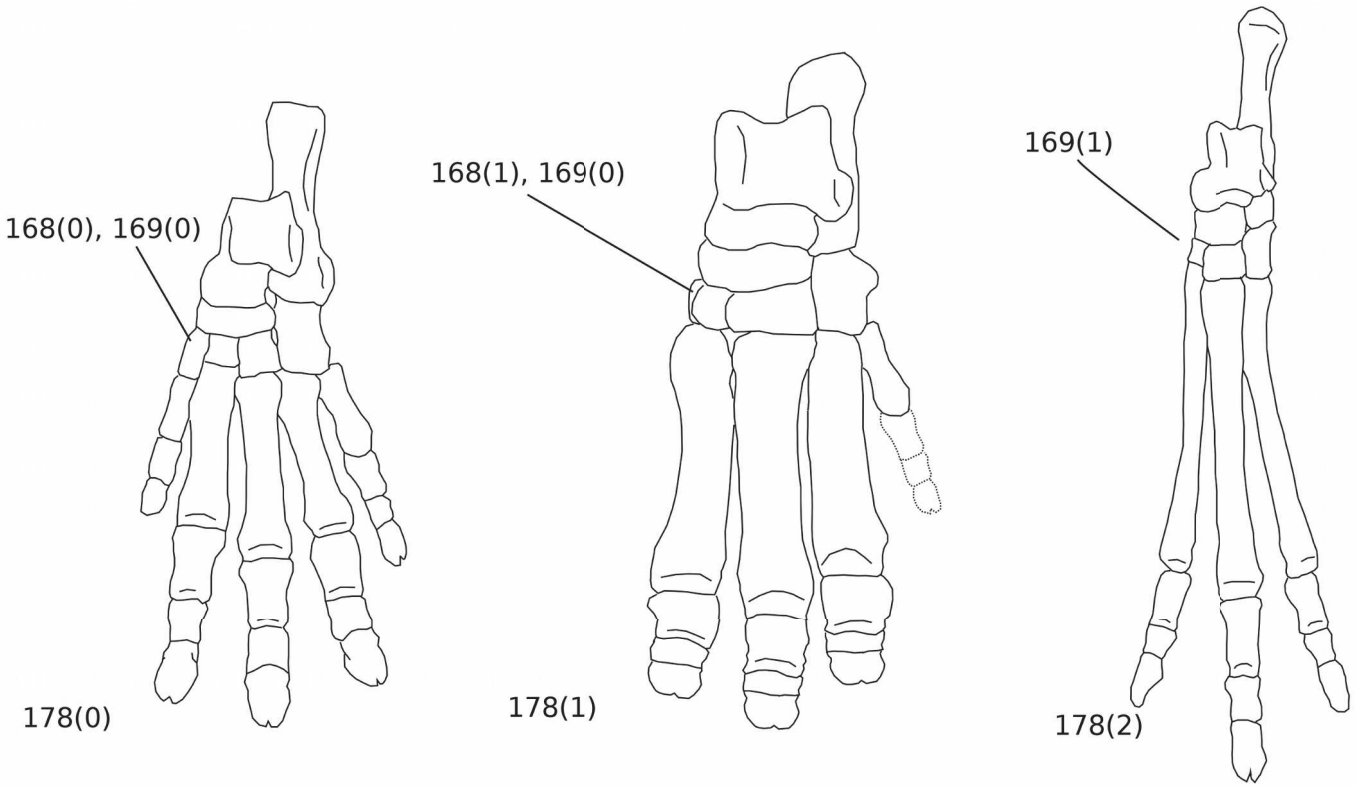


Figure 40. Schéma des états de caractères du pied

Figure 40. Schemes of characters states of the pes

179. Forme de la dP3/DP3 form

(0) Triangulaire ou sub-quadrangulaire/Triangular or subquadrangular

(1) Quadrangulaire/Quadrangular

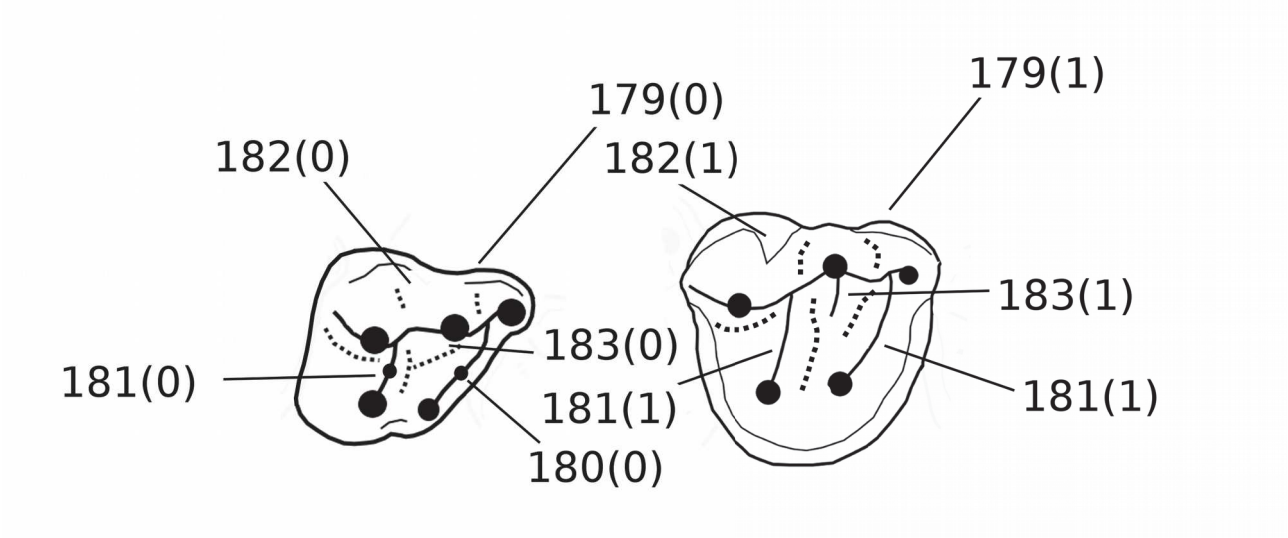


Figure 41. Schéma des états de caractères de la dP3-dP4

Figure 41. Schemes of characters states of the dP3-dP4

180. Paraconule sur la dP3-dP4/Paraconule on dP3-dP4

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

181. Métaconule de la dP3-dP4/Metaconule on dP3-dP4

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

182. Ectostyle sur les prémolaires déciduales/Ectostyle on dPs

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

183. Endoparacrista sur les prémolaires déciduales/Endoparacrista on dPs

(0) Absente/Absent

(1) Présent/Present

184. Taille du paraconide sur la dp2/Size paraconid dp2

(0) small

(1) broad

185. Métaconide sur la dp2/Metaconid dp2

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

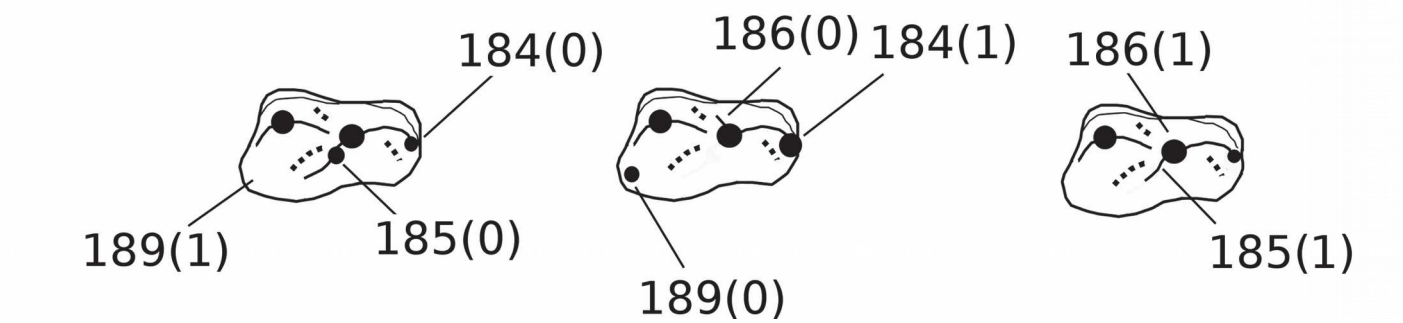


Figure 42. Schéma des états de caractères de la dP2

Figure 42. Schemes of characters states of the dP2

186. Postprotocristide sur la dp2/Postprotocristid dp2

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

187. Postprotocristide sur la dp3/Postprotocristid dp3

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

188. Postprotocristide sur la dp4/Postprotocristid dp4

(0) Présente/Present

(1) Absente/Absent

189. Entoconide sur la dp2/Entoconid on dp2

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

190. Métaconide et protoconide sur la dp3/Metaconid and protoconid in dp3

(0) Proches/Close

(1) Distants/Distant

191. Paraconide sur la dp3/Paraconid on dp3

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

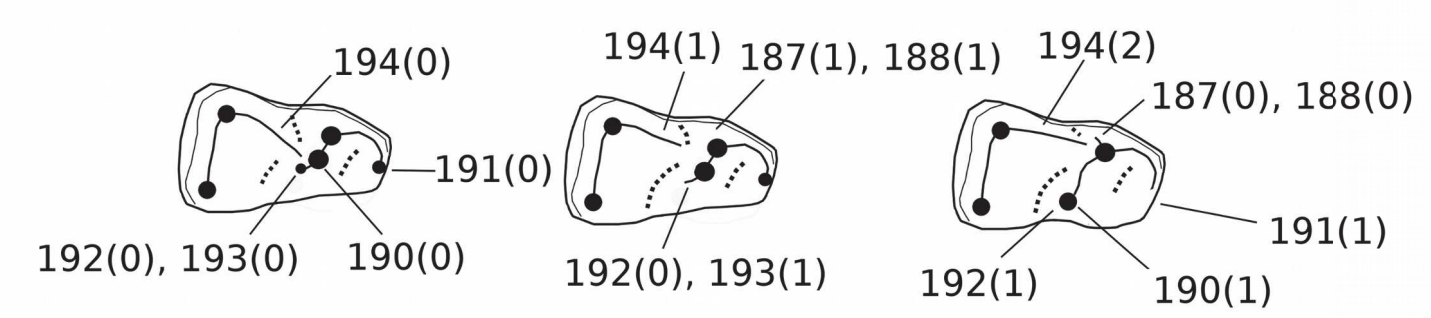


Figure 43. Schéma des états de caractères de la dp3-dp4

Figure 43. Schemes of characters states of the dp3-dp4

192. Postectométacristide (métastylide) sur les dps/Postectometacristid (metastylid) on dps

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

193. Épaisseur de la postectométacristide (métastylide)/Strength of the postectometacristid (metastylid) dps

(0) Force, métaconide jumelé/Strong, twinned

(1) Peu épais/Weak

194. Orientation de la préhypocristide de la dps/Direction prehypocristid in dps. Ordonné/Ordered

(0) Vers le métaconide/Toward the metaconid

(1) Vers le milieu du protolophide/Toward the middle the protolophid

(2) Vers le protoconide/Toward the protoconid

195. Nombre de cuspides labiales sur la dP2/Number of labial cusps on dP2

(0) Une/One

(1) Deux/Two

196. Nombre de cuspides linguales sur la dP2/Number of lingual cusps on dP2. Ordonné/Ordered

(0) Zéro/Zero

(1) Une/One

(2) Deux/Two

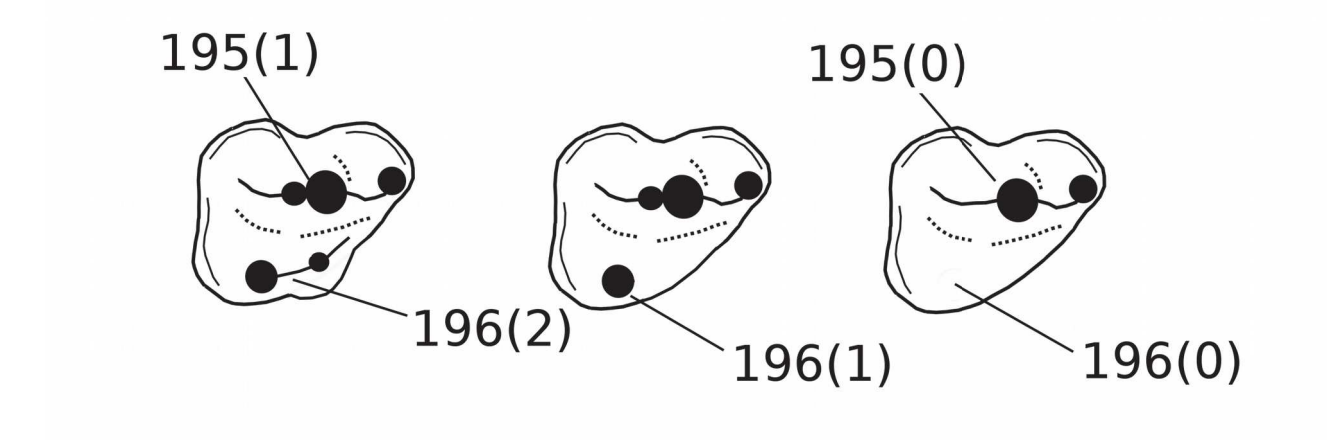


Figure 44. Schéma des états de caractères de la dP2

Figure 44. Schemes of characters states of the dP2

197. Cingulum lingual des molaires/Lingual cingulum on molars (Modified from Rose et al. (2014) :159)

(0) Continue/Continuous

(1) Interrompus sous le protocone et l'hypocone/Interrupted under the protocone and hypocone

198. Hypoconulide sur les m1-m2/Hypoconulid on m1-m2 (Modified from Rose et al. (2014):201)

(0) Présent/Present

(1) Absent/Absent

199. Taille de l'hypoconulide sur les m1-m2/Size of the hypoconulid on m1-m2 (Modified from Rose et al. (2014):201)

(0) Large/Strong

(1) Réduit, très petit/Reduced or very small

200. Protocône de la P2/Protocone on P2 (Modified from Rose et al. (2014):113)

(0) Absent/Absent

(1) Présent/Present

201. Alignement des incisives inférieures/Alignement lower incisors

(0) Ogive ou transverse, la i1 et la i2 aussi rostrales/Ogive/transverse, i1 and i2 at the same level

(1) Alignées rostro-nucalement/Rostro-nucally aligned

202. Constriction latérale de la symphyse/Constriction of the symphysis (From Robinet et al. (2015):141)

(0) Peu prononcée/Weak

(1) Prononcée/Prononced

203. Taille de la symphyse/Symphysis size

(0) Étroite dorso-ventralement, s'affine rostralement/Thin dorsoventrally, tappers significantly rostrally

(1) Large dorso-ventralement/Broad dorsoventrally

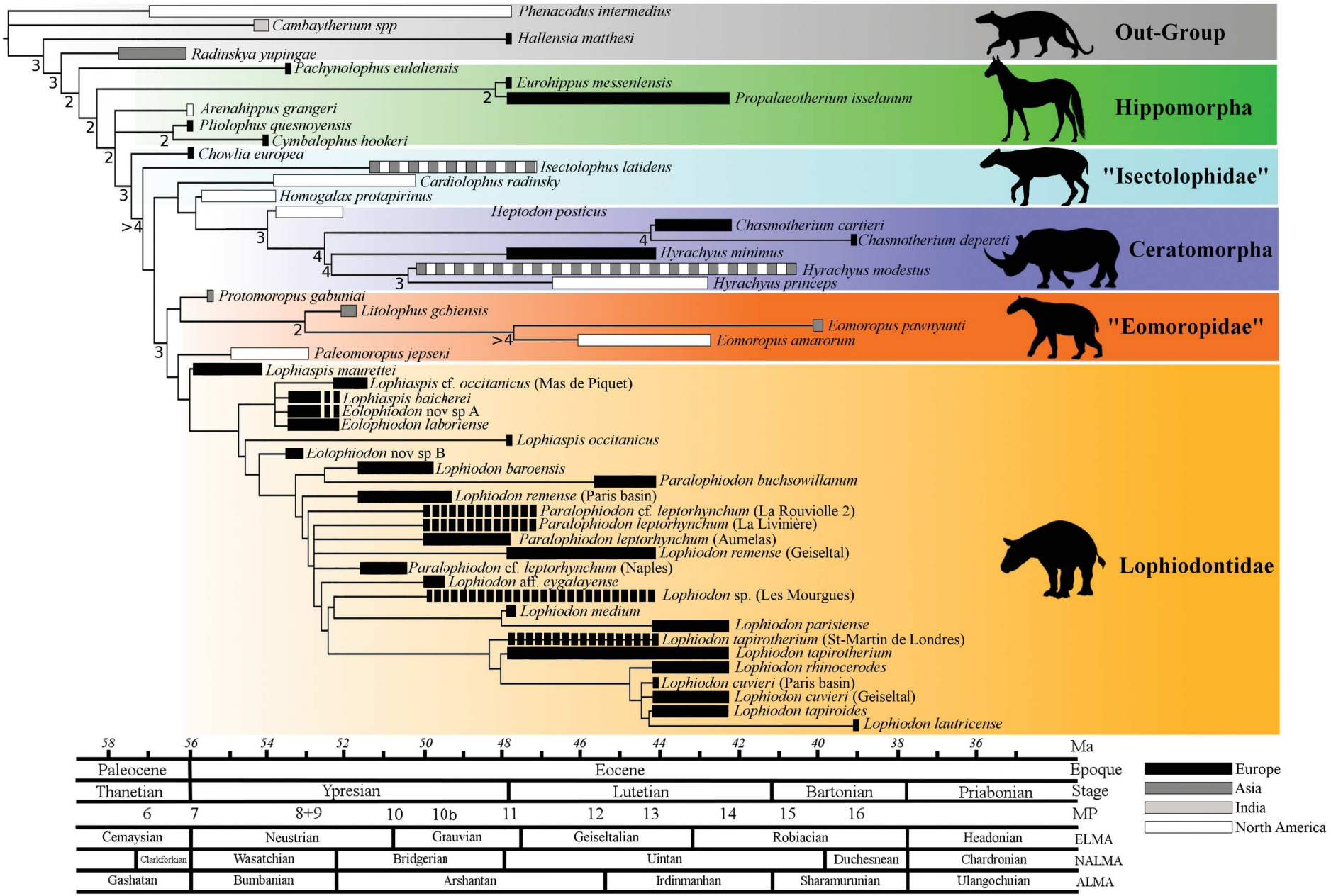
1.4 Traitement des données

Les matrices ont été analysées sous le logiciel Paup 4.0a162 (Swofford, 2003) avec une méthode de recherche heuristique avec 1000 réplications et additions aléatoires de séquences taxonomiques imposées à chaque réplication (option “branch swapping with random stepwise addition” et “TBR swapping alogrithm” dans Paup). Les indices de cohérence et de rétention ainsi que les indices de Bremer ont été calculés sous Paup. Les synapomorphies non ambiguës ont été identifiées par cartographie des caractères sur les arbres résultants de l’analyse cladistique avec le logiciel Mesquite (Version 3.04; Maddison et Maddison, 2015).

2. Résultats

2.1 Matrice principale

L’analyse phylogénétique de la matrice principale résulte en 210 arbres de 1126 pas. L’indice d’homoplasie est égal à 0,8, l’indice de cohérence «re-scaled » est égal à 0,37 et l’indice de rétention est égal à 0,6.La topologie du consensus strict (Fig. 25) est relativement bien résolue pour les relations interfamiliales avec peu de polytomies.


Phenacodus intermedius
Cambaytherium spp
Hallensia matthesi
Out-Group
Radinskya yupingae
Pachynolophus eulaliensis
Eurohippus messenlensis
Propalaeotherium isselanum
Hippomorpha
Arenahippus grangeri
Pliolophus quesnoyensis
Cymbalophus hookeri
Chowlia europea
Isectolophus latidens
Cardiolophus radinsky
Homogalax protapirinus
"Isectolophidae"
Heptodon posticus
Chasmotherium cartieri
Chasmotherium depereti
Hyrachyus minimus
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps
Ceratomorpha
Protomoropus gabuniai
Litolophus gobiensis
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
"Eomoropidae"
Paleomoropus jepseni
Lophiaspis maurettei
Lophiaspis cf. occitanicus (Mas de Piquet)
Lophiaspis baicherei
Eolophiodon nov sp A
Eolophiodon laboriense
Lophiaspis occitanicus
Eolophiodon nov sp B
Lophiodon baroensis
Paralophiodon buchsowillanum
Lophiodon remense (Paris basin)
Paralophiodon cf. leptorhynchum (La Rouviolle 2)
Paralophiodon leptorhynchum (La Livinière)
Paralophiodon leptorhynchum (Aumelas)
Lophiodon remense (Geiseltal)
Paralophiodon cf. leptorhynchum (Naples)
Lophiodon aff. eygalayense
Lophiodon sp. (Les Mourgues)
Lophiodon medium
Lophiodon parisiense
Lophiodon tapirotherium (St-Martin de Londres)
Lophiodon tapirotherium
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodon cuvieri (Paris basin)
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
Lophiodon tapiroides
Lophiodon lautricense
Lophiodontidae
58 56 54 52 50 48 46 44 42 40 38 36 Ma
Paleocene Eocene Epoque
Thanetian Ypresian Lutetian Bartonian Priabonian Stage
6 7 8+9 10 10b 11 12 13 14 15 16 MP
Cemaysian Neustrian Grauvian Geiseltalian Robiacian Headonian ELMA
Clarkforkian Wasatchian Bridgerian Uintan Duchesnean Chardronian NALMA
Gashatan Bumbanian Arshantan Irdinmanhan Sharamurunian Ulangochuian ALMA
Europe
Asia
India
North America

Page précédente

Figure 45. Topologie issue de l'analyse principale. Arbre de consensus strict des 210 arbres les plus parcimonieux. Longueur de l'arbre =1126 pas. HI=0,8, CI=0,37, RC=0,6. Indice de Bremer supérieur à 1 figurés au niveau des noeuds. La position du MP8+9 et MP10 suivent Yans et al., 2014; Noiret et al., 2016.

Previous page

Figure 45. Topology of the main analysis. Strict consensus tree of the 210 most parcimonious topology. Tree length =1126 steps. HI=0,8, CI=0,37, RC=0,6. Bremer index greater than 1 are figured at the nodes of the topology. The position of the MP8+9 and MP10 follow Yans et al., 2014; Noiret et al., 2016.

Les hippomorphes se trouvent à la base du clade des périssodactyles et sont paraphylétiques. *Radinskya yupingae* est placé en stem-périssodactyle et *Hallensia* spp. n'est pas regroupé avec les autres périssodactyles.

Les isectolophidés, les cératomorphes, les éomoropidés et les lophiodontidés sont regroupés dans un clade monophylétique. Ce clade est fortement soutenu par un indice de Bremer de 3 et par 6 synapomorphies non ambiguës : parastyle haut sur les P3-P4 (25^1), parastyle haut sur M1-M2 (53^1), connexion entre le métalophe et l'ectolophe sur les molaires supérieures (63^1), présence d'une posthypocristide sur la p4 (105^1), entoconide plus distal que l'hypoconide sur les molaires inférieures (110^1), préhypocristide orientée vers le protoconide sur les molaires inférieures (113^2).

Les isectolophidés sont apparaissent paraphylétiques, *Chowlia europea* et *Isectolophus latidens* sont placés en groupe frère des cératomorphes et des Ancylopoda, alors que *Cardiolophus radinsky* et *Homogalax protapirinus* sont positionnés à la base des cératomorphes. Cependant, les nœuds associant *C. radinsky* et *H. protapirinus* avec les cératomorphes sont faiblement soutenus par un indice de Bremer de 1. Les cératomorphes (incluant *C. radinsky* et *H. protapirinus*) sont caractérisés par : l'absence d'une postprotocrista sur la P3 (36^0), la présence d'un tubercule péroneal (170^0), un alignement rostro-nucal des incisives inférieures (201^1) et par le bord distal du calcaneum qui forme un angle droit avec l'axe long de l'os (176^1) et qui est une synapomorphie exclusive du groupe.

Les cératomorphes stricts regroupent *Heptodon*, *Hyrachyus* et *Chasmotherium*. Le groupe est fortement soutenu par un indice de Bremer de 3 ; il est caractérisé également par 7 synapomorphies non ambiguës : un protocône non déplacé distalement sur la P2 (17^1), une P2 triangulaire en vue occlusale (18^1), une absence de paraconule sur les molaires (64^1), des processus post-glénoïdes orientés rostro-latéralement (129^1), un jugal s'étendant jusqu'à la base de la cavité glénoïde (130^1), une cavité glénoïde s'étendant antérieurement sur l'arche zygomatique (139^0) et par une facette du *sustentaculum* du calcaneum étroite et non ovale (175^1), qui est une synapomorphie exclusive du clade dans cette topologie.

Les lophiodontidés sont regroupés avec les éomoropidés dans un groupe monophylétique correspondant aux Ancylopoda. Le clade est fortement soutenu par un indice de Bremer de 3 et par 9 synapomorphies non ambiguës : un métacône plus lingual que le paracône sur la P3 (27^1), et sur la P4 (41^1), la présence d'un sillon sur la préprotocrista des molaires supérieures (67^1), un parastyle plus labial sur la M3 que sur la M2 (73^2), une préhypocristide des molaires orientée vers le centre du protolophide (113^1), un os lacrymal petit ou réduit (132^1), dont 3 synapomorphies exclusives : un diastème entre la P1-P2 long (9^1), l'absence de la p1 (85^1) et la présence d'un ectotympanique large et fusionné au crâne (149^1).

Les éomoropidés sont paraphylétiques avec *Paleomoropus jepseni* qui se retrouve en tant que groupe frère des lophiodontidés. Cependant, ce nœud n'est soutenu que par un indice de Bremer de 1 et par une synapomorphie non ambiguë : un métacône plus labial sur la M3 que sur la M2 (76^0).

Les lophiodontidés sont monophylétiques mais ne sont caractérisés que par une seule synapomorphie non ambiguë : l'interruption du cingulum sous les cuspides labiales des M1-M2

(197[1]). De plus, le nœud n'est soutenu que par un indice de Bremer de 1, à l'instar de tous les autres nœuds au sein de ce clade.

Lophiaspis maurettei est placé en tant que groupe frère de tous les autres lophiodontidés qui sont caractérisés par quatre synapomorphies non ambiguës : présence d'une endoparacrista sur la M3 (77[1]), absence de postectométacristide (108[0]) et : perte de la P1 (7[1]) et large paraconide sur la Dp2 (184[1]) qui sont deux synapomorphies non homoplasiques.

Les lophiodontidés basaux *Eolophiodon laboriense*, *E* nov. sp. A, *Ls. baicherei* et *Ls*. cf. *occitanicus* du Mas de Piquet sont associés dans un groupe monophylétique caractérisé par : un métacône plat labialement sur les prémolaires (28[0]) et une endoparacrista émoussée sur la M3 (79[1]) qui sont deux synapomorphies non ambiguës mais non exclusives.

Le *Ls*. *occitanicus* d'Issel est placé en tant que groupe frère du clade formé par *E*. nov. sp. B et *Lophiodon*. Le nœud n'est soutenu que par une seule synapomorphie non ambiguë : une P3 quadrangulaire (29[1]) présentant un CI faible (0,143).
Eolophiodon nov. sp. B se branche comme le groupe frère du clade *Lophiodon.* Ce clade n'est soutenu que par une seule synapomorphie non ambiguë: un métacône de taille égale au paracône sur la P3 (26[1]).

Toutes les espèces de *Lophiodon* sont regroupées dans un clade monophylétique Ce nœud est soutenu par 8 synapomorphies non ambiguës : un métacône convexe labialement sur la P2 (16[1]), une P2 triangulaire (18[1]), une absence de paraconule sur les molaires supérieures (64[1]), une absence de foramen post-glénoïde (128[1]), des lignes de sutures du frontal ne se rejoignant pas immédiatement après les orbites (131[1]), un os lacrymal de plus grande taille, une cavité glénoïde

non concave mais inclinée antéro-ventralement (138^0) et une symphyse mandibulaire se terminant nucalement après la p2 (143^2).

Le *L.* cf. *leptorhynchum* de La Rouviole 2 est placé en tant que groupe frère du clade regroupant les autres taxons de *Lophiodon* décris dans le Chapitre 4 et les *Lophiodon* aux prémolaires plus molarisées du MP11-MP16. Ce nœud est soutenu par 3 synapomorphies non ambiguës : une connexion entre la préprotocrista et l'ectolophe sur la P3 (33^1), une endoparacrista longue sur la M3 (78^1) et une absence de postectométacristide sur les prémolaires déciduales inférieures (192^1).

Les deux taxons de *L. leptorhynchum* (La Livinière et Aumelas) sont regroupés sur une polytomie avec le *L.* cf. *leptorhynchum* de Naples, le *L. remense* du Geiseltal et avec le clade formé par [*L.* aff. *eygalayense*-*L. sp.* (Les Mourgues)-*L. medium*-*L. parisiense*-*L. tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L. tapirotherium*-*L. rhinocerodes*-*L. cuvieri* (Paris Basin)-*L. cuvieri* (Geiseltal)-*L. tapiroides*-*L. Lautricense*]. Cette polytomie est soutenue par 2 synapomorphies non ambiguës : présence d'une endométacrista sur la P3 (32^1), une absence de connexion entre la postprotocrista et l'ectolophe (39^1). Dans 71 % des arbres, *L. leptorhynchum* de La Livinière et d'Aumelas apparaissent groupe frère ; ce nœud étant caractérisé par : un alignement rostro-nucal des incisives inférieures (201^1).

Le *L.* aff. *eygalayense* est placé en tant que groupe frère du clade formé par le groupe [*Lophiodon* des Mourgues-*L. medium*-*L. parisiense*] et *L. tapirotherium*-*L tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L. tapiroides*-*L. rhinocerodes*-*L. cuvieri* (Geiseltal et du bassin parisien)-*L. lautricense*. Le nœud est soutenu par 4 synapomorphies non ambiguës : des lignes de suture du frontal se rejoignant juste derrière les orbites (131^0) qui est une réversion dans notre topologie, le

foramen mentonnier le plus postérieur positionné sous la p4 (146^0) , une symphyse mandibulaire peu contrainte latéralement (202^0) et haute dorso-ventralement (203^1).

Le clade regroupant le clade formé par [le *Lophiodon* des Mourgues-*L. medium*-*L. parisiense*] et le clade formé par [*L. tapirotherium*-*L tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L. tapiroides*-*L. rhinocerodes*-*L. cuvieri* (Geiseltal et du bassin parisien)-*L. lautricense*] est caractérisé par : la présence d'un entoconide sur la p4 (106^1) et par la présence de postectométacristide sur les molaires (108^1).

Le clade *L. tapirotherium*-*L tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L. tapiroides*-*L. rhinocerodes*-*L. cuvieri* (Geiseltal et du bassin parisien)-*L. lautricense* est caractérisé par : une connexion entre la préprotocrista et l'ectolophe sur la P2 (23^1) qui est une synapomorphie exclusive et par une endoparacrista plus émoussée sur la M3 (79^1) qui est une synapomorphie non ambiguë.

Les lophiodontidés de grande taille (*L. tapirotherium*-*L. tapiroides*-*L. rhinocerodes*-*L. cuvieri* (Geiseltal et du bassin parisien)-*L. lautricense*) diffèrent du *L. tapirotherium* de Saint Martin par 3 synapomorphies non ambiguës : un parastyle moins projeté labialement que le paracône (52^0), la présence d'un paraconide sur la p2 (88^1) et un paraconide de grande taille lorsqu'il est présent sur la p3 (95^1).

Le *Lophiodon* des Mourgues se branche en tant que groupe frère de *L. medium* et *L. parisiense*. Les trois taxons sont caractérisés par : la présence d'un ectostyle sur la M3 (81^1) et une absence de connexion entre le préhypocristide et le protolophide sur la m3 (116^1). Le *L. medium* et le *L. parisiense* sont regroupés en tant qu'espèces sœurs et sont définies par un métacône fortement convexe sur les molaires (56^1) et un métacône plus lingual sur la M3 que sur la M2 (76^2).

2.2 Analyse de la matrice additive

L'analyse de la matrice additive résulte en un consensus strict de 32 arbres de 1344 pas. L'indice d'homoplasie est de 0,76, l'indice de cohésion « re-scaled » est de 0,13 et l'indice de rétention est de 0,55. L'arbre de consensus strict est disponible dans la figure 26.

La topologie additive diffère au niveau des relations à l'intérieur des tapiromorphes de la topologie principale sur de nombreux points.

Les isectolophidés sont toujours paraphylétiques, mais *Homogalax protapirinus* et *Cardiolophus radinsky* sont placés sur une polymorphie comprenant aussi le clade formé par *Istectolopus latidens* et les cératomorphes stricts. Le nœud de ce clade n'est soutenu que par un indice de Bremer de 1 mais aussi par 11 synapomorphies non ambiguës : un protocône non déplacé distalement sur la P2 (17^{2}), une P3 quadrangulaire (18^{2}), un hypocône polymorphe sur les P3-P4 (30^{1}), une connexion polymorphe entre la préprotocrista et l'ectolophe sur la P3 (33^{1}), des paraconules absents sur les molaires supérieures (64^{2}), un diastème incisive-canine inférieure long (83^{0}), une absence de diastème P1-P2 (86^{0}), des processus post-glénoïdes orientés rostro-latéralement (129^{1}), une cavité glénoïde s'étendant rostralement sous l'arche zygomatique (139^{0}), une absence de paraconule sur les prémolaires déciduales (180^{1}) et une facette du sustenculum du calcaneum étroite avec un bord latéral droit (175^{1}), qui est une synapormophie non homoplasique

Le nœud des Ancylopoda est soutenu par un indice de Bremer de 2 et présente les mêmes synapomorphies exclusives que dans la topologie principale. Cependant, *Protomoropus gabuniai* n'est plus placé en tant que groupe frère du clade *Eomoropus*-*Litolophus* mais est branché à la base du clade *Paleomoropus*-Lophiodontidés. Le nœud n'est toutefois soutenu que par un indice de

Bremer de 1 et deux synapomorphies non ambiguës: un métacône labialement polymorphe sur les P3-P4 (28^1) et plat sur les M1-M2 (56^0).

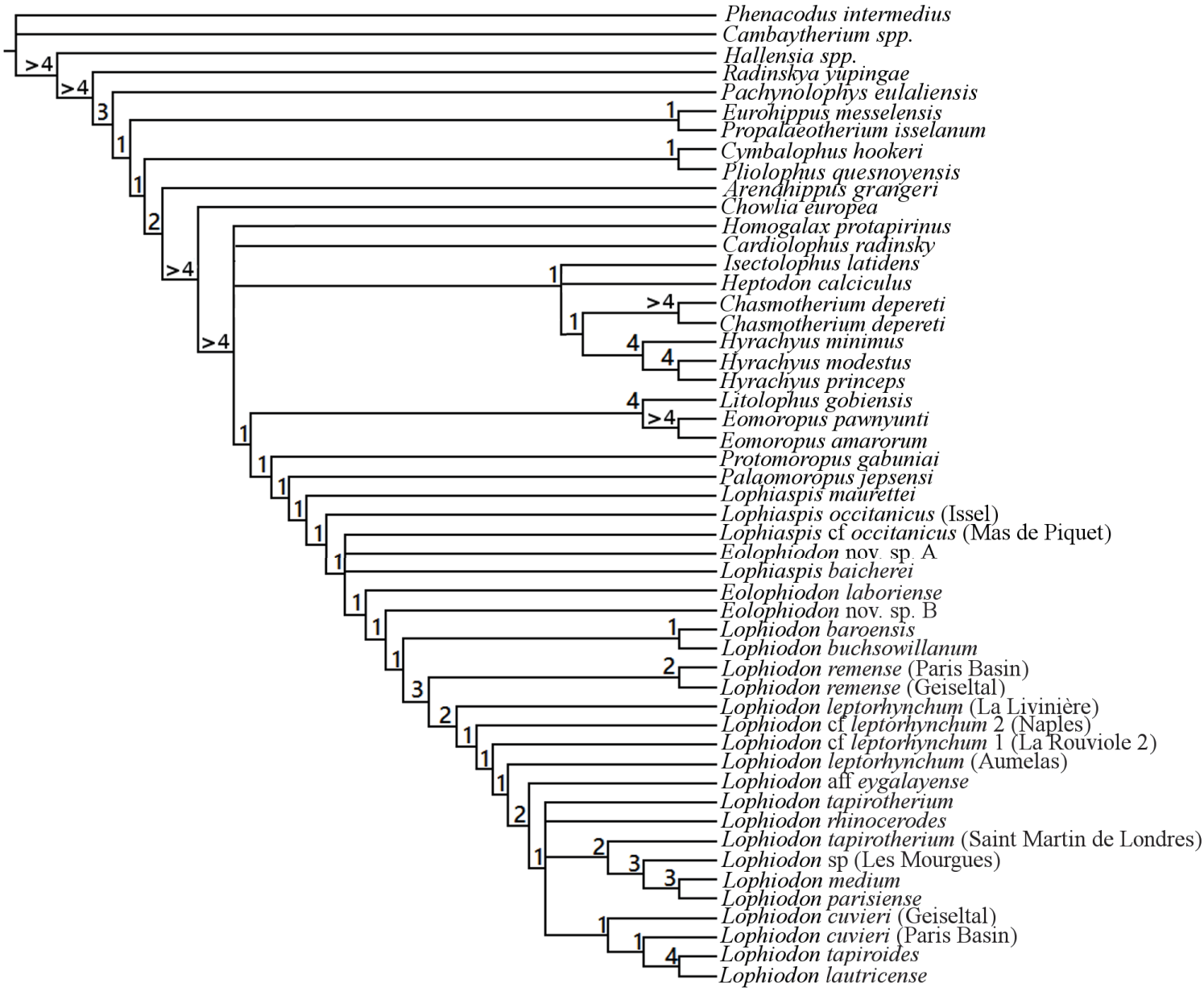


Figure 46. Topologie issue de l'analyse additive. Arbre de consensus strict des 8 arbres les plus parcimonieux. Longueur de l'arbre =1344 pas. HI=0,75, CI=0,13, RC=0,6. Indice de Bremer figurés au niveau des noeuds.

Figure 46. Topology of the "additive" analysis. Strict consensus tree of the 8 most parcimonious topology. Tree length =1344 steps. HI=0,75, CI=0,13, RC=0,6. Bremer index figured at the nodes of the topology.

Au sein du clade des lophiodontidés, *E. laboriense*, *E.* nov. sp. A, *Ls*. *baicherei* et *Ls*. cf. *occitanicus* (Mas de Piquet) ne sont plus regroupés dans un clade monophylétique, mais *E*. *laboriense* est rapproché de *E*. sp. B et de *Lophiodon*. *Lophiaspis occitanicus* (Issel) est placé de façon plus basale que les autres lophiodontidés basaux, hormis *Ls*. *maurettei. Le nœud regroupant tous les lophiodontidés,* hormis *Ls. maurettei* et *Ls. occitanicus* (Issel) et diffère par son métacône plus sagittalement aligné avec le paracône et convexe labialement sur la P3 (27^2, 28^0) et par une connexion polymorphe entre la préhypocristide et le protolophide sur la m3 (116^1). Le nœud regroupant *E*. *laboriense*, *E.* nov. sp. B et *Lophiodon* est soutenu par 6 synapomorphies avec l'état « 1-polymorphe » : taille du métacône polymorphe sur la P4 (40^1), un ectostyle polymorphe sur les M1-M2 (61^1), un sillon polymorphe sur la préprotocrista des molaires (67^1), un métacône de la M3 plus labial ou dans la même position que sur la M2 (76^1), un ectostyle polymorphe sur la M3 (81^1) et un paraconide polymorphe sur la p2 (88^1).

Les deux *L. remense* du bassin de Paris et du Geiseltal sont associés comme groupe frère. Le nœud est soutenu par un indice de Bremer de 2 et 4 synapomorphies non ambiguës : un métacône convexe labialement sur la P3-P4 (28^2), une absence de postprotocrista sur la P4 (48^0), une postprotocristide polymorphe sur la p2 (92^1) et et un entoconide polymorphe sur la p3 (99^1).

Lophiodon leptorhynchum de La Livinière, *L.* cf. *leptorhynchum* de Naples, de La Rouviole 2 et *L. leptorhynchum* d'Aumelas se positionnent en dichotomies successives à la base du clade regroupant également *L*. aff. *eygalayense, L*. sp des Mourgues et les grands lophiodontidés du MP11-MP16. La base du clade regroupant les formes associées à *L. leptorhynchum* et les grands *Lophiodon* est soutenu par un indice de Bremer de 2 et 4 synapomorphies non ambiguës : un métacône toujours présent sur la P2 (12^2), une preprotocrista rentrant toujours en contact avec

l'ectolophe sur la P3 (33^2), une endoparacrista toujours longue sur la M3 (78^2) et une arcade zygomatique distalement plus haute que l'orbite (134^0).

Le clade regroupant *L*. aff. *eygalayense, L*. sp des Mourgues et les grand lophiodontidés du MP11-MP16 diffère des formes associées aux *L. leptorhynchum* par 5 synapomorphies non ambiguës : une endométacrista polymorphe sur la P2 (21^1), un métacône polymorphe labialement sur M1-M2 (56^1), l'absence systématique du paraconule sur les molaires (64^2), et une symphyse mandibulaire moins contrainte latéralement (202^0) et plus haute dorso-ventralement (203^2).

Lophiodon tapirotherium et *L. rhinocerodes* sont positionnés sur une polytomie qui inclue également le clade formé par [*L. cuvieri* (Geiseltal)-*L. cuvieri* (Bassin Parisien)-*L. tapiroides*-*L. lautricense*] et le clade formé par [*L. tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L*. sp (Les Mourgues)-*L. medium*-*L. parisiense*]. La polytomie est soutenue par un indice de Bremer de 1 et six synapomorphies non ambiguës : une préprotocrista rentrant toujours en contact avec l'ectolophe (23^2), une postprotocrista toujours absente sur la P3 (36^0), un parastyle moins labialement projeté que le paracône sur la M1 (52^0), une endoparacrista toujours présente sous la M1-M2 (57^2), un parastyle polymorphe, soit positionné comme sur la M2 ou plus labialement (73^3), une préhypocristide orientée vers le protoconide sur la p3 (97^0) et une incisure nasale plus nucale que la canine (123^1).

Le *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres est placé à la base du clade formé par [*L*. sp (Les Mourgues)-*L. medium*-*L. parisiense*]. Ce nœud est soutenu par un indice de Bremer de 2 et 8 synapomorphies non ambiguës : une P2 soit triangulaire soit quadrangulaire (18^3), un métacône toujours plus lingual que le métacône sur la P3 (27^2), une absence systématique d'endométacrista sur la P4 (44^0), une absence systématique de postprotocrista sur la P4 (48^0), un parastyle plus projeté

labialement que le paracône sur la M1 (52^2), un paraconide toujours absent sur la p2 (88^0), un entoconide toujours présent sur la p4 (106^2) et une postectométacristide toujours absente sur les molaires (108^2).

Le clade regroupant *L*. sp (Les Mourgues), *L. medium* et *L. parisiense* est plus soutenu que dans la topologie principale avec un indice de Bremer de 3 et 8 synapomorphies non ambiguës : une endométacrista toujours absente sur la P2 (21^0) et sur la P3 (33^0), une connexion entre la préprotocrista et l'ectolophe toujours absente sur la P2 (23^0), un ectostyle toujours présent sur la M1-M2 (61^2) et sur la M3 (81^2), une endoparacrista toujours présente sur la M3 (77^2) et toujours saillante (79^0) et une connexion préhypocristide-protolophide toujours absente sur la m3 (116^2).

3. DISCUSSION

3.1 Position des lophiodontidés au sein des périssodactyles

Dans les deux topologies obtenues, les lophiodontidés sont toujours placés dans un groupe monophylétique comprenant aussi les éomoropidés et qui correspond au sous-ordre des Ancylopoda *sensu* Hooker (1989). Cette topologie est similaire sur ce point à celles retrouvées par Hooker (1989), Froehlich (1999), Hooker et Dashzeveg (2004) et Rose et al. (2014). Le nœud des Ancylopoda est bien soutenu avec un indice de Bremer de 3 pour la matrice principale et par les mêmes synapomorphies exclusives dans les deux topologies :

- Présence d'un long diastème entre la P1-P2
- Absence de la p1
- Présence d'un ectotympanique large et fusionné au crâne

Contrairement aux topologies de Bai et al. (2018), les lophiodontidés sont monophylétiques dans les deux topologies. Au sein des Ancylopoda, les éomoropidés sont toujours paraphylétiques. *Paleomoropus jepseni* est toujours branché en tant que groupe frère des lophiodontidés. La position de *Protomoropus gabuniai* fluctue cependant entre les deux analyses, placée soit comme groupe frère du clade *Eomoropus*-*Litolophus* dans la matrice principale, soit en groupe frère du clade *Paleomoropus*-Lophiodontidés dans la matrice additive. Cependant, les nœuds entre *Protomoropus gabuniai*, *Paleomoropus jepseni* et les lophiodontidés sont peu robustes, avec des indices de Bremer de 1 et sont soutenus par peu de synapomorphies non ambiguës. Cette relative faiblesse des relations à la base des Ancylopoda peut s'expliquer par la faible complétude de *Paleomoropus jepseni,* et dans une moindre mesure celle de *Protomoropus gabuniai*. *Paleomoropus jepseni* n'est connu que par trois molaires supérieures, dont une M1 fortement usée (Radinsky, 1964) et la plupart des dents inférieures, ainsi que les premières prémolaires, et toute l'anatomie crânio-mandibulaire et post-crânienne est inconnue pour *Protomoropus gabuniai* (Hooker et Dashzeveg, 2004). En conséquence, les relations à la base des Ancylopoda sont basées sur très peu de caractères dentaires, parfois polymorphes, et toutes les synapomorphies crâniennes, mandibulaires et post-crâniennes des lophiodontidés sont considérées comme ambiguës dans les analyses. Les relations entre *Eomoropus* et *Litolophus*, connus par plus de matériel et par des spécimens plus complets sont soutenues plus solidement dans les différentes topologies et les deux genres sont toujours regroupés comme groupe-frère à l'instar de la plupart des analyses phylogénétiques réalisées jusque-là (Hooker, 1989; Hooker et Dashzeveg, 2004; Rose et al., 2014; Bai et al., 2018).

Les Ancylopoda sont toujours placés en tant que groupe frère d'un clade formé par les cératomorphes stricts et certains taxons d'isectolophidés divergeant selon les analyses. L'ensemble des isectolophidés, des ancylopodes et des cératomorphes forme le clade des Tapiromopha, *sensu* Hooker (1984, 1989). Les isectolophidés sont toujours paraphylétiques, comme dans la plupart des

analyses phylogénétiques (Froehlich, 2002; Hooker et Dashzeveg, 2004; Holbrook, 2009; Rose et al., 2014) mais contrairement à celles de Hooker (1989) et Bai et al (2018). Contrairement à Hooker et Dashzeveg (2004), *Cardiolophus radinsky* et *Homogalax protapirinus* ne sont pas retrouvés en tant que stem-Ancylopoda mais sont toujours regroupés avec les cératomorphes stricts. La position de *Isectolophus latidens* varie en fonction des analyses, soit à la base des Tapiromorpha ou en stem-cératomorphes. *Chowlia europea* est cependant toujours placé comme groupe frère de tous les autres tapiromophes, et le nœud des Tapiromorpha est l'un des plus solides des deux topologies.

Les tapiromorphes sont caractérisés dans les deux analyses par les mêmes caractères :

- Des parastyles plus hauts sur les prémolaires et molaires que sur les hippomorphes (25^1 et 53^1). Cependant, ces deux caractères sont probablement corrélés au niveau de ce nœud et peuvent ne représenter qu'une seule synapomorphie non ambiguë
- Une connexion du métalophe avec l'ectolophe sur les molaires supérieures (63^1)
- L' entoconide placé plus distalement sur les molaires inférieures (110^1)
- La préhypocristide orientée plus labialement vers le protocône sur molaire supérieure (113^2).

Ce dernier caractère montre toutefois une réversion vers l'état 113^1 « préhypocristide orientée vers le centre du protolophide » chez les Ancylopoda.

Enfin, les hippomorphes sont toujours paraphylétiques dans les différentes analyses, et sont toujours placés à la base du clade des périssodactyles. *Hallensia* spp. n'est pas retrouvé à la base des périssodactyles mais est positionné en tant que stem-périssodactyle comme *Radinskya yupingae* contrairement à la majorité des analyses antérieures (Froehlich, 2002; Rose et al., 2014). Cependant, les matrices de cette étude ont été construites avec comme groupe d'intérêt les tapiromorphes et l'échantillonnage des hippomorphes est restreint. Afin de mieux saisir les relations à la base des périssodactyles, l'inclusion de nombreux autres taxons d'Hippomorpha, notamment des

hippomorphes nord-Américains, des palaeothères, ainsi que des bronthothères s'avère être nécessaire, ainsi que l'ajout de plus de caractères permettant de discriminer ces taxons.

3.2 Relations intrafamiliales des lophiodontidés

Lophiaspis maurettei est toujours placé comme le lophiodontidé le plus basal dans les deux analyses. Il se distingue des autres taxons par la rétention de caractère plésiomorphes, notamment par la présence de la P1 qui est diagnosique du genre (Voir chapitre 2).

Le genre *Lophiaspis* et *Eolophiodon* ne sont pas monophylétiques dans les différentes topologies. Dans l'analyse principale *E. laboriense*, *E*. nov. sp. A, *Ls*. *baicherei* et *Ls*. cf. *occitanicus* (Mas de Piquet) sont regroupés dans un clade monophylétique mais faiblement soutenu et *Eolophiodon* nov. sp. B est placé comme plus proche de *Lophiodon* que des autres lophiodontidés basaux. Cependant, ce nœud est peu solide et soutenu par une seule synapomorphie non ambiguë (26^1), qui est polymorphe dans la matrice pour *L. remense* (Geiseltal et Bassin Parisien) et *L. leptorhynchum* (La Livinière et Aumelas). Dans la topologie issue de la matrice additive le nœud est soutenu par plus de synapomorphies non ambiguës, mais qui présentent toutes un CI très bas (<0,3). De même, le regroupement de *Ls*. *occitanicus* d'Issel, de *E*. nov. sp. B et de *Lophiodon* dans l'analyse principale n'est basé que sur une synapomorphie non ambiguë (29^1) qui présente aussi un CI très bas (0,143). De plus, les indices de Bremer sont faibles sur tous les nœuds au sein des lophiodontidés dans l'analyse principale. Ce faible support pour les relations entre les lophiodontidés basaux s'explique notamment par la faible complétude de *Ls*. *baicherei*, *Ls*. *occitanicus* et *Ls*. cf. *occitanicus* (Mas de Piquet). Cette faible robustesse des relations entre les différents taxons à la base des lophiodontidés n'est pas suffisante pour justifier l'exclusion de *E*. nov. sp. B du genre *Eolophiodon,* alors que le taxon présente les caractères diagnosiques du genre (Voir chapitre 3) et aucune des synapomorphies crâniennes qui caractérisent le genre *Lophiodon*. De

plus, le fort polymorphisme dentaire diminue le nombre de caractères pertinents pour comparer les taxas et accentue d'autant plus les différences observées.

Le *Ls occitanicus* d'Issel et le *Ls*. cf. *occitanicus* de Mas de Piquet ne sont jamais regroupés en un seul clade, notamment à cause du faible nombre de caractères non polymorphes en commun entre les deux taxons Cette position des deux taxons dans les topologies renforce les observations réalisées dans le chapitre 4. Les caractères portés par les molaires inférieures uniquement ne sont pas suffisant pour attribuer avec certitude le lophiodontidé du Mas de Piquet à l'espèce *Ls*. *occitanicus.* Bien que présentant les caractères diagnosiques de *Lophiaspis*, les points de comparaisons avec *Ls*. *occitanicus* sont trop peu nombreux, ce qui justifie une attribution plus prudente du matériel de Mas de Piquet en *Ls*. cf. *occitanicus.* La position de *Ls. occitanicus* est peu robuste dans les différentes topologies du fait de sa grande incomplétude. Sans matériel supplémentaire en provenance de la localité type d'Issel, les relations phylogénétiques de *Ls. occitanicus* avec les autres lophiodontidés restera ambiguë.

Le genre *Lophiodon* est soutenu par plus de synapomorphies et est retrouvé dans toutes les topologies. Le clade est caractérisé par une P2 plus large et triangulaire avec un métacône convexe (16^1, 18^1), mais surtout par une série de caractères crânio-mandibulaires :

- L'absence de foramen post-glénoïde (128^1)
- Des lignes de sutures du frontal se rejoignant juste derrière l'orbite (131^1)
- Un os lacrymal de taille modérée (132^0)
- Des cavités glénoïdes peu concaves (138^0)
- Une symphyse mandibulaire se terminant plus nucalement que la p2 (143^2).

Le clade est aussi caractérisé par une absence de paraconule sur les molaires supérieures (64^1). Cependant, ce caractère est encore polymorphe au sein de *Lophiodon* et est toujours présent sur une minorité de spécimens de *L. leptorhynchum* et *L.* cf *leptorhynchum* (Voir Chapitre 3). Cette

prédominance des caractères crânio-mandibulaire en comparaison des caractères dentaires peut être expliquée par le très fort polymorphisme des caractères dentaires à la fois chez les lophiodontidés basaux (Vautrin et al., 2019) et chez les *Lophiodon* connus par de nombreux spécimens (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019; voir chapitre 3). Ainsi, la plupart des synapomorphies dentaires sont ambiguës dans l'analyse issue de la matrice principale.

Les différents taxons rapprochés de *L. leptorhynchum* (*L. leptorhynchum* de La Livinière et d'Aumelas et *L.* cf. *leptorhynchum* de Naples et de la Rouviole 2) sont proches dans les différentes analyses et étroitement liés avec *L. remense* dans l'analyse principale. Les topologies, notamment celles issues de l'analyse principale, soulignent la forte proximité morphologique déjà évoquée entre tous ces taxons dans le chapitre 4. Les *L. leptorhynchum* de La Livinière et d'Aumelas sont même regroupés en tant que groupe frère dans le consensus majoritaire de l'analyse principale. Cependant, le fort polymorphisme observé sur l'ensemble de ces taxons, ainsi que sur le matériel de *L. remense* (Paris Basin et Geiseltal), couplé avec l'incomplétude des caractères crânio-mandibulaires de *L.* cf. *leptorhynchum* (La Rouviole 2) ne permettent pas de résoudre de façon pertinente les relations entre ces différentes formes, la plupart des informations étant noyée entre les similitudes et les caractères polymorphes.

Il est intéressant de noter que les taxons rapproché par Dedieu (1977a) au genre *Paralophiodon* (*L. buchsowillanum* et *L. leptorhynchum*) sont toujours branchés sur des nœuds différents. Cette topologie diffère de celle de Robinet et al. (2015) où les espèces attribuées à *Paralophiodon* formaient un clade monophylétique. Cependant, à l'instar des résultats de Robinet et al. (2015), *L. baroensis* est toujours placé comme proche de *L. buchsowillanum* dans les deux topologies.

Lophiodon aff. *eygalayense* est regroupé avec les formes plus grandes de *Lophiodon*, plutôt que avec *L. leptorhynchum*, malgré leur forte ressemblance dentaire. Le nœud qui distingue *L.* aff. *eygalayense* de *L. leptorhynchum* et *L. remense* est soutenu exclusivement par des caractères crânio-

mandibulaire. Cela renforce les observations faites sur le besoin de matériel crânien et mandibulaire discutées dans le chapitre 4 pour distinguer les lophiodontidés du Sud de la France autrement très similaire au niveau de la morphologie dentaire.

Le *Lophiodon* des Mourgues est regroupé avec *L. parisiense* et *L. medium* dans les deux analyses. Cependant, les caractères qui soutiennent ce groupe dans l'analyse principale (81[1] présence/absence d'ectostyle sur la M3 et 116[1] présence/absence de contact entre la prehypocristide et le protolophide sur la m3) sont polymorphes sur de nombreux autres taxons. Le *L.* sp des Mourgues n'étant connu que par très peu de spécimens, le polymorphisme est inconnu sur ce taxon. Or, le faible nombre de spécimens peut contraindre artificiellement les relations entre des taxons en fixant arbitrairement un état sur un nœud à l'intérieur de la topologie d'un caractère autrement polymorphe sur les autres taxons (Watanabe 2016). Cet effet est d'autant plus important dans l'analyse de la matrice additive où plusieurs pas peuvent être fixés arbitrairement sur un nœud pour un seul caractère du fait de la multiplicité des états polymorphes.

Le nœud qui regroupe *L. parisiense* et *L. medium*, connu par plus de spécimens semble cependant plus solide et est soutenu par des caractères peu polymorphes (56[1] convexité du métacône des molaires, 76[2] position relative du métacône sur la M3) et correspond à la « lignée tapiroides » décrite par Stehlin (1903).

De même, la relation entre le clade [*L.* sp des Mourgues- *L. parisiense*- *L. medium*] et le clade [*L. tapirotherium*-*L. tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L. cuvieri* (Geiseltal et Bassin de Paris)- *L. rhinocerodes*-*L. lautricense*] est basée sur des caractères qui sont polymorphes pour de nombreux taxons, notamment au sein du dernier clade (106 présence d'entoconide sur la p4 et 108 présence/absence de postectométacristide sur les molaires) et dont l'état est fixé arbitrairement sur ce nœud par le faible nombre de spécimens des deux taxons situés à la base des deux clades, *L. tapirotherium* (Saint Martin de Londres) et *L.* sp (Les Mourgues).

Le *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres est bien regroupé avec *L. tapirotherium* et les *Lophiodon* de grande taille dans l'analyse principale. Le nœud est basé sur la forme quadrangulaire de la P2, ce qui corrobore les observations réalisées sur le matériel. Le taxa n'est cependant pas regroupé avec *L. tapirotherium* dans un groupe monophylétique, malgré son attribution à cette espèce. Cependant, le codage de *L. tapirotherium* (Saint Matin de Londres) ne diffère que peu de celui de *L. tapirotherium* et n'en diffère que sur les caractères polymorphes. Ce sont d'ailleurs ces caractères polymorphes des prémolaires inférieures et les caractères mandibulaires inconnus sur *L. tapirotherium* (Saint Martin de Londres) qui séparent ce taxon des autres lophiodontidés de grande taille dans la reconstruction. Ces différences sont d'ailleurs exacerbées dans l'analyse additive et qui font sortir *L. tapirotherium* (Saint Martin de Londres) de ce clade.

Le nœud regroupant les *L. cuvieri* (Paris Basin)-*L. cuvieri* (Geiseltal)-*L. tapiroides* et *L. lautricense* se retrouve dans toutes les analyses et est caractérisé par des traits liés à la grande molarisation de la dentition, notamment des molaires inférieures de grandes tailles, sans connexion entre la préhypocristide et le protolophide.

3.3 Robustesse des analyses et effet du codage du polymorphisme

La topologie issue de l'analyse principale est relativement bien structurée mais ses nœuds restent peu solides, notamment au sein des lophiodontidés, avec des indices de Bremer de 1. L'indice de rétention est relativement élevé (0,62) mais l'indice de cohérence reste faible (0,32) et la topologie présente de nombreuses homoplasies (notamment des convergences et plusieurs réversions), surtout au niveau des caractères dentaires. Des indices similaires sont toutefois communs lors des analyses phylogénétiques portant sur les périssodactyles basaux et incluant un grand nombre de taxa présentant une morphologie dentaire très convergente (Froehlich, 2002,

Holbrook et Lapergola, 2011; Bai et al., 2018). De plus, cette faiblesse relative des reconstructions est amplifiée par le très fort polymorphisme dentaire documenté chez les lophiodontidés. Le polymorphisme codé en « 0+1 » n'est pas pris en compte lors du calcul des arbres, et équivaut donc à un « ? », et l'état n'est attribué au nœud qu'à posteriori (Wiens, 1998). Le polymorphisme s'ajoute donc aux caractères non connus et crée une forte incomplétude du codage lors des calculs (Watanabe, 2016) pour de nombreux taxons de lophiodontidés, surtout sur les taxons connus par un grand nombre de spécimens. Cependant, les caractères polymorphes sont fixés sur la majorité des taxons et contribuent à la solidité de certains nœuds. Dans les analyses phylogénétiques où les caractères polymorphes sont exclus, les topologies ont tendance à être moins bien résolues (Wiens, 1998; Wiens et Servedio, 1998), soulignant leur importance dans les reconstructions.

Il est intéressant de remarquer que les caractères crânio-mandibulaires et post-crâniens ont généralement un CI plus haut que les caractères dentaires. Les caractères crânio-mandibulaires et post-crâniens structurent efficacement les relations inter et intrafamiliales et les nœuds majeurs sont souvent soutenus par des synapomorphies crâniennes et post-crâniennes comme c'est le cas pour le nœud des cératomorphes stricts ou de *Lophiodon* dans l'analyse principale. L'inclusion de plus de caractères crânio-mandibulaires et post-crâniens est de ce fait encouragée pour de futures analyses. Cependant, ces caractères sont souvent absents du registre fossile et les caractères dentaires restent les plus pertinents pour étudier les relations entre la majorité des taxons . L'ajout d'autres taxons, potentiellement plus récents, mais aussi plus complets serait aussi intéressant et pourrait permettre de mettre en valeur d'autres caractères structurant les relations intra et interfamilliales des périssodactyles basaux.

Lorsque le polymorphisme est codé de façon additive, les topologies sont certes mieux structurées et certains nœuds sont nettement plus robustes avec des indices de Bremer plus élevés. Cependant, le nombre d'homoplasies augmente considérablement (RC=0,14) et le codage additif

forme plus facilement des « grades évolutif » dans notre topologie, avec une structure de l'arbre « en escalier », car de nombreux caractères se retrouvent ordonnés. De plus, les caractères polymorphes ont plus de poids dans les analyses additives, dû à la multiplicité des états de caractères. Enfin, le codage additif accentue fortement les biais de représentation du polymorphisme pour les taxons connus par seulement quelques spécimens, où plusieurs pas peuvent être fixés artificiellement pour un seul caractère. Cela peut aboutir à des changements rapides et contradictoires d'états ancestraux des caractères reconstruit entre des nœuds successifs. Par exemple, le nœud regroupant le clade [*Lophiodon* des Mourgues-*L. medium*-*L. parisiense*] et le clade [*L. tapirotherium*-*L tapirotherium* (Saint Martin de Londres)-*L. tapiroides*-*L. rhinocerodes*-*L. cuvieri* (Geiseltal et du bassin parisien)-*L. lautricense*] de la topologie issue de la matrice additive présente la synapomorphie non ambiguë : 53^0 un parastyle de la M1 moins étendu labialement que le paracône. Or, ce caractère change brutalement de deux pas au nœud suivant au niveau du clade [*Lophiodon* des Mourgues-*L. medium*-*L. parisiense*] caractérisé par un parastyle plus étendu labialement que le paracône sur la M1 53^2.

Les différentes topologies résultantes de codages différents du polymorphisme montrent l'importance du choix du codage lors des étapes de construction de la matrice. Les différents biais soulevés par le codage additif montrent que cette alternative n'est pas plus performante que le codage classique « 0+1 » (Wiens, 1998; Kornet et Turner, 1999). Différentes techniques de codage sont à envisager pour améliorer l'étude des relations intra et interfamiliales des périssodactyles basaux. Le codage du polymorphisme par la méthode des fréquences montre de bons résultats (Wiens, 1995, 1998; Wiens et Servedio, 1997) ainsi que la méthode GFC (Generalized frequency coding ; Smith et Gutberlet, 2001) mais nécessite une étude importante de la variabilité intraspécifique de tous les taxons incorporés dans l'étude. De plus, cette méthode est très sensible aux biais liés à la sous-représentation du polymorphisme sur les taxons connus par peu de

spécimens (Wiens et Servedio, 1997, 1998). Ainsi, afin d'éviter ce biais, il faudrait exclure des analyses de nombreux taxons importants tels que *Paleomoropus jepseni* ou *Protomoropus gabuniai*.

Pour conclure, malgré ces limites, ces analyses restent les plus complètes réalisées sur les relations phylogénétiques intrafamiliale et interfamiliale des lophiodontidés et permettent une meilleure compréhension des différentes radiations évolutives au sein de cette famille.

Chapitre 6 Discussion générale

1. Questions systématiques

La description des nombreux restes de lophiodontidés du sud de la France a mis en évidence de fortes ressemblances morphologiques entre les différentes espèces (voir Chapitre 4). Ces ressemblances morphologiques sont de plus amplifiées par le fort polymorphisme dentaire observé sur de nombreux taxons, notamment sur certains caractères utilisés pour discriminer les différentes espèces. Ces observations, couplées aux données phylogénétiques issues du Chapitre 5 permettent de rediscuter de certains points de la systématique complexe des lophiodontidés.

1.1. *Paralophiodon* est il un genre valide ?

Le genre *Paralophiodon* a été créé par Dedieu en 1977, à partir des restes des grands lophiodontidés d'Issel. Ces assemblages sont cependant connus pour la grande variabilité morphologique observée entre les spécimens. Lors de la description des lophiodontidés d'Issel, Cuvier (1822) conclut à la présence de deux espèces de *Lophiodon* différenciées par leur taille ; une plus « grande » et une « moyenne ». Cuvier décrit aussi *Palaeotherium occitanicum* dans cette localité qui sera par la suite révisé en tant que *Lophiodon occitanicum* (Desmaret, 1822; DeBlainville, 1864). Cependant, lorsque Filhol (1888) réétudie les lophiodontidés d'Issel et leur variabilité, ce dernier conclut à la présence d'une seule espèce très polymorphe en plus de la petite espèce qui sera réattribué à *Ls. occitanicus* (Depéret, 1910). Filhol associe ainsi le grand *Lophiodon* et le *Lophiodon* moyen d'Issel à l'intérieur de l'espèce *L. tapirotherium* nommée par Desmaret (1822). Dedieu (1977) sépare à nouveau les grands lophiodontidés d'Issel en deux espèces distinctes, *L. tapirotherium* et *P. isselense*, sur la base de cette grande variation. Il inclut cette

dernière espèce dans un nouveau genre, *Paralophiodon,* avec comme espèce type *P. buchsowillanum* qu'il rapproche des Isectolophidae. En plus de *P. isselense* et *P. buchsowillanum*, Dedieu (1977) inclut *P. compactu*s dans ce nouveau genre, puis Esu et Kotsakis (1983) y ajoute enfin *P. sardus*.

Cependant, depuis la création du genre par Dedieu, nos connaissances sur le fort polymorphisme des lophiodontidés ont été accrues (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019, voir Chapitre 4). Les caractères qui ont servi de base à la séparation de *L. tapirotherium* et *P. isselense* se sont avérés être des caractères polymorphes dans l'espèce *L.* aff. *eygalayense* décrite par Godinot et al. (2018), ce qui a amené ces auteurs à considérer les deux formes comme synonymes. De plus, les autres taxons ont été rapprochés du genre *Paralophiodon* sans étude de la variabilité au préalable, en particulier sur les caractères diagnosiques du genre. Cependant, si la validité du genre *Paralophiodon* a été remise en cause par plusieurs auteurs qui considèrent *Lophiodon* et *Paralophiodon* comme synonymes (Holbrook, 2009; Godinot et al., 2018), le genre *Paralophiodon* n'a jamais fait l'objet d'une révision formelle malgré les réserves évoquées.

Dedieu (1977) caractérise *Paralophiodon* par cinq synapomorphies dentaires majeures : des molaires inférieures à "cachet rhinocérotoïde" avec une préhypocristide ne rejoignant pas le protolophide, des P3 et P4 présentant une postprotocrista rejoignant ou non l'ectolophe, la présence d'une crista supplémentaire sur les molaires, des métacônes légèrement convexes labialement ou plats sur les M1-M2 et des M3 à couronne sub-triangulaire.

Cependant, le contact entre la préhypocristide et le protolophide est polymorphe sur la m3 d'*Eolophiodon* (Vautrin et al., 2019, Chapitre 3), de *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018) ainsi que sur les spécimens de *L. leptorhynchum* de La Livinière et Aumelas. De plus, ce contact est aussi polymorphe sur les m2 de *L.* aff *eygalayense* (Godinot et al., 2018), sur le matériel de *L. remense* hébergé à la FSL, ou encore sur le *L.* cf *leptorhynchum* de Naples et de La Rouviolle 2. De même,

le contact entre la préhypocristide et le protolophide est présent sur *Protomoropus gabuniai* (Hooker et Dashzeveg, 2004), *Litolophus gobiensis* (Bai et al., 2010) et *Eomoropus amarorum* (Radinsky, 1964). Cet état de caractère est considéré comme une symplésiomorphie chez les lophiodontidés selon nos topologies et est présent sur les taxons basaux comme *Ls*. *maurettei* (Chapitre 1), *L. baroensis*, *L. corsaensis* ou encore *L. eygalayense* (Checa Soler, 1997; Labarrère et Montenat, 2011). Le contact entre la préhypocristide et le protolophide n'est donc pas un caractère exclusif à *Paralophiodon* au sein des lophiodontidés.

De même, la postprotocrista de la P3 et P4 est présente sur les éomoropidés (Radinsky, 1964; Hooker et Dashzeveg, 2004; Bai et al., 2010; Remy, 2015) et est aussi une symplésiomorphie des lophiodontidés dans les topologies obtenues dans le chapitre 5. De plus, la présence d'une postprotocrista sur la P3-P4 est polymorphe sur de nombreux taxons, tel *Ls*. *maurettei* (Chapitre 2), *E*. *laboriense* ou *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019). Surtout, la postprotocrista est absente sur la majorité des spécimens de La Livinière et d'Aumelas. Ce caractère polymorphe et plésiomorphe ne peut donc pas être utilisé pour caractériser le genre *Paralophiodon*.

La crista supplémentaire des molaires supérieures n'a pas été nommée lors de la création du genre (Dedieu, 1977a), mais est figurée sur les planches de la thèse de (Dedieu, 1976) et correspond à l'endoparacrista. Cet état de caractère est bien dérivé au sein des Ancylopoda selon les topologies du chapitre 5. Cependant, ce caractère est lui aussi polymorphe et n'est pas exclusif à *Paralophiodon*. Des spécimens présentant une endoparacrista sont ainsi présents dans les assemblages de *Ls*. *maurettei* (Chapitre 2), de *L*. aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018) de *E*. nov. sp. A et *E*. nov. sp. B (Chapitre 3). L'endoparacrista est aussi présente sur une majorité de spécimens de *E. laboriense* et *L. lautricense* (Vautrin et al., 2019). Enfin, une endoparacrista saillante ou émoussée est présente sur tous les spécimens de *L. cuvieri*, *L. tapiroides*, *L. eygalayense*, *L. baroensis*, *L. remense*, *L. medium* et *L. parisiense* que j'ai pu observer dans les collections de la FSL, du GM, du MNHN et du NHB.

La convexité du métacône est aussi polymorphe sur *E. laboriense* (Vautrin et al., 2019) et le *L. leptorhynchum* d'Aumelas avec des spécimens présentant un métacône plat, et d'autres avec un métacône légèrement convexe. Enfin, le contour de la M3 est lui aussi polymorphe sur *E. laboriense* et *L.* aff. *eygalayense* (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019) et pour *L. leptorhynchum* de La Livinière et d'Aumelas qui présentent des M3 à contour sub-triangulaire ainsi que des spécimens avec des M3 au contour plus quadrangulaire.

Ainsi, tous les caractères dentaires utilisés pour caractériser *Paralophiodon* sont polymorphes au sein des lophiodontidés, et au sein des taxons rapprochés de *Paralophiodon*. De plus, la plupart de ces caractères ne sont pas exclusifs à *Paralophiodon* mais sont aussi présents sur *Lophiaspis*, *Eolophiodon* et *Lophiodon*, et parfois aussi sur d'autres Ancylopoda. Enfin, le contact entre la préhypocristide et le protolophide ainsi que la présence d'une postprotocrista sur les P3-P4 sont des symplésiomorphies des lophiodontidés d'après les dernières analyses phylogénétiques et ne peuvent être utilisées pour distinguer *Paralophiodon* des autres genres de lophiodontidés.

Afin d'établir les synapomorphies des caractères post-crâniens de *Paralophiodon*, Dedieu a comparé le squelette de *L. leptorhynchum* et de *L. lautricense*, qui étaient les plus complets à disposition (Dedieu, 1976). Cependant, *L. leptorhynchum* est un mammifère médioporteur (Maclaren et Nauwelaerts, 2019) pesant entre 150 kg et 300 kg alors que *Lophiodon lautricense* atteint presque les deux tonnes et était très probablement graviporteur. Ainsi, les différences observées sur le matériel post-crânien des deux espèces sont probablement plus liées à une différence de masse corporelle entre les deux taxons, plutôt qu'à une différence phylogénétique. D'autant plus que certains caractères décris comme diagnosiques de *Paralophiodon* (Dedieu, 1977a), comme un ulna présentant un olécrane dilaté transversalement, creusé d'une gouttière ligamentaire profonde et avec une grande cavité sigmoïde avec des facettes répondant à l'humérus peu divergentes sont aussi présents sur le matériel post-crânien de *L. remense* hébergé au GM

(Holbrook, 2009). De même, le pied tridactyle typique de *L. leptorhynchum* est aussi présent sur *Eolophiodon* (Chapitre 3). L'ensemble de ces caractères diagnosiques du squelette post-crânien de *Paralophiodon* sont ainsi présents sur d'autre lophiodontidés, en particulier *L. remense,* et ne peuvent donc servir pour distinguer les deux genres.

Ainsi, l'absence de synapomorphies dentaires, crâniennes et post-crâniennes non ambiguës et non polymorphes et la polyphylie constante du genre *Paralophiodon* dans les analyses phylogénétiques du chapitre 5 sont autant d'arguments en faveur d'une mise en synonymie du genre *Paralophiodon* avec *Lophiodon*. Le seul caractère crânien disponible pour séparer *Paralophiodon* de *Lophiodon* est une incisure nasale se terminant au niveau de la canine sur *Paralophiodon*, à l'instar de *Lophiaspis* et *Eolophiodon* (Robinet et al., 2015, Chapitre 2) et qui est plus postérieure sur *Lophiodon* (Dedieu, 1977a). Ce caractère seul ne permet pas de justifier une séparation générique entre les espèces attribuées à *Paralophiodon* et à *Lophiodon,* d'autant plus que ce caractère est inconnu chez les *Lophiodon* les plus basaux tel *L. baroensis* et *L. corsaensis,* et même sur des taxons plus récents comme *L. tapiroides* et *L. rhinocerodes*. *Paralophiodon* et *Lophiodon* apparaissent donc comme synonyme en l'absence de caractères pertinents pour distinguer les deux formes. Ainsi *Paralophiodon leptorhynchum*, *P. buchsowillanum*, *P. sardus* et *P. compactus* sont donc réattribués en tant que *Lophiodon*.

1.2. Statut de *L. glandicus* et *L. compactus*.

Un autre point problématique de la systématique soulevé par la description de la variabilité des lophiodontidés du Sud de la France concerne le statut de *L. glandicus*. Lors de la description du taxon, Astre (1960) reste précautionneux sur le niveau taxonomique du nom « *glandicus* », car il ne tranche pas si l'holotype (seul spécimen) représente une espèce distincte de *L. tapirotherium*, ou

simplement un extrême de la variation de ce dernier. La forme *L. glandicus* a ensuite été considérée comme une espèce à part entière dans les travaux suivants (Dedieu, 1977b; Godinot et al., 2018), parfois appelé "petite espèce d'Issel" ou "petit *Lophiodon* d'Issel".

En effet, *L. glandicus* est plus petit que *L. tapirotherium* et s'en distingue par un talonide plus large et présentant une préhypocristulide saillante se terminant par un petit entoconulide (Astre, 1960). Ces caractères sont absents sur les spécimens de *L. tapirotherium* d'Issel (Astre, 1960), cependant, la préhypocristulide est polymorphe dans les assemblages de La Livinière et de Naples, et un spécimen de *Lophiodon* trouvé à Trèbes et rapproché de *L. tapirotherium* présente lui aussi un petit entoconulide adjacent à son hypoconulide (Depéret, 1910). Le reste des molaires inférieures de *L. glandicus* présente peu de caractères diagnosiques.

Astre écarte une attribution à *L. leptorhynchum* à cause de la taille supérieure des dents de *L. glandicus* (Astre, 1960). Cependant, la taille de *L. glandicus* correspond aux plus grands spécimens de *L. leptorhynchum* présent à Aumelas et de *L*. aff. *eygalayense* de Rouzillac. Malgré la description de nombreux restes de lophiodontidés de la région, le faible nombre de caractères disponibles sur *L. glandicus* ne permet pas de réviser précisément son statut ou de l'attribuer à une espèce déjà décrite. *Lophiodon glandicus* pourrait représenter un extrême de la variation du *L. tapirotherium* d'Issel ou documenter la présence d'un lophiodontidé de plus petite taille sur le site comme *L. leptorhynchum* ou *L*. aff. *eygalayense*. Cependant, sans matériel complémentaire trouvé sur le site d'Issel, malheureusement devenue inaccessible, la question du statut de *L. glandicus* ne peut être tranchée.

Astre (1960) décrit une autre forme exceptionnelle dans les grès de Siran, qui appartiennent à la même formation des grès d'Aigne que la localité de la Livinière ayant livré *L. leptorhynchum* et celle de Cesseras ayant livré CES4224 attribué à *L.* aff. *leptorhynchum* (Chapitre 4). Astre note que la morphologie dentaire du spécimen est très similaire à celle de *L. leptorhynchum*, mais distingue cette forme de Siran par sa taille significativement plus grande et envisage dans un premier temps que ce spécimen représente un mâle exceptionnellement grand (Astre 1960). Cependant, la forme

de Siran présente une symphyse mandibulaire très épaisse dorso-ventralement, deux fois plus haute que sur les mâles de *L. leptorhynchum* et qui dépasse même la taille de certains spécimens de *L. tapirotherium*. Ce dernier caractère permet de distinguer aisément la forme de Siran de *L. leptorhynchum* qui est caractérisé par une symphyse mandibulaire longue et étroite dorso-ventralement (Filhol, 1888; Depéret, 1907) et Astre désigne cette nouvelle forme comme *L. compactus*, qui sera rapproché de *Paralophiodon* par Dedieu (1977).

Il est intéressant de noter que les molaires de *L. compactus* sont de taille similaire à celle de *L.* aff. *leptorhynchum* de Cesseras qui a aussi été rapproché de *L. leptorhynchum*. Les deux spécimens provenant de la même formation géologique, il est possible qu'ils puissent appartenir au même taxon. Cependant, la symphyse mandibulaire n'a pas été conservée sur CES4224 et *L. compactus* est représenté par un spécimen adulte sans dents déciduales. Les deux taxons ne peuvent donc être comparés qu'au niveau de leur première molaire inférieure. Cette dernière est morphologiquement similaire entre les deux formes, mais ne présentent pas de caractère diagnosique permettant de rapprocher ces taxons de façon certaines.

Lophiodon compactus pourrait aussi être rapproché de *L. tapirotherium* qui présente lui aussi une symphyse haute dorso-ventralement. De plus, les spécimens les plus petits de *L. tapirotherium* sont d'une taille équivalente à celle de *L. compactus* (Planches 17 et 18, Chapitre 4). Cependant, *L. compactus* se distingue de *L. tapirotherium* par sa symphyse et son diastème canine-prémolaire relativement plus longs comme sur *L. leptorhynchum*. C'est d'ailleurs sur ce caractère que Astre écarte une attribution à *L. tapirotherium* et qu'il rapproche l'espèce *compactus* de *L. leptorhynchum* (Astre, 1960). Cependant, la taille du diastème peut varier chez les lophiodontidés (Godinot et al., 2018). Malheureusement, le caractère le plus singulier de *L. leptorhynchum*, l'implantation des incisives, n'a pas été conservée chez *L. compactus*. En l'absence de ce caractère, ainsi que des caractères portés par les dents supérieures et le matériel crânio-mandibulaire, il est compliqué d'étudier les relations phylogénétiques entre *L. compactus* et les autres lophiodontidés. Sans plus de

spécimens, le statut de *L. compactus* et la question de son rapprochement avec *L. leptorhynchum* et *L.* aff. *leptorhynchum* restent donc ouverts.

1.3. Perspectives sur la systématique de *L. remense* et *L. leptorhynchum*

Un autre point soulevé par l'étude du polymorphisme dentaire des lophiodontidés et les topologies obtenues dans le chapitre 5 porte sur le statut de *L. remense* et *L. leptorhynchum*. Les deux taxons sont à la fois très proches morphologiquement, avec une dentition presque non-différentiable, et sont aussi étroitement liés dans les reconstructions phylogénétiques. Les deux taxons sont de taille similaire et présentent des prémolaires relativement petites et étroites mésio-distalement. *Lophiodon remense* est caractérisé dans sa diagnose par des molaires présentant un parastyle peu étendu labialement et ne formant pas de projection labiale et des prémolaires simples sans postprotocrista. Or, ces caractères sont aussi présents dans les populations de *L. leptorhynchum* décrites à la Livinière 1&2 et Aumelas (Chapitre 4). De plus, la postprotocrista est absente sur une majorité de spécimens de *L. leptorhynchum*, et est, au contraire, présente sur une minorité de spécimens de *L. remense* des Sables à Térédines et Unios (NMB TS832, NMB TS423, NMB TS771). Ainsi, les caractères des dents jugales différenciant *L. remense* et *L. leptorhynchum* sont polymorphes et les rangées dentaires et dents isolées des deux taxons sont virtuellement indistinguables. De même, si la mandibule de *L. remense* de Monthelon présente une symphyse légèrement plus courte et transversalement large que celle de *L. leptorhynchum*, certains spécimens de *L. remense* du Geiseltal présentent une symphyse étroite et longue en tout point similaire à celle des spécimens du Minervois. Cependant, certains spécimens présentent au contraire une symphyse plus courte et large, similaire à celle de *L.* aff. *eygalayense* et de *L. tapirotherium*, et ce caractère est lui aussi polymorphe. Après la description du nouveau matériel dans le chapitre 4, *L. remense* et *L. leptorhynchum* ne sont différenciés que par la présence d'un métaconide sur les dp2s de *L.*

leptorhynchum et absent sur celle de *L. remense* (Savage et al., 1966), et par l'alignement rostro-nucal des incisives inférieures sur *L. leptorhynchum* et transverse sur les spécimens de *L. remense* du Geiseltal. Cependant, Savage et al. (1966) figurent un fragment de prémaxillaire arborant encore deux incisives supérieures (I2 et I3) alignées rostro-nucalement. La I1 est absente mais l'orientation des incisives est décrite comme similaire à celui de *L. leptorhynchum* (Savage et al., 1966). La morphologie des incisives inférieures du *L. remense* du bassin parisien est inconnue mais il est possible que ce caractère soit aussi polymorphe et que certains individus aient présenté des incisives inférieures alignées rostro-nucalement, réduisant encore plus l'écart morphologique entre les deux taxons. Si cela était le cas, alors *L. leptorhynchum* et *L. remense* ne serait différenciés que par la morphologie de leur dp2. Or, les dp2s sont rares dans le registre fossile, et totalement absentes dans certaines localités tel La Livinière. Seulement deux spécimens de *L. leptorhynchum* (UM-AUM425 et UM-AUM436) et un unique spécimen de *L. remense* (MSNL1981 ; (Savage et al., 1966) portant la dp2 ont été retrouvés (Chapitre 4). Ainsi le polymorphisme de la dp2 est inconnu sur ces taxons. Une séparation des deux espèces basée uniquement sur ce caractère rare et potentiellement polymorphe semble peu robuste et pourrait justifier une mise en synonymie.

A cela s'ajoute l'existence de spécimens rapprochés de ces taxons tel *L*. cf. *remense* du gisement espagnol de La Boixedat, qui brouillent d'autant plus les différences entre les deux espèces. Les restes de ce lophiodontidé de petite taille ont été attribués à *L*. cf. *remense* lors de sa description sur la base de deux arguments principaux ; sa taille similaire à celle du matériel décrit par Savage et al, (1966) et par l'absence de V formé par la postprotocrista sur les prémolaires supérieures (Checa Soler, 1997). Cependant, les spécimens montrent aussi une grande ressemblance avec *L. leptorhynchum.* Une attribution à *L. leptorhynchum* a cependant été écartée rapidement à cause de l'absence de la postprotocrista sur les prémolaires et du contour sub-quadrangulaire de la M3 (Checa Soler, 1997). Cependant, ces deux caractères se sont avérés être polymorphes chez *L.*

leptorhynchum (voir Chapitre 4) mais aussi chez d'autres taxons (Godinot et al., 2018; Vautrin et al., 2019).

Le seul caractère différenciant véritablement le matériel de La Boixedat des *L. leptorhynchum* de La Livinière 1&2 et d'Aumelas est un fragment de symphyse mandibulaire présentant des incisives inférieures alignées transversalement comme sur les spécimens du Geiseltal (Checa Soler, 1997). Mis a part ce caractère, la morphologie dentaire et mandibulaire du *Lophiodon* de La Boixedat est quasiment identique à celle des *L. leptorhynchum* du Minervois et du Montpelliérain. Une révision de la population type de *L. remense* des Sables à Unios et Térédines et du matériel mandibulaire non décrit au GM, s'avère plus que jamais nécessaire pour s'assurer que ce caractère primordial est bien constant au sein des populations de *L. remense*, ou au contraire est polymorphe. Statuer sur la possible synonymie entre ces deux taxons s'avèrent crucial dans l'étude des dynamiques évolutives des lophiodontidés.

2. Intérêt biostratigraphique des lophiodontidés

2.1. Apport de l'étude des lophiodontidés à la datation des grès d'Aigne

L'étude des lophiodontidés permet de rediscuter l'âge de certaines formations du sud de la France, en particulier celui des grès d'Aigne. Lors de sa description par Filhol, puis par Depéret, *L. leptorhynchum* a été daté du Lutétien (Filhol, 1888; Depéret, 1907). Lors de la mise en place des niveaux repères « Mammal Paleogene », la localité de La Livinière 2 a été choisie comme localité référence pour le MP15 correspondant au début du Bartonien (Schmidt-Kittler, 1987), notamment en vertu de sa micro-faune très proche de celle de Robiac (MP16). Cependant, des doutes sur une éventuelle pollution des sédiments de La Livinière 2 par des échantillons de Robiac contenant des micro-mammifères lors du traitement des sédiments ont été émis récemment (Comte et al., 2012).

Les affinités avec Robiac seraient alors artificielles et les datations réalisées à partir des micro-mammifères devraient être écartées (Comte et al., 2012). Le reste de la faune de La Livinière 1&2, notamment les mammifères de grande taille donnent un âge plus vieux que le MP15. Notamment, l'un des principaux arguments avancés par Godinot et al. (2018) pour proposer un vieillissement de la localité de La Livinière 2 est la présence de *Pachynolophus livinierensis*, autrefois restreinte à La Livinière 1&2, dans la localité MP10b de Rouzilhac et dans les localités MP10 du bassin de Paris (Cuis, Grauves et Monthelon). Ces derniers notent aussi l'absence des taxons de tortues et de crocodiles de La Livinière 2 dans les autres localités du Bartonien d'Europe (Godinot et al., 2018) et propose un âge plus proche du MP11-MP12 pour cette dernière.

Lophiodon leptorhynchum est le seul lophiodontidé présent dans le gisement de la Livinière 2. En dehors des grès d'Aigne et de la molasse de Carcassonne, *L. leptorhynchum* est présent dans le sud de la France dans la localité d'Aumelas, précédemment considérée comme proche du MP13, avec toutefois des réserves (Escarguel et al., 1997). Cependant, une récente révision des équoïdes par Rémy et al. (2019) ont amené ces auteurs à reconsidérer l'âge d'Aumelas, et à vieillir la localité avec un âge compris entre le MP10 et le MP12. De plus, la composition faunistique d' Aumelas étant très proche de celle des localités MP10b de Rouzilhac et MP11 de Messel, il est donc proposé un âge compris entre ces deux niveaux repères pour cette localité (Solé et al., sous presse). Ainsi, la présence de *L. leptorhynchum* à Aumelas témoigne d'une distribution temporelle du taxon beaucoup plus ancienne que précédemment envisagée. *Lophiodon leptorhynchum* est aussi présent dans la localité MP13 de Bouxwiller (Jaeger, 1971), et un lophiodontidé désigné comme *L.* cf. *leptorhynchum* est présent dans la localité MP13 de Vale Furado (Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994). En omettant l'âge discuté de La Livinière 2 et du reste des localités du Minervois et du Lauraguais, *L. leptorhynchum* est donc restreint à des localités datées du MP10-MP11 dans le sud de la France et jusqu'au MP13 à Bouxwiller et possiblement à Vale Furado.

La présence de *L. leptorhynchum* possiblement dès le MP10, et son absence des sites MP14 et des autres sites MP15 hors des grès d'Aigne et de la molasse de Carcassonne est un nouvel argument en faveur d'un vieillissement de la localité présumée MP15 de La Livinière 2 et des localités associées.

De même, les spécimens de *Ls*. ? *occitanicus* documentent la présence d'un lophiodontidé de petite taille dans les grès d'Aigne. Les lophiodontidés de petite taille sont communs dans les localités du MP7 au MP11 avec *Ls*. *maurettei, Ls*. *baicherei* et *Ls*. *occitanicus* (Depéret, 1910), *Ls*. cf. *maurettei* (Savage et al., 1966), *E*. *laboriense* (Robinet et al., 2015), *E*. nov. sp. A et *E* nov. sp. B (Chapitre 3), *L*. *corsaensis* et *L*. *baroensis* (Checa Soler, 1997) ainsi que *Ls*. cf. *occitanicus* (Chapitre 4). Cependant, les lophiodontidés de petite taille sont absents du registre fossile après le MP11, excepté dans trois localités des Grès d'Aigne que sont La Livinière 1, Conques sur Orbiel et Laure Minervois, qui ont livré du matériel rapproché de *Ls*. ? *occitanicus* (voir chapitre 4). Or, ces petits lophiodontidés (*Ls*. *occitanicus* et *Ls*. ?. *occitanicus*) sont totalement absents des localités du MP12-13-14 d'Europe et des autres localités du MP15 hors du Minervois et du Lauraguais. Cette lacune de près de 6 millions d'années entre les différentes occurrences de *Ls. occitanicus* à Issel et *Ls*. ?. *occitanicus* dans les grès d'Aigne est un autre argument plaidant pour un vieillissement des localités précédemment rapprochées du MP15. La Livinière 1 et la Livinière 2 et toutes les localités des grès d'Aigne auraient ainsi un âge potentiellement plus proche de l'intervalle MP10b-MP11 que du MP15. Les Grès d'Aigne correspondraient donc à des terrains fini Yprésien-début Lutétien, et documenteraient une période absente du registre sédimentaire du bassin parisien (Payros et al., 2009; Godinot et al., 2018). Les faunes du Minervois et du Montpelliérain constitueraient alors une documentation insoupçonnée sur la diversité et l'évolution des faunes de mammifères en Europe dans une période précédemment mal connue (Lihoreau et al., 2019).

2.2. Corrélations biostratigraphiques des localités à lophiodontidés

Les corrélations biostratigraphiques sont complexes entre les faunes du nord et du sud de l'Europe pendant le début de l'Éocène. La plupart des localités ne sont datées que de façon relative, par comparaison avec les faunes des autres localités. Seules quelques localités bénéficient d'une datation précise ou d'un âge proposé par méthode chimiostratigraphique (Yans et al., 2014; Noiret et al., 2016). Les compositions des faunes du bassin parisien, du sud de la France et de la péninsule Ibérique présentent des différences notoires au début de l'Éocène (Marandat et al., 2012), rendant d'autant plus difficile leur positionnement dans une succession stratigraphique générale. De plus, certaines périodes sont absentes du registre sédimentaire, comme la fin de l'Yprésien dans le bassin parisien (Godinot et al., 2018), complexifiant encore plus l'étude des relations entre les localités de ces trois régions. Toutefois, l'étude des lophiodontidés, qui sont présents dans de nombreuses localités, peut apporter des éléments de réponses sur la datation de certain de ces gisements.

La distribution temporelle des localités ayant livré des lophiodontidés au MP7 est relativement simple. *Lophiaspis maurettei* est le plus ancien et le plus basal des lophiodontidés et n'est connu que dans deux localités ; Silveirinha au Portugal et Palette dans le sud de la France (Fig 47). Silveirinha est la plus ancienne localité connue du début de l'Yprésien avec un âge estimé très proche de celui du niveau repère du MP7, Dormaal, situé dans le nord de l'Europe (Marandat et al., 2012). La localité de Palette est considérée comme plus récente que Silveirinha et Dormaal avec une composition faunique proche des localités des Corbières que sont Fordones et le Clot (Marandat et al., 2012). Les analyses chimiostratigraphiques de Yans et al (2014) suggèrent un âge proche de la transition entre le NP10 et le NP11 (~53.8 Ma) pour la localité de Le Clot et par extension pour Palette. Palette serait donc beaucoup plus récent que Silveirinha et serait plus proche de l'ETM2 que du PETM (Cojan et al., 2000; Yans et al., 2014 ; Fig 47).

La distribution des localités à lophiodontidés MP8+9 et MP10 postérieures à Palette est cependant beaucoup plus confuse.

Epoque
Stage
ELMA
MP
Biozone
NP
Eocene
Ypresian
Lutetian
Neustrian
Gravian
11
10b
10
8+9
7
PE II
PE III
PE V
PE IV
PE I
NP10
NP11
NP12
NP13
NP14
Early Eocene Climatic Optimum
"ETM3 Interval"
ETM2
PETM
46
48
50
52
54
56
North Europe
Iberic Peninsula
South France
L. cf. remense La Boixedat
L. corsaensis Tremp-Jaca-pampelona, Tremp Gaus Isavéna sub basin
L. baroensis Tremp-Jaca-pampelona, Tremp Gaus Isavéna sub basin
Ls. baicherei Mas de Montayana
E. laboriense Molí del Pont
Ls. maurettei Silveirinha
L. medium Argenton
L. remense (Geiseltal) Geiseltal
L. remense (Paris Basin) Grauves, Cuis, Montchelon, Prémontré
Ls. cf. maurettei Mutigny
L. tapirotherium Issel
Ls. occitanicus Issel
L. leptorhynchum Aumelas, La Livinière 1 & 2
L. cf. leptorhynchum 1 Le Théron, La Rouviole 2-4-6
L. aff. eygalayense Rouzilhac
L. cf. leptorhynchum 2 Naples, Mas de Gimel
Ls. cf. occitanicus Mas de Piquet
E. nov. sp A Saint Eulalie La BorieFéline Minervois
E. nov. sp B Tourouzelle
Ls. baicherei Bagnoles
E. laboriense La Borie
Ls. maurettei Palette

Page précédente

Figure 47. Hypothèses de datation relative des différentes espèces de lophiodontidés datées de l'Yprésien-début Lutétien après vieillissement des localités des grès d'Aigne. Position des évènements climatiques d'après Solé et al. (2019).

Previous page

Figure 47. Hypotheses of relative dating of the lophiodontids species from the Ypresian-early Lutetian, after revision of the age of the « grès d'Aigne ». Position of climatic events according to Solé et al. (2019)

La localité de La Borie est ainsi relativement peu contrainte temporellement. L'étude des faunes et flores de la localité suggère un âge proche de celui de la localité référence du MP8+9 (Laurent et al., 2010). Cette répartition temporelle est cohérente avec le caractère plus dérivé de *E. laboriense* en comparaison avec *Ls. maurettei*. La localité de Sainte Eulalie, ayant livré *E.* nov. sp. B présente aussi une faune rapprochée du niveau MP8+9, et la localité est considérée comme proche de celle de La Borie (Danilo et al., 2013). La localité de Sainte Eulalie a de plus été corrélée avec la fin du mid-biocrhon NP12 et la fin de l' « ETM3 interval » (Noiret et al., 2016). L'aspect plus dérivé du *E.* nov. sp. B et sa position dans les topologies du chapitre 3 et 5 suggèrent que la localité de Sainte Eulalie soit légèrement plus récente que celle de La Borie, ce qui réduirait l'extension temporelle possible de cette dernière (Fig 47). Cependant, *E.* nov. sp. B est aussi présent dans la dernière couche de la localité de La Borie au côté de *E. laboriense*. Ainsi, la distribution temporelle de ces deux espèces se recoupe. De plus, *E. laboriense* est présent dans la localité plus récente de Saint Pierre, ce qui étendrait encore un peu plus récemment l'extension temporelle de *E. laboriense* et recouperait d'autant plus la distribution de *E.* nov. sp. B (Fig 47). La localité de Féline Minervois ayant livré elle aussi des spécimens de *E.* nov. sp B et ayant la même position stratigraphique dans la formation d'Assignan, sa position temporelle est calquée sur celle de Sainte Eulalie.

Les localités de Tourouzelle et Bagnoles, ayant livrées respectivement *E.* nov. sp. A et *Ls. baicheri* sont elles, très mal contraintes temporellement. Tourouzelle est intégré dans une formation ayant un âge supposé allant de l'Yprésien au Bartonien (Bergert et al., 1990), et Bagnoles est inclus dans la formation mal datée de la molasse de Carcassonne, parfois rapprochée des grès d'Assignan

(Depéret, 1910; Marandat, 1987). Cependant, les deux espèces présentent une morphologie dentaire très proche de celle de *E. laboriense* et moins dérivée que celle de *E.* nov. sp. B, Cette ressemblance, ainsi que la position phylogénétique des deux taxons suggèrent une distribution temporelle beaucoup plus restreinte que celles précédemment envisagées et plus proche du MP8+9. Cependant, il n'est pas impossible que les deux taxons soient plus récents que les deux autres *Eolophiodon* et représentent une occurrence de deux espèces au cachet ancien dans des localités plus récentes du début du Lutétien. Toutefois, *E.* nov. sp. A et *Ls. baicheri* ne sont pas présents dans les localités riches en lophiodontidés des grès d'Aigne rapprochées du MP10B-MP11. L' absence de ces deux formes semble corroborer un âge plus ancien pour Tourouzelle et Bagnoles que celui des grès d'Aigne. Je propose ici une distribution temporelle de *E.* nov. sp. A et *Ls. baicheri* proche de celle de *E. laboriense* de La Borie et Saint Pierre et de *E.* nov. sp. B de Sainte Eulalie, avec toutefois une distribution potentielle plus jeune (Fig 47)

Dans le nord de l'Europe, les lophiodontidés ne sont représentés dans les terrains rapprochés du MP8+9 que dans la localité de Mutigny par *Ls.* cf. *maurettei*. La localité de Mutigny est plus ancienne que la localité de référence de Avenay et est incluse dans la biozone PE IV *sensu* Hooker (1996).

L'intervalle entre le MP10 et le MP11 est long et difficile à distinguer (Payros et al., 2009). Le MP10 a été caractérisé à partir des faunes abondantes du bassin Parisien avec comme niveau repère Grauves (Schmidt-Kittler, 1987). Cependant, les faunes du Nord et du Sud de l'Europe ne sont pas totalement identiques et la position relative des localités MP10 des différentes régions peut s'avérer compliquée à appréhender. Par exemple, la seule espèce de lophiodontidés présente dans le nord de l'Europe au MP10 est *L. remense* (Savage et al., 1966), absent dans les autres régions. Enfin, la fin de l'Yprésien et le début du Lutétien ne sont pas enregistrés dans les couches sédimentaires du bassin de Paris (Payros et al., 2009; Godinot et al., 2018) et l'évolution des faunes

entre le MP10 et le MP11 est ainsi inconnue dans cette région. Les lophiodontidés présents dans les localités MP10 et MP11 du Sud de la France et de la Péninsule Ibérique apportent cependant des informations importantes sur la chronologie des localités de ces régions.

Dans la péninsule Ibérique les localités rapprochées du MP10 ont livré plusieurs lophiodontidés ; les petits *E. laboriense* de Moli del Pont et *Ls. baicheri* de Mas de Montoya, et les *Lophiodon* plus dérivé que sont *L. baroensis, L. corsaensis* et *L.* cf. *remense* retrouvés dans les localités des bassins du « Central or Tremp-Jaca-Pamplona », du « Tremp-Graus » et « Isavéna » (Antunes et al., 1997; Checa Soler, 1997). Plusieurs fragments de dents et un maxillaire sans dents ont été rapprochés de *Ls.* cf. *occitanicus* dans ces bassins sédimentaires, cependant le caractère extrêmement fragmentaire du matériel ne permet pas une comparaison précise et de discuter de sa distribution temporelle.

Dans les localités rapprochées du MP10 dans la péninsule Ibérique, les lophiodontidés basaux que sont *Ls. baicheri* et *E. laboriense* ne sont jamais retrouvés dans les mêmes localités que celles ayant livrées les taxons plus dérivés que sont *L. baroensis* et *L. corsaensis* (Antunes et al., 1997; Checa Soler, 1997). Le cachet plus primitif d'*Eolophiodon* et *Lophiaspis* et l'absence de co-occurence des genres dans les localités suggèrent une possible différence de distribution temporelle entre les taxons. Il est probable que les localités de Mas de Montayana et Moli del Pont soient plus anciennes que les localités ayant livrées *L. baroensis* et *L. corsaensis*. Ces deux localités seraient alors plus proches des événements hyperthermaux et du début de l'EECO que ne le sont les localités des autres bassins sédimentaires qui seraient plus récentes (Fig 47). Cependant, la faune de la localité Corsa 0 où *L. corsaensis* est présent, est considérée comme légèrement plus ancienne que celle des autres localités à *Lophiodon* de la péninsule Ibérique (Badiola et al., 2009), avec un âge plus proche du MP8+9. La distribution temporelle de *L. corsaensis* s'étend donc de façon plus ancienne que celle de *L. baroensis* et recoupe potentiellement d'autant plus les distributions de *E.*

laboriense et *Ls. baicherei*. De plus, même si l'attribution de *L.* cf. *remense* de La Boixedat reste ambiguë, sa présence dans le même bassin que *L. baroensis* donne aussi un cachet plus récent que pour les localités ayant livrées *E. laboriense* et *Ls. baicherei* (Fig 47).

Dans le sud de la France, les lophiodontidés présents dans les nombreuses localités permettent de proposer une datation relative de ces dernières entre le MP10 et le MP11, voir au-delà. Le site de Mas de Piquet appartient au même bio-horizon que la localité de Mas de Gimel dont les faunes de rongeurs donnent un âge proche du niveau repère du MP10 (Escarguel, 1999). La faune de Rouzilhac a été rapprochée du MP10 mais présente cependant des affinités avec le MP11. La localité a été ainsi placée dans un sous-niveau MP10b (Fig 47). La localité de Rouzilhac est ainsi probablement plus récente que celle de Mas de Piquet et Mas de Gimel. Parmi les grands mammifères, *L. leptorhynchum* et les formes associées restent les lophiodontidés les plus intéressants pour identifier le MP10 et le MP11 dans le sud de la France. *Lophiodon leptorhynchum* est présent à Aumelas, qui est datée du MP10-MP11 et dont les faunes sont très similaires à celles de Rouzilhac (Remy et al., 2019 Solé et al., sous presse). Aumelas est ainsi temporellement très proche du MP10b, et donc de la partie terminale de l'EECO. Les grès d'Aigne où abonde *L. leptorhynchum* et *L.* cf. *leptorhynchum* 1 doivent être aussi très proche temporellement du MP10b et du MP11 (Fig 47). Cependant, la localité du Theron est située en plein cœur des calcaires d'Agel et située sous les grès d'Aigne. L'âge de la localité d'Azillanet, inclue dans la même formation, est d'ailleurs rapproché de celui de la localité MP10 de Prémontré (Noiret et al., 2016). La localité du Théron serait donc légèrement plus vieille que les autres localités à *L.* cf. *leptorhynchum* 1 et *L. leptorhynchum* des Grès d'Aigne et pourrait être contemporaine de celle du Mas de Gimel et du MP10 ou contemporaine du MP10b et de la localité d'Aumelas (Fig 47). Cependant, la localité étant inédite, le reste de la faune et de la flore reste non décrit, et l'âge du Theron pourrait s'en retrouver vieilli ou rajeuni dans de futurs travaux.

Le *L.* cf. *leptorhynchum* 2 est présent dans les localités de Naples et Mas de Gimel. La présence de ce taxon conforte la grande proximité temporelle des deux localités très proches. L'âge donné par les faunes de rongeur de Mas de Gimel est proche de celui de la localité de référence de Grauves, et les deux localités seraient donc légèrement plus anciennes que celles abritant les *L. leptorhynchum* et *L.* cf. *leptorhynchum* 1. Les deux localités se situeraient alors en plein cœur de l'EECO. De plus, la petite taille de *L.* cf. *leptorhynchum* 2 suggère, au vu de la tendance évolutive observée chez les lophiodontidés, que cette forme soit plus ancienne que *L. leptorhynchum* et *L.* cf. *leptorhynchum* 1. Ce cachet primitif de la taille accentue encore plus le caractère plus ancien de Mas de Gimel et Naples, et une distribution légèrement plus vieille que celles des autres localités à *L. leptorhynchum* peut être proposée pour ces localités (Fig 47).

Il est intéressant de noter que la distribution temporelle et géographique de *L. leptorhynchum* et des formes rapprochées est restreinte au sud de l'Europe à la fin de l'Yprésien-début Lutétien, hormis deux exceptions, *L.* aff. *leptorhynchum* à Bouxwiller en Alsace et *L.* cf. *leptorhynchum* à Vale Furado en Espagne au MP13 (Jaeger, 1971; Antunes, 1986). Cependant, la détermination du *L.* aff *leptorhynchum* est ambiguë à Bouxwiller, basée en majorité sur la taille des spécimens. De plus, la localité abrite 5 espèces différentes de lophiodontidés, plus qu'aucune autre localité en Europe. Cette forte diversité pourrait avoir été causée par le fort polymorphisme dentaire rendant difficile l'identification des taxons, et peut être couplée avec la présence de plusieurs niveaux à *Lophiodon* au sein du gisement. Une révision du matériel de Bouxwiller et Vale furado serait nécessaire pour clarifier la systématique des lophiodontidés de ces localités et permettrait de valoriser la pertinence de *L. leptorhynchum* pour dater les terrains uniquement MP10-MP11.

Enfin, le début du Lutétien est caractérisé par la présence de *L. leptorhynchum* dans le Minervois et de *Ls*. *occitanicus* et *L*. t*apirotherium* dans la localité rapprochée du MP11 d'Issel (Fig 47). A l'instar du petit *L.* cf. *leptorhynchum* 2, la relative petite taille du *L*. *tapirotherium* de Saint-

Martin de Londres suggère que cette localité est relativement ancienne, sûrement très proche de celle d'Issel.

Ainsi la clarification de la systématique complexe des lophiodontidés et le vieillissement significatif des localités à *L. leptorhynchum* permettent d'apporter des arguments supplémentaires pour proposer un âge relatif à de nombreuses localités. En particulier la présence de *L. leptorhynchum* dès le MP10 permet d'identifier la fin de l'Yprésien et le début du Lutétien dans le sud de l'Europe et de fournir une base solide pour de futures études sur cette période méconnue en Europe de l'Ouest. En plus des lophiodontidés, le vieillissement des faunes des grès d'Aigne et des calcaires « Lutétiens » du Montpelliérain risque de chambouler de façon significative notre vision de la dynamique évolutive des mammifères en Europe au cours de l'Éocène.

3. Tendances évolutives des lophiodontidés

3.1. Evolution du patron dentaire des lophiodontidés

3.1.1. Evolution des dents définitives

Au cours de leur histoire évolutive, les lophiodontidés présentent une forte tendance à l'augmentation en taille de leurs prémolaires et de la mise en place de conules et crêtes supplémentaires. Les lophiodontidés les plus anciens, *Lophiaspis* et *Eolophiodon*, présentent des prémolaires de taille relativement réduite en comparaison de leurs molaires (Fig 48). La P2 est comprimée labio-lingualement chez ces taxons, avec un protocône déplacé distalement avec un unique cône labial, et parfois la présence d'un métacône faiblement différencié. La P3 est étroite mésio-distalement et est triangulaire. La majorité des P3-P4 présente une postprotocrista saillante (Fig 48).

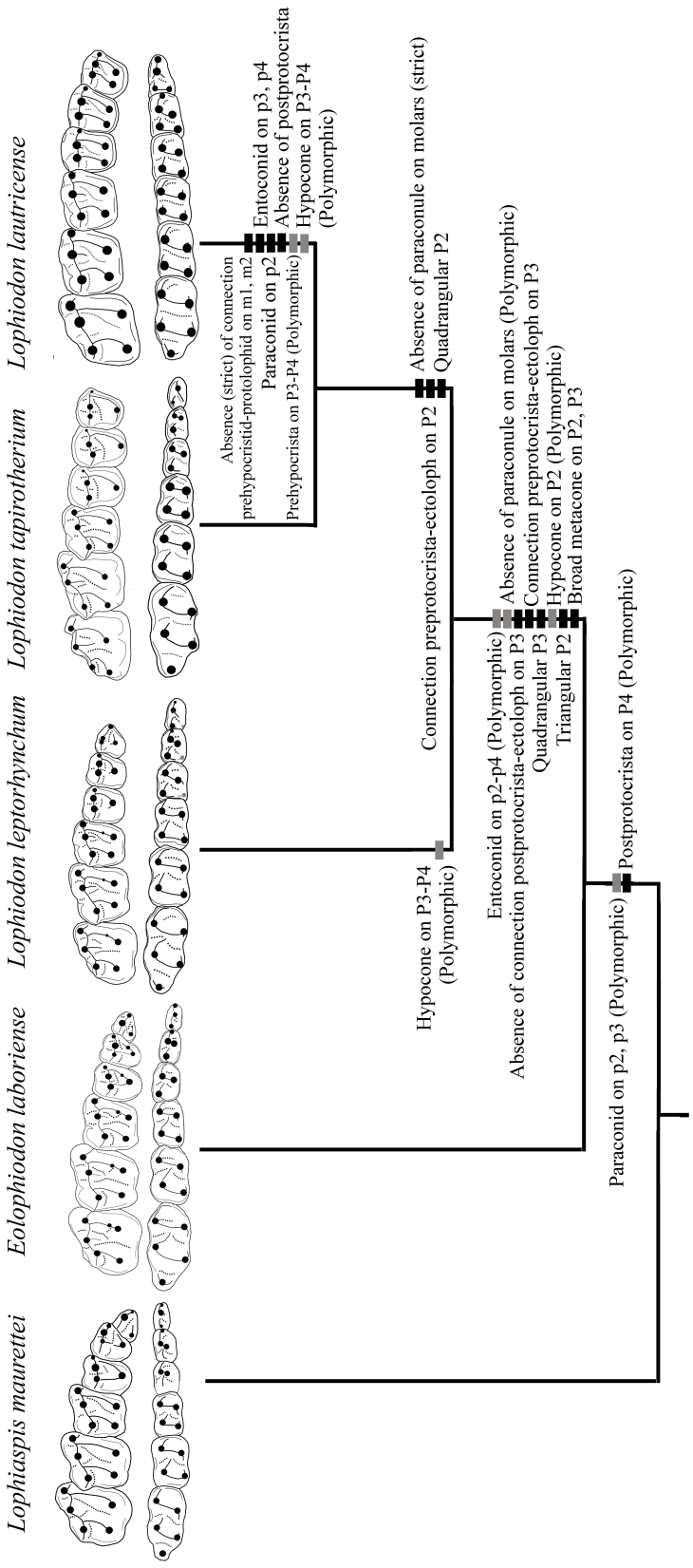


Figure 48. Evolution du patron de molarisation des dents de lophiodontidés figurée sur une phylogénie simplifiée. Trait noir, synapomorphies non ambiguës; Trait gris, synapomorphies ambiguës et caractères polymorphes.

Figure 48. Evolution of the molarisation pattern of lophiodontids mapped on a simplified phylogeny. Black box, unambiguous synapomorphies; Grey box, ambiguous or polymorphic caracters.

Enfin, les prémolaires supérieures et inférieures ne présentent pas de cuspides supplémentaires (hypocône ou entoconide), mais quelques individus peuvent présenter un paraconule (Vautrin et al., 2019; Fig 48).

Eolophiodon nov. sp. B présente déjà des prémolaires légèrement plus molarisées avec des P3 plus quadrangulaires, présentant sur un spécimen un hypocône, et des prémolaires inférieures avec des entoconides sur de nombreux spécimens (Voir chapitre 3).

Les premiers *Lophiodon* ont une P2 plus triangulaire et proche morphologiquement de la P3-P4 (Fig 48). Les cuspides labiales sur les prémolaires supérieures sont aussi mieux définies et plus distantes et le métacône a tendance à être de même taille que le paracône (Fig 48) et à s'aligner sagittalement avec ce dernier. De plus, la postprotocrista devient moins fréquente et les cônes supplémentaires sont présents dans une plus grande proportion des spécimens. La cuspide correspondant à l''hypocône, lorsqu'elle est présente est souvent jumelée ou très proche du protocône, parfois reliée par une courte endoprotocrista. Le paraconule parfois présent sur *Eolophiodon* disparaît chez les taxons plus récents. Sur les prémolaires inférieures les entoconides sont de taille plus importante et les hypolophides sont plus hauts et saillants que sur *Eolophiodon*.
Enfin, les lophiodontidés les plus récents ont des prémolaires relativement plus grandes (Fig 48), avec des cônes labiaux bien différenciés et larges comme sur les molaires. La P2 devient quadrangulaire et presque identique aux P3-P4 avec un lophe mésial rejoignant l'ectolophe. L'hypocône et l'entoconide sont plus fréquents et l'hypocône présente une tendance à être plus distant du protocône (Fig 48). La postprotocrista est absente sur presque tous les spécimens, et une préhypocrista se met en place sur certains individus et peut rejoindre l'ectolophe sur *L. lautricense* donnant aux prémolaires supérieures un aspect quasiment identique à celui d'une molaire (Fig 48). Sur les prémolaires inférieures, le talonide devient plus large, l'entoconide devient plus grand et le métalophide plus long (Fig 48).

Les molaires supérieures voient la mise en place d'une endoparacrista longue et saillante, mais dont la présence reste cependant polymorphes au sein des assemblages. Sur les molaires inférieures, les lophides sont plus distants et le contact entre la préhypocristide et le protolophide est absent sur les taxons les plus récents (Fig 48). La postectométacristide devient fréquemment plus petite sur les taxons les plus grands et les plus récents, et disparaît totalement chez certaines espèces comme *L. tapiroides, L. buchsowillanum, L. baroensis* ou *L*. aff. *eygalayense*.

3.1.2. Molarisation des dents déciduales

La tendance à l'augmentation de la taille et de la molarisation observée sur les prémolaires des lophiodontidés est aussi visible sur les dents déciduales (Fig 49). Les dP2 d'*Eolophiodon* présente un unique cône labial et le protocône est absent sur certains spécimens. L'hypocône est toujours fortement développé et le lophe mésial ne rejoint jamais l'ectolophe (Fig 49). Le parastyle est relativement petit et la dP2 présente une forme triangulaire en vue occlusale. Sur les taxons plus récents, le paracône et le métacône se différencient comme sur *L. leptorhynchum* (Fig 49) et deviennent sur *L. lautricense* de taille similaire et sont fortement distants comme sur les molaires supérieures (Fig 49). Une préhypocrista se met en place dès les formes du MP10-MP13, mais ne rejoint l'ectolophe que sur les derniers taxons comme *L. lautricense* (Fig 49). Le protocône est toujours présent et plus grand, mais s'étend toujours moins lingualement que l'hypocône et, la dP2 conserve une apparence triangulaire.

Les dP3 sont sub-triangulaires sur la majorité des spécimens d'*Eolophiodon*, avec un hypocône de grande taille. Le protocône devient systématiquement plus grand dès les taxons du MP10 comme *L. leptorhynchum* (Fig 49), mais les dP3 conservent un aspect sub-triangulaire. Sur des taxons plus grands et récents comme *L. lautricense*, l'hypocône et le protocône deviennent égaux en taille, le protocône est placé légèrement plus mésialement et, la dP3 présente alors une morphologie presque identique à celle des molaires définitives (Fig 49).

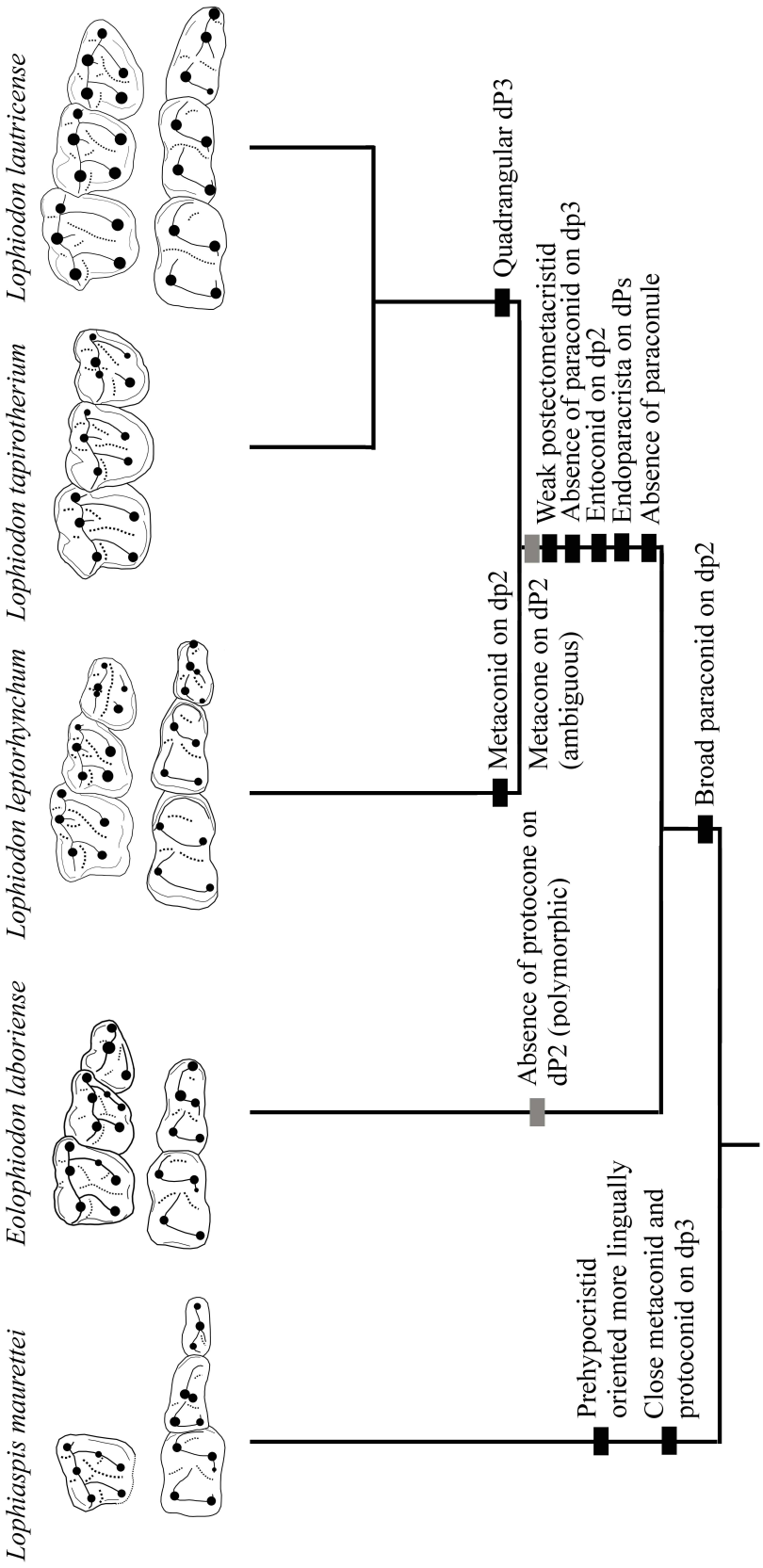


Figure 49. Evolution du patron de molarisation des dents déciduales de lophiodontidés figurée sur une phylogénie simplifiée. Trait noir, synapomorphies non ambiguës; Trait gris, synapomorphies ambiguës et caractères polymorphes.

Figure 49. Evolution of the molarisation pattern of decidual teeth of lophiodontids mapped on a simplified phylogeny. Black box, unambiguous synapomorphies; Grey box, ambiguous or polymorphic caracters.

Enfin, les dP4 sont déjà presque identiques aux molaires sur *Ls*. *maurettei* et *E. laboriense*. Le paraconule, présent sur *Lophiaspis* et *Eolophiodon* disparaît chez les formes MP10-MP13 (*L. remense*, *L. tapirotherium* et *L. leptorhynchum ;* Fig 49). Sur les dP3 et les dP4, l'ectostyle et l'endoparacrista deviennent de plus en plus fréquents à l'instar des molaires supérieures.

Sur les dents déciduales inférieures, la dp2 présente un paraconide relativement petit sur *Ls*. *maurettei* (Fig 49) qui devient plus grand sur les taxons plus récents comme *L. leptorhynchum* et *L. lautricense* (Fig 49). La postprotocristide devient aussi plus saillante, mais la formation d'un véritable métaconide n'est visible que sur *L. leptorhynchum* et *L.* aff. *leptorhynchum*. L'entoconide se met en place sur la dp2 chez les premiers *Lophiodon* et forme avec l'hypoconide un lophide absent sur *Lophiaspis* (Fig 49). Sur la dp3, le paraconide est relativement plus réduit sur *E. laboriense* que sur *Ls*. *maurettei* est et devient absent dès le MP10 chez *Lophiodon* (*L.* cf. *leptorhynchum* 2 de Naples et *L. leptorhynchum* d'Aumelas ; Fig 49). De plus, le trigonide et le talonide sont de taille similaire et les dents présentent une morphologie presque identique à celle des molaires définitives sur ces taxons. La postectométacristide, fortement marquée sur *Ls*. *mMaurettei*, est plus fine sur *Eolophiodon*, et devient plus courte sur *Lophiodon*, jusqu'à disparaître sur *L. leptorhynchum* (Fig 49).

Ce patron de molarisation des dents déciduales est similaire à celui observé sur les tapiroïdes et les rhinocérotoïdes par Butler (1952) avec un hypocône plus fortement développé que le protocône, et un metacone qui se développe après l'hypocône sur les dents déciduales des premiers représentants du groupe. De plus, sur les dents inférieures, le paraconide se développe avant le métaconide sur la dp2 et disparaît sur la dp3 sur les formes les plus récentes et les plus molarisées.
La morphologie des prémolaires déciduales des éomoropidés est très peu connue. La dP4 de *Protomoropus gabuniai* est cependant presque totalement identique à celle de *Ls*. *maurettei* et n'en diffère que par sa petite taille (Hooker et Dashzeveg, 2004). Sur les chalicothères plus récents, les

prémolaires déciduales inférieures diffèrent de celles des lophiodontidés par un paraconide aussi développé sur la dp2 que sur la dp3 et par un fort métaconide sur la dp2 (Coombs, 2013). Sur les dents supérieures, l'hypocône est plus grand et projeté lingualement que le protocône sur la dP2 (Koufos et Kostopoulos, 2016). Cependant, le protocône est plus large et présente un crochet de grande taille sur la dP3 et sur la dP4 à l'instar des molaires définitives des formes du Miocène et du Pliocène (Chen et al., 2012; Koufos et Kostopoulos, 2016).

La molarisation des prémolaires et des dents déciduales est une tendance que l'on retrouve dans de nombreux groupes de mammifères herbivores comme les tylopodes (Wall et Hauptman, 2001), les ruminants (Janis 1995), les notongulés (Cassini et al., 2017), les macropodes (Tate 1948), et notamment dans d'autres lignées de périssodactyles à l'Éocène comme les paléothères (Blondel, 2001; Franzen, 2003). Cette tendance à la molarisation est interprétée comme une réponse à l'introduction de plantes coriaces et hautement fibreuses dans le régime alimentaire (Blondel, 2001).

Chez les lophiodontidés, les prémolaires ont un rôle d'écrasement et les molaires un rôle de cisaillement, lors de la mastication (Koenigswald, 2014). L'augmentation de la taille des molaires, et le développement d'un hypolophide sur les dents inférieures et d'un métalophe sur les prémolaires supérieures augmente les surfaces de cisaillement disponible et permet une intensification de la phase de cisaillement lors de la mastication (Janis 1995), particulièrement utile lors de la mastication d'aliment fibreux. De plus, la mastication est concentrée chez les lophiodontidés au niveau d'un couple de dents fonctionnelles (exemple : p4/M1) et est déplacé postérieurement lorsque ce couple est usé (Koenigswald, 2014). La molarisation des prémolaires et des dents déciduales pourrait ainsi permettre d'augmenter le nombre de couples de dents fonctionnelles disponibles au cours de la vie de l'animal.

3.2. Évolution de la masse corporelle des lophiodontidés au cours de l'Éocène

Les lophiodontidés montrent une forte tendance à l'augmentation de taille et de masse corporelle tout au long de leur histoire évolutive. Cette augmentation est très nette pendant les différentes phases de radiations de la famille visibles sur la topologie issue de l'analyse de la matrice principale (Fig 50). Les premiers lophiodontidés sont de taille relativement modeste au MP7 avec *Lophiaspis maurettei* ayant une masse estimée aux alentours de 40 Kg (Tab 46).

La masse moyenne des lophiodontidés double lors de la radiation MP8+9 de *Eolophiodon* (80 kg pour *E*. nov. sp. B et 150 kg pour *E*. nov. sp. A) et des autres espèces de *Lophiaspis*. Lors de la radiation de *Lophiodon* au MP10, contemporaine de l'EECO, la masse moyenne des *Lophiodon* se situe entre 200 kg et 600 kg (Tab 46, Fig 50). Seul les deux lophiodontidés ibériques du MP10, *L. corsaensis* et *L. baroensis* restent de taille modeste (75-150 kg). Le MP13 voit la radiation des lophiodontidés de très grande taille, de plus de 500 kg, et jusqu'à des formes approchant ou dépassant les deux tonnes pour *L. rhinocerodes* et *L. lautricense* (Tab 46).

Cette tendance à l'accroissement de la taille n'est cependant pas exclusive aux lophiodontidés. La taille des mammifères augmente significativement dans la plupart des lignés au cours du Cénozoïque, notamment à l'Éocène (Smith et al., 2010). Dans certaines familles, les taxons les plus récents pouvant atteindre jusqu'à trois ordres de grandeur de plus que les taxons basaux (Smith et al., 2010). Cette augmentation généralisée de la taille au cours du temps est appelée loi de Cope ou Loi de Depéret (Bokma et al., 2016) et n'est pas restreinte uniquement aux mammifères.

Concernant l'ordre des périssodactyles, une forte augmentation de la taille est visible, de façon contemporaine des lophiodontidés, chez les bronthothères d'Asie et d'Amérique du Nord ainsi que chez les rhinocérotoïdes, et dans une moindre mesure chez les taxons hippomorphes, notamment en Europe (Prothero, 2005, 2009; Mihlbachler, 2008; Remy, 2017).

Tableau 46. Estimation de la masse corporelle (en kg) des lophiodontidés/Body mass estimations (in Kg) of lophiodontids

Taxa	m1 Legendre	m1 Janis	m2 Janis	m2 Damuth	M2 Janis	M2 Damuth	Mean	Age
Protomoropus gabunai	11,1	10,7	8	7,1	9,3	8,8	9,18	~55Ma
Paleomoropus jepseni					36	31,8	33,9	~55-53Ma
Ls. maurettei	37,8	39,4	43,3	36	47,7	41,7	41	MP7
Ls. baicherei					138,6	115,1	126,8	MP8+9-MP10
Ls. occitanicus (Issel)	89,2	109,3	121,8	97			104,3	MP11
Ls. cf *occitanicus* (Mas de Piquet)			126,2	100,3	210,3	171,3	152	MP10
E. laboriense (La Borie)	99,3	107,7	128,4	101,9	157,5	129,9	120,8	MP8+9
E. laboriense (Saint Pierre)					251,2	202,9	227	MP8+9-MP10 ?
E. nov. sp. A	123	120,8	162,6	127,9	183,7	150,5	144,7	MP8+9-MP10 ?
E. nov. sp. B	70,9	77	90	72,5	109,6	92	85,3	MP8+9
L. corsaensis	69,7	73	88,5	71,4			75,6	MP10
L. baroensis	119	145	153,9	121,4	230,1	186,6	159,4	MP10
L. cf *leptorhynchum 2* (Naples)	208,4	233	220,9	171,6	269,6	217	220,1	MP10
L. cf *leptorhynchum* 1 (La Rouviole 2)	249,5	251,9	271,4	209,1	371,8	294,6	274,7	MP10b-MP11
L. leptorhynchum (La Livinière)	241,6	293,6	323,5	247,5	386,7	305,6	299,7	MP10b-MP11
L. leptorhynchum (Aumelas)	281	318	321,5	245,9	444,4	349,1	326,7	MP10b
L. remense (Paris Basin)	244,6	299,9	327,5	250,3	429,3	337,7	314,9	MP10
L. remense (Geiseltal)	198	225,9	224,9	174,4	301	240,6	227,5	MP11-MP13
L. aff *eygalayense*	317,9	363,2	440,4	332,7	540	420,5	402,4	MP10b
L. eygalayense	215,8	201,3	363,8	277,2	474,3	371,7	317,4	MP10b-MP11
L. glandicus	173,9	208,1	222,2	172,7			194,2	MP11
L. compactus	332,2	352,1	363,8	277,2			331,3	MP10b-MP11
L. sp. (Les Mourgues)					448,9	352,8	400,8	MP10b-MP11
L. buchsowillanum	337,9	381,5	458,4	345,8	617,1	477,7	436,4	MP12-MP13
L. parisiense	386,8	480,5	561,4	420,2	450,3	353,9	422,2	MP13-MP14
L. tapirotherium (Saint Martin de Londres)	403,2	465,4			599,9	465	483,4	MP11-MP13 ?
L. medium		660,4			506,6	394,3	520,4	MP11
L. tapirotherium	344,8	511,1	524,2	392,8	1014,9	767	592,5	MP11-MP14
L. cuvieri (Geiseltal)	334,5	386,9	683,6	507,6	828,3	860,1	561,8	MP13-MP14
L. cuvieri (Paris Basin)	589	850,1	903,1	663,1	964,3	730,8	783,5	MP13
L. tapiroides	792,3	1359,1	1149,2	835,1	1433,5	1066,1	1105,9	MP13-MP14
L. rhinocerodes	1413,2	2155,4	2148,6	1522,4	2381,9	1729,9	1891,9	MP13-MP14
L. lautricense	1819,8	1921	2854,5	2000,1	3319,6	2000,1	2319,2	MP16

L’évolution de la taille observée dans le registre fossile semble suggérer que les lophiodontidés n’ont pas été affectés par les phénomènes de nanismes caractéristiques des événements hyperthermaux du début de l’Éocène (Gingerich, 2006; Secord et al., 2012; D’Ambrosia et al., 2017). Notamment, pendant le PETM, des diminutions de la taille de près de 30 % ont été enregistrées chez des condylarthres (*Ectocion* et *Copecion*), des pantodontes (*Coryphodon*) et chez les périssodactyles. Chez *Sifrhippus*, la masse corporelle estimée diminue fortement, de 5,6 kg lors de son apparition au début du PETM à environs 3,9 kg à la fin de l’évènement hyperthermal (Secord et al., 2012). Lors des évènements hyperthermaux qui suivent le PETM, ces phénomènes sont cependant moins marqués. Lors de l’ETM2, la diminution moyenne de taille des mammifères est estimée aux environs de 14 % seulement (D’Ambrosia et al., 2017). Cependant, ces phénomènes de nanismes sont courts, et sont suivis d’une phase de récupération rapide (Secord et al., 2012; D’Ambrosia et al., 2017). Ces derniers n’ont pu être observés en Amérique du Nord que grâce aux séries sédimentaires continues qui font défaut au MP7 et au MP8+9 en Europe. Ainsi, si le registre fossile des lophiodontidés ne présente pas de phénomènes de nanismes, ceci peut être expliqué par le fait que les localités ne sont pas parfaitement synchrones avec les événements hyperthermaux et que la résolution temporelle enregistrée dans chaque localité n'est pas suffisante pour observer ces phénomènes brefs.

L'augmentation de la taille au cours de l'histoire évolutive des lophiodontidés pourrait être reliée aux différents épisodes de refroidissement ayant eu lieu entre les événements hyperthermiques au début de l’Éocène et au refroidissement général après l'EECO au Lutétien (Zachos et al., 2001; Chew, 2009). En effet, la Loi de Bergmann (Bergmann, 1847; Ashton et al., 2000) stipule que plus les températures sont basses plus les mammifères ont tendance à être de grande taille. En effet, un corps plus grand permet une déperdition de la chaleur plus faible. De plus, au sein d'une même espèce les individus les plus grands individus sont retrouvés à des

latitudes plus élevées. Il est intéressant de remarquer qu'au MP10, les plus petits lophiodontidés, *L. corsaensis* et *L. baroensis* sont retrouvés au sud, dans la péninsule Ibérique, alors que leurs homologues de plus grandes tailles sont plus abondants dans le sud de la France et dans le bassin parisien. Le gradient latitudinal de température est cependant mal connu au MP10. Toutefois, les analyses paléoécologiques suggèrent que la péninsule Ibérique présentait des milieux plus ouverts et arides que le reste de l'Europe dès le milieu de l'Éocène (Badiola et al., 2009)

Cependant, l'augmentation de la taille des lophiodontidés est très importante en comparaison de la relative baisse des températures enregistrée au Lutétien. En effet, malgré un léger refroidissement le climat en Europe reste chaud tout au long de l'Éocène moyen et la végétation témoigne de la persistance d'une forêt paratropicale chaude et fermée en Europe centrale au Lutétien (Mosbrugger et al., 2005; Kvacek, 2010; Moraweck et al., 2015). De plus, même si des événements de refroidissements sont observés entre les différents hyperthermaux, la courbe des températures présente une tendance générale à la hausse au début de l'Éocène. Cette tendance culmine à l'EECO, la période ayant enregistré les températures les plus élevés au cours du Cénozoïque (Zachos et al., 2001, 2008). Enfin, le plus grand des lophiodontidés, *L. lautricense* apparaît pendant, ou juste après le MECO qui est une période de réchauffement importante au début du Bartonien (Zachos et al., 2008). De ce fait, si de légères chutes de températures ont pu avoir un effet sur l'évolution de la taille des lophiodontidés après l'EECO, les variations de températures ne sont probablement pas le facteur principal expliquant l'augmentation de la taille chez ces derniers.

L'évolution de la taille des lophiodontidés a probablement été favorisée par l'absence de compétiteur en Europe. Après l'extinction de *Coryphodon* dans le bassin parisien au MP8+9 (Lucas, 1998), les lophiodontidés sont devenus les plus grands mammifères d'Europe. Les autres groupes de mammifères herbivores sont restés de taille relativement modeste en comparaison, en particulier les différentes familles d'hippomorphes (Remy, 2015; Remy et al., 2019). Cette différence de taille

aurait pu permettre aux lophiodontidés et aux autres ongulés herbivores d'occuper des niches écologiques différentes, limitant la compétition pour l'accès aux ressources comme c'est le cas dans les écosystèmes actuels (Persson, 1985; Fritz et al., 2002). Il est intéressant de noter que l'oiseau aptère géant *Gastornis* (Buffetaut et Angst, 2014) est l'unique autre méga-herbivore du début de l'Éocène en Europe de l'Ouest, et que son extinction au MP13 correspond à la période de radiation des lophiodontidés de très grande taille.

L'absence de prédateur de grande taille a aussi pu favoriser l'accroissement de taille des lophiodontidés. Les principaux mammifères carnivores du début de l'Éocène d'Europe, les Mesonychidae et les Proviverrinae restent de tailles relativement réduites et ne dépassent jamais respectivement la soixantaine et la vingtaine de kilogrammes au début de l'Éocène (Solé et al., 2014, 2018). Les plus grands mésonychidés disparaissent après le MP10 (Solé et al., 2018), ne laissant que les plus petit proviverrinés comme principaux mammifères prédateurs en Europe (Solé et al., 2014). Il est proposé que, à l'instar des mammifères carnivores actuels, les proviverrinés devait chasser des proies plus petites qu'eux, et ne devaient pas s'intéresser aux lophiodontidés (Solé et al., 2014). La pression de prédation devait donc être relativement faible pour les lophiodontidés, ne laissant que les crocodiles et les formes apparentées comme prédateurs potentiels, tel *Iberosuchus* que l'on retrouve dans plusieurs localités ayant livrées des *Lophiodon* (Martin, 2016).

L'augmentation de la taille chez les lophiodontidés peut être aussi corrélée avec l'accroissement de la molarisation des prémolaires et des dents déciduales précédemment observée. En effet, l'augmentation de la taille et la mise en place de conules et de crêtes supplémentaires sur les prémolaires entraînent une augmentation de l'aire occlusale de la dent (OTA) qui est corrélée positivement avec la masse corporelle dans d'autres groupes de mammifères herbivores (Famoso et al., 2013). Des prémolaires et dents de laits molarisées permettent un accès facilité à d'autres types

de ressources alimentaires, en particulier des végétaux plus riches en fibres (Blondel, 2001; Franzen, 2003). Ces végétaux fibreux sont généralement de mauvaise qualité, nécessitant une consommation plus importante afin de remplir les besoins énergétiques de l'animal (Owen-Smith, 1988; Clauss et al., 2003). Or, une augmentation de la masse corporelle réduit de façon relative les besoins énergétiques (Parra, 1978; Owen-Smith, 1988) ce qui facilite la consommation de végétaux de qualité moindre en grande quantité (Bell, 1969; Geist, 1974; Jarman, 1974; Demment et Van Soest, 1985; Clauss et al., 2003). Les méga-herbivores actuels (éléphants, rhinocéros et hippopotames) ont également un régime riche en végétaux de faible qualité (Owen-Smith, 1988; Fritz et al., 2002; Clauss et al., 2003). Le système digestif des périssodactyles permet de plus une digestion efficace des végétaux de mauvaise qualité (Demment et Van Soest, 1985; Clauss et al., 2003). Enfin, la plus forte épaisseur de cingulum observée sur *L. tapirotherium*, *L. tapiroides*, *L. rhinocerodes* et *L. lautricense* est un marqueur de régime alimentaire composé de plantes épineuses, coriaces et de mauvaise qualité que l'on retrouve chez certains rhinocérotoides (Mead et Wall, 1998).

Ainsi, l'accès à de nouvelles ressources alimentaires, facilité par une plus grande molarisation et une digestion efficace, est probablement l'un des facteurs principaux expliquant l'augmentation de la taille des lophiodontidés et de leur succès évolutif au cours de l'Éocène.

4. Histoire évolutive des lophiodontidés au regard des changements climatiques du début de l'Éocène

Les lophiodontidés sont présents depuis le début de l'Éocène jusqu'au milieu du Bartonien et ont traversé les événements climatiques et faunistiques majeurs de cette période. Sur la topologie issue de l'analyse de la matrice principale (Fig 50) on peut observer que les différentes phases de radiations de cette famille semblent être fortement corrélées avec ces événements qui caractérisant la première moitié de l'Éocène. Ainsi, l'histoire évolutive des lophiodontidés semble avoir été

modelée par les fluctuations du climat pendant toute cette période et en fait un exemple de choix pour observer leur effet.

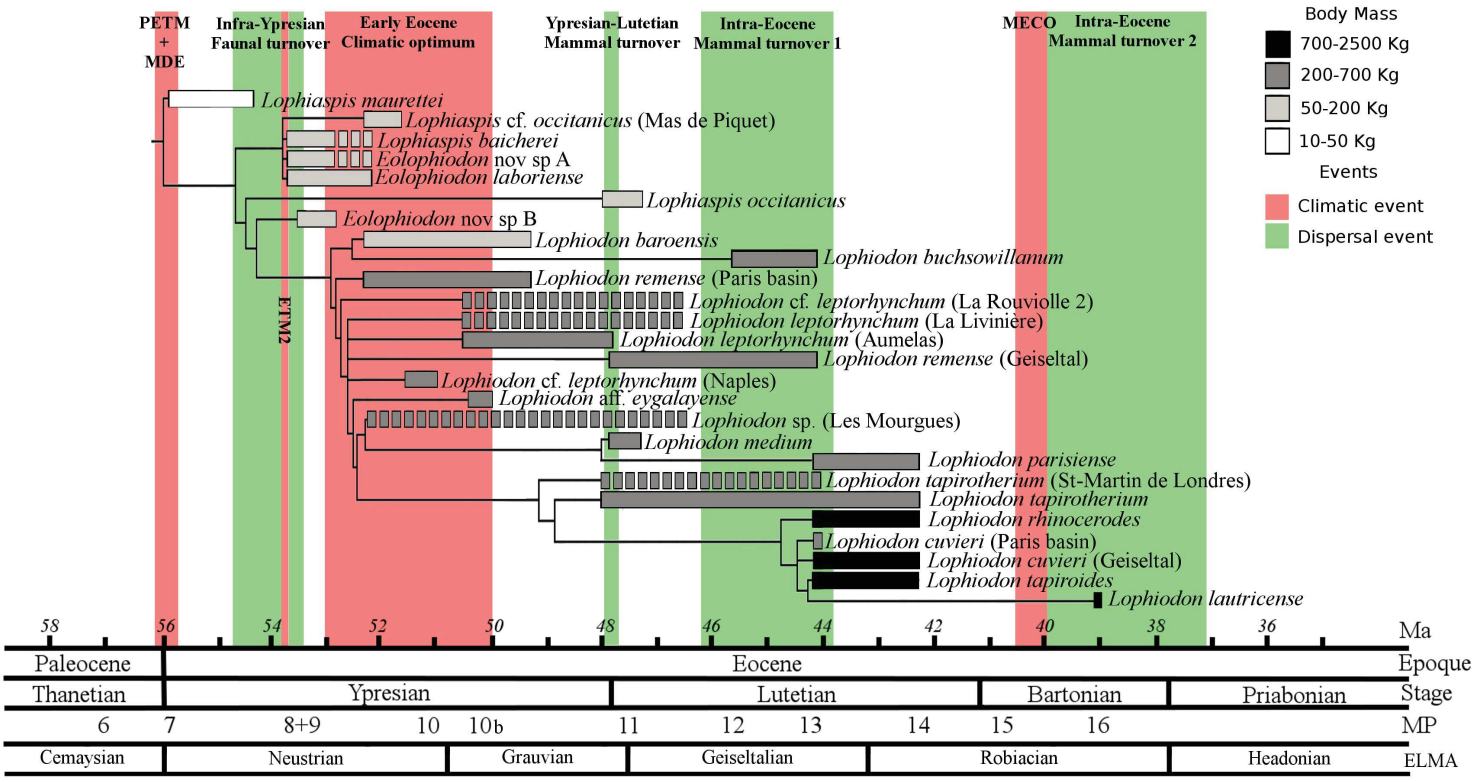


Figure 50. Phylogénie des lophiodontidés contrainte stratigraphiquement et corrélée avec les évènements climatiques et fauniques majeurs de l'Eocène. Position des évènements climatiques et fauniques modifiée d'après Solé et al. (2019). Abréviations : ELMA, European Land Mammal Ages.

Figure 50. Phylogeny of lophiodontids stratigraphically constrained and correlated with major climatic and faunistic events of the Eocene. Position of climatic and faunistic events modified according to Solé et al (2019). Abbreviations : ELMA, European Land Mammal Ages.

4.1. Radiation basale et évènements hyperthermaux.

La première grande phase de diversification des lophiodontidés correspond à leur radiation basale qui suit immédiatement leur apparition après le MP7 et le PETM. Cette radiation basale se déroule pendant toute la première partie de l'Yprésien (Fig 50), aux alentours du MP8+9 et est concomitante des évènements hyperthermaux de cette époque (ETM2-ETM3) et semble se terminer à l'orée de l'EECO. Cette radiation basale se caractérise par l'apparition d'un nouveau genre,

Eolophiodon, et par le remplacement du petit *Ls*. *maurettei* par plusieurs espèces de plus grandes tailles dans tout le sud de l'Europe.

En Amérique du Nord, les évènements hyperthermiques sont fortement corrélés à une augmentation de la diversité spécifique (Chew, 2015). Cependant, cette diversité n'est pas expliquée par un fort influx d'espèces dites "immigrantes", contrairement au PETM, mais résulterait majoritairement de la radiation des formes déjà présentes. Les bio-horizons B1 et B2 du "Bighorn Basin" (Wa4-Wa5) contemporains des hyperthermaux ETM2 et de H2 montrent une nette augmentation du nombre d'espèces présentes (Alpha richness) et une augmentation de la disparité entre les différents assemblages (Beta richness ; Chew, 2015). L'augmentation de la « Beta richness » reflète une hétérogénéité dans l'occupation des milieux corrélée à une occupation différentielle des niches écologiques, la multiplication des micro-habitats et à une augmentation des interactions écologiques (compétition/prédation ; Woodburne et al., 2009; Chew, 2015). L'augmentation de la « Beta richness » durant l'ETM2 et H2 en Amérique du Nord suggère que l'accroissement de la diversité faunique pourrait être une réponse à l'augmentation de la complexité florale résultante de la mise en place d'une végétation sub-tropicale/tropicale observée en Amérique du Nord (Chew, 2015) et qui serait liée à la hausse des températures, et à l'intensité des précipitations et de la saisonnalité (Wilf, 2000).

En Europe, cette période est aussi associée à une hausse de la diversité des périssodactyles hippomorphes (Bronnert, 2018), en plus de la radiation des lophiodontidés. Cependant, le signal est plus atténué en Europe qu'en Amérique du Nord, car peu de localités contemporaines des hyperthermaux ont été documentées. Le renouvellement faunique en Europe est aussi marqué par la disparition de certains taxons, dont les Coryphodontidae et plusieurs groupes de mammifères carnivores comme les Sinopinae (Hyaenodontida) et les Oxyaenodonta ainsi que certains mésonychidae (*Pachyaena*) à la fois dans le sud et le nord de l'Europe (Lucas, 1998; Solé et al., 2014, 2018). D'autres groupes de mammifères apparaissent aussi dans le registre fossile comme les

Paroxyclaenidae (Solé et al., 2019) et plusieurs dispersions sont observées entre le nord et le sud de l'Europe. Solé et al., (2019) proposent le nom de « Infra-Ypresian Mammal Turnover » pour cet événement qui eut lieu au MP8+9 entre la fin de la biozone PEIII et le début de la biozone PEIV *sensu* Hooker (1996) et qui recoupe l'intervalle ETM2-ETM3. Les évènements hyperthermaux ont donc probablement dû aussi jouer un rôle important dans les épisodes de radiations évolutives des lophiodontidés et des autres formes européennes, à l'instar des faunes nord-américaines.

Le fort endémisme des faunes de mammifères d'Europe du Sud observé au MP7 se réduit lors de l'Infra-Ypresian Mammal Turnover et des évènements hyperthermaux ETM2 et ETM3 et les faunes de mammifères présentent un début d'homogénéisation entre le Nord et le Sud. Ainsi, même si la majorité des espèces d'hippomorphes du MP8+9 sont restreintes à l'une ou l'autre des bio-provinces, il semblerait que *Propachynolophus maldani* soit présent à la fois dans le Bassin Parisien, et dans la localité de La Borie (selon Bronnert, 2018). Cependant, la systématique du genre *Propachynolophus* reste complexe car très probablement paraphylétique et fait l'objet de débats récents (Remy, 2017). De plus, au MP8+9 certains proviverrinés se dispersent depuis le sud de l'Europe vers le nord, alors que le tillodonte *Plesiesthonyx* effectue le chemin inverse (Solé et al., 2014, 2019). Le fort gradient de température entre le Nord et le Sud de l'Europe proposé par Marandat et al., (2012) pour expliquer l'endémisme des faunes du sud de l'Europe a dû être fortement impacté par les évènements hyperthermaux. Les différences de températures ont pu être atténuées lors des hyperthermaux, permettant le passage de certains taxons entre les deux provinces. Cependant, les lophiodontidés restent majoritairement restreint au sud de l'Europe. Cette distribution géographique suggère donc que la radiation basale de la famille a eu lieu dans la province Mésogéenne. Seule une occurrence de *Ls*. cf. *maurettei* à Mutigny (MP8+9) dans la biozone PE IV (Hooker 1996) dans le bassin parisien documente la présence de la famille dans le nord de l'Europe. Cette dispersion vers le nord a pu être favorisée par la disparition de *Coryphodon* dans le bassin parisien résultant en la libération de niches écologiques pour les grands herbivores**.**

4.2. Radiation de *Lophiodon* et diversification lors de l'EECO.

La deuxième grande phase de radiation des lophiodontidés a lieu au MP10. Cette deuxième radiation voit l'émergence et la radiation du genre *Lophiodon* et le remplacement progressif des petits *Eolophiodon* et *Lophiaspis*. Cette nouvelle phase de l'histoire évolutive des lophiodontidés est contemporaine de l'« Early Eocene Climatic Optimum » (Fig 50).

L'EECO est une période d'optimum de température qui suit les multiples évènements hyperthermaux du début de l'Éocène (Zachos et al., 2001, 2008; Inglis et al., 2017). L'EECO s'étend de 53 à 50 Ma présentant des températures marines moyennes de 29,7°C ont été estimées avec une fluctuation saisonnière de 9,5°C entre les mois les plus chauds et les plus froids (Vanhove et al., 2011).

En Amérique du Nord, l'EECO est fortement corrélé avec un pic de diversité et une augmentation de la richesse spécifique des mammifères (Chew, 2009; Woodburne et al., 2009). Cependant, contrairement au PETM, l'afflux de taxons "immigrants" est relativement faible durant l'EECO, à l'instar des évènements hyperthermaux ETM2 et H2/ETM3. La radiation des mammifères durant l'EECO a été associée avec une hausse de l'humidité et de la complexité florale résultant de la mise en place d'une flore tropicale diversifiée (Chew, 2009; Woodburne et al., 2009) et qui suit la tendance observée durant les évènements hyperthermiques (Chew, 2015). Contrairement au PETM et aux autres hyperthermaux, l'EECO fut suffisamment étendu pour voir l'implantation durable d'une flore méga-thermale et la mise en place de forêts tropicales (Wilf, 2000; Harrington et al., 2012), multipliant ainsi les niches écologiques disponibles pour les mammifères.

En Europe, plusieurs localités contemporaines de l'EECO montrent une mise en place similaire d'un écosystème tropical marqué par des flores adaptées à des températures hautes et un climat humide (Kvacek, 2010; Hofmann et al., 2015). Sur les bords de la région Adriatique, les

pollens récoltés sur la localité de Krappfeld montrent la prolifération de flores adaptées à une forte humidité corrélée avec l'augmentation des dépôts de kaolinite typique d'environnements humides (Hofmann et al., 2012). A l'instar de l'Amérique du Nord, les taxons mégathermaux sont plus nombreux que lors du PETM (Hofmann et al., 2012). Lors de l'EECO les localités d'Europe sont dominées par une végétation tropicale ou quasitropicale humide et diversifiée (Kvacek, 2010; Teodoridis et al., 2012).

Comme en Amérique du Nord, les faunes de mammifères se diversifient lors de l'EECO, avec un pic de la diversité observée pour de nombreux groupes. En plus des lophiodontidés, les hippomorphes présentent aussi un pic de diversité lors de l'EECO (Blondel, 2001; Remy et al., 2019), de même que les artiodactyles (Erfurt et al., 2007), les euprimates (Gingerich, 2012; Marigo et al., 2014) les proviverinnés (Solé et al., 2014) et les paroxyclaenés (Solé et al., 2019).

Chez les lophiodontidés, l'EECO correspond à un véritable renouvellement des taxons. L'apparition de *Lophiodon* coïncide avec la disparition des plus petits *Eolophiodon* et *Lophiaspis baicherei* dans le sud de la France. *Lophiaspis occitanicus* (et les formes associées) est le seul lophiodontidé de petite taille (<200 kg) qui perdure après l'EECO (Fig 50), mais reste relativement rare en comparaison des plus grand *Lophiodon*. Trois foyers de peuplements de lophiodontidés sont visibles lors de l'EECO en Europe. Dans la péninsule Ibérique les lophiodontidés ne sont représentés que par des formes de petites tailles que sont *Ls*. *baicherei et E*. *laboriense,* puis par *L. corsaensis, L. baroensis,* ainsi que d'autres formes de petite taille à l'attribution incertaine (Checa Soler, 1997, Chapitre 3) au contraire du sud de la France. Dans le sud de la France, *Ls*. cf. *occitanicus* cohabite avec les plus imposants *L. leptorhynchum*, *L.* cf. *leptorhynchum*, *L*. aff. *eygalayense*, *L*. *eygalayense* et potentiellement d'autre *Lophiodon* pas encore identifiés (Voir Chapitre 4). Les lophiodontidés d'Issel ne sont probablement pas beaucoup plus récents, tout comme le *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres. Enfin, les lophiodontidés sont représentés dans le bassin parisien par *L*. *remense* (Savage et al., 1966). La grande abondance des formes de

lophiodontidés dans le sud de la France et dans la péninsule Ibérique au regard de leur faible diversité spécifique dans le bassin parisien suggère que la radiation du genre *Lophiodon* s'est produite dans le sud de l'Europe. Les faunes de lophiodontidés d'Europe du Nord et du Sud sont plus homogènes au MP10 que au MP7 et MP8+9, avec la présence de *Lophiodon* dans toute l'Europe. *Lophiodon* est représenté à la fois dans le nord et le sud de l'Europe, avec *L. remense* qui est très proche morphologiquement et phylogénétiquement du *L. leptorhynchum* du sud de la France. Cependant, le genre *Lophiaspis* semble rester confiné dans le Sud de la France, jusqu'à son extinction au cours du Lutétien.

4.3. La radiation des grands lophiodontidés lors du refroidissement post-EECO.

L'EECO est suivi en Amérique du Nord par une chute importante de la diversité des mammifères (Woodburne et al., 2009) appelé le « Bridgerian crash ». Des chutes de température et une augmentation de l'aridité avec la mise en place de saisons sèches marquées ont été avancées pour expliquer ces disparitions (Woodburne et al., 2009). En Europe, plusieurs groupes ont également disparus à la fin de l'EECO entre le MP10 et le MP11 lors de l'Ypresian-Lutetian Mammals Turnover tels les Mesonychidae et les Meralinae (Paroxyclaenidae, Pantolesta) (Solé et al., 2018, 2019). Cependant, la baisse de la diversité des mammifères est moindre qu'en Amérique du Nord (Solé et al., 2019). En effet, contrairement à l'Amérique du Nord, le climat de l'Europe reste relativement chaud et humide après l'EECO. Dans la localité rapprochée du MP11 de Messel, la végétation est typique d'un milieu humide avec de fortes précipitations et une absence de saison sèche, et les différentes analyses donnent une température moyenne de 22°C (Wilde, 1989, 2005; Grein et al., 2011)

Cependant, on observe une baisse de la diversité des lophiodontidés lors de l'Ypresian-Lutetian Mammals Turnover avec la disparition des espèces de *Lophiodon* endémiques de la péninsule Ibérique. Cette disparition pourrait avoir été causée par une aridification plus intense et

précoce dans la péninsule Ibérique et la mise en place de milieux plus ouverts que dans le reste de l'Europe (Badiola et al., 2009). De même, les petits lophiodontidés disparaissent après le MP11 et la dernière occurrence de *Ls. occitanicus* à Issel

Toutefois, les lophiodontidés prospèrent lors de la période de refroidissement générale qui suit l'EECO. Les formes de grande taille se multiplient avec l'apparition de *L. medium* et *L. tapirotherium* au MP11 (Fig 50).

L'Europe reste dominée pendant le Lutétien par des forêts tropicale ou quasitropicale (Lutz, 2003; Lutz et al., 2010; Moraweck et al., 2015). Même si le climat reste relativement humide, l'aridité et la saisonnalité augmente après l'EECO (Collinson et al., 1981) de façon conjointe avec une baisse de température sans pourtant aboutir à la mise en place d'une saison sèche marquée.

Au MP12-13, un autre renouvellement faunique est observé dans toute l'Europe, l'Intra Eocene Mammal Turnover I (Franzen, 2003). Les faunes de mammifères bunodontes et brachyodontes sont progressivement remplacées par des taxons plus bunosélénodontes et hypsodontes. Ces changements faunistiques sont interprétés comme une réponse à l'apparition de plantes plus fibreuses due à une ouverture des milieux et caractéristiques de climats moins chauds (Blondel, 2001; Franzen, 2003). Une dentition plus molarisée aurait alors permis aux taxons d'exploiter plus facilement cette nouvelle ressource (Franzen, 2003). Cependant, ce renouvellement faunique n'est visible que dans les rares localités du début du Lutétien ayant livré une faune riche et complète tel le Geiseltal, Messel, Argenton, la défense et Bouxwiller. Le début du Lutétien est une période relativement mal connue avec peu de localités en Europe bien datées et les tendances évolutives et les dynamiques de population des mammifères au MP11-MP13 restent difficiles à estimer.

Toutefois, cette tendance générale, observée dans les localités MP12 et MP13 d'Europe est aussi visible au sein des lophiodontidés. Au MP13, les formes de grande taille avec des prémolaires plus grandes et des dents déciduales plus molarisées se multiplient, dont des formes dépassant pour

la première fois la tonne (Fig 50). L'apparition de ces formes de très grande taille coïncide avec la disparition de *Gastornis,* autre méga-herbivore présent en Europe au début de l'Éocène (Buffetaut et Angst, 2014).

Les espèces de lophiodontidés sont aussi géographiquement plus répandues que lors des MPs précédents et certaines espèces sont notamment présentes dans des localités du Nord et du Sud de l'Europe. *Lophiodon tapiroides* et *L. tapirotherium* sont présents à la fois à Egerkingen (Stehlin, 1903) et Bouxwiller (Jaeger, 1971) et dans le sud de la France (Filhol, 1888; Depéret, 1910; Crochet et al., 1997), et *L. rhinocerodes* est retrouvé au MP14 depuis l'Allemagne jusqu'à la péninsule Ibérique (Maack, 1856; Antunes et al., 1997) et ces espèces ont pu profiter d'un climat plus homogène pour s'étendre.

4.4. Le déclin des lophiodontidés

Après le MP14 et la fin de l'Intra Eocene Mammal Turnover I la diversité des lophiodontidés s'amenuise fortement (Fig 50). Au MP16, la famille n'est plus représentée que par trois taxons, *L. lautricense*, *L. sanmoralense* et *L. thomasi*. Ces deux derniers taxons ne sont connus respectivement que par un seul spécimen très fragmentaire (Depéret, 1906; Cuesta Ruíz-Colmenares, 1994). *Lophiodon lautricense* est plus abondant et cosmopolite, il est le plus grand et le plus molarisé des lophiodontidés (Sudre, 1971). Cependant, malgré sa relative abondance, *L. lautricense* est le dernier représentant de la famille qui disparaît brutalement après le MP16. Cette extinction brutale intervient pendant une période de refroidissement importante succédant à un bref optimum de température (Zachos et al., 2001; Bohaty et Zachos, 2003). Les lophiodontidés ne sont pas les seuls périssodactyles à disparaître après le MP16. Dans la localité de Robiac les genres d'hippomorphes *Anchilophus* et *Leptolophus* disparaissent entre le MP16 et le MP17 ainsi que de nombreuses espèces de *Pachynolophus*, *Eurohippus*, *Plagiolophus* et de paléothères (Remy 2015). Les artiodactyles et les autres mammifères semblent moins touchés par cette crise post MECO et au contraire, les créodontes, les primates et les rongeurs sont mêmes plus diversifiés après le MP16

(Remy 2015). Les cénogrammes de la localité de Robiac, où *L. lautricense* est très abondant, indique une composition de la faune typique de forêts tropicales fermées et humides, similaire à celle trouvées en Afrique équatoriale actuelle (Remy, 2015). Le brusque refroidissement des températures à la fin de l'Éocène est corrélé avec une ouverture des milieux et une aridification importante qui culminent à la transition Eocène-Oligocène lors de la grande Coupure (Legendre et al., 1991; Blondel, 2001; Zachos et al., 2001; Postigo-Mijarra et al., 2009). Ces changements de végétations et d'environnements ont pu être fatals aux lophiodontidés dès le milieu du Bartonien. Cette extinction a pu être précipitée par la grande taille de ces derniers représentants. En effet, les mammifères de grande taille sont plus sensibles aux changements climatiques que leurs congénères de statures plus modestes, de part leur longue période de gestation, leur nombre limité de descendants et leur âge de maturité sexuelle élevé (Peters, 1983). L'apparition de nouveaux taxons hippomorphes adaptés à une végétation fibreuse comme les paléothères a pu aussi augmenter la compétition pour l'accès aux ressources qui aurait été, à terme, en défaveur des lophiodontidés. De plus amples études sur les remplacements fauniques après le MECO sont cependant nécessaires pour rendre compte des changements fauniques qui s'effectuent pendant le Bartonien. De plus, des études de micro-usures sur les dents des périssodactyles de la fin de l'Éocène pourraient permettre d'étudier les changements possibles de régimes alimentaires qui survenues à la fin de l'Éocène et qui auraient pu contribuer à l'extinction des lophiodontidés.

Conclusions

L'étude des lophiodontidés du sud de la France présentée dans ce manuscrit a permis de mettre en évidence la forte diversité de cette famille dans la région, depuis leur apparition au début de l'Yprésien (MP7) jusqu'au début du Lutétien (MP11). Ce travail a conduit à une révision exhaustive du matériel abondant de lophiodontidés Yprésien/début Lutétien d'Occitanie. Deux nouveaux taxons de lophiodontidés basaux ont été décrits à partir de matériel inédit. La liste complète des espèces identifiées dans ce travail est résumée dans le tableau 47.

L'étude de la variabilité intraspécifique a mis en évidence un fort polymorphisme dentaire avec plus d'une trentaine de caractères polymorphes, ainsi qu'un dimorphisme sexuel modéré. Le fort polymorphisme dentaire est présent dès la radiation basale du clade, et se retrouve jusqu'aux taxons les plus récents tels *L. lautricense*. La mise en évidence systématique de ce polymorphisme sur les assemblages, présentant de nombreux spécimens, suggère que le polymorphisme dentaire devait être commun dans tous les taxons du clade. Ce dernier doit donc être pris en compte lors des prochaines études sur la famille, notamment lors de l'attribution spécifique de nouveaux restes dentaires. L'identification du polymorphisme dentaire chez les lophiodontidés est d'autant plus importante que certains caractères utilisés dans les diagnoses se sont avérés être polymorphes.

Le matériel post-crânien abondant de la localité de La Borie documente des régions anatomiques peu connues et peu étudiées chez les lophiodontidés. La description de ce matériel a mis en exergue les différentes synapomorphies post-crâniennes de la famille. De plus, les différences morphologiques observées sur le squelette post-crânien entre *Eolophiodon* et *Lophiodon* ont permis de mettre en évidence une transition entre les espèces basales sub-cursoriales et des taxons plus récents, plus massifs, médioporteurs à graviporteurs.

Tableau 47. Espèces de Lophiodontidés identifiées dans ce travail/ Species of lophiodontids identified in this thesis.

Taxons	Localité	Géographie	Age
Lophiaspis maurettei	Palette	Provence	MP7
	Silveirinha	Portugal	MP7
Lophiaspis ? *maurettei*	Saint Pierre des champs	Corbières	MP7
Lophiaspis baicherei	Bagnoles	Minervois	MP8+9-MP10
	El Mas de Montayana	Espagne	MP10
Lophiaspis occitanicus	Issel	Lauraguais	MP11?
Ls. cf. *occitnaicus*	Mas de Piquet	Montpellierain	MP10
	Conques-sur-Orbiel	Minervois	MP10b-MP11
Ls. ? *occitanicus*	Laures de Minervois	Minervois	MP10b-MP11
	La Livinière	Minervois	MP10b-MP11
	La Borie	Lauraguais	MP8+9
Eolophiodon laboriense	Saint Pierre	Lauraguais	MP8+9-MP10
	Moli del Pont	Espagne	MP10
Eolophiodon nov. sp. A	Tourouzelle	Minervois	MP8+9-MP10
	Sainte Eulalie	Minervois	MP8+9
Eolophiodon nov. sp. B	Félines Minervois	Minervois	MP8+9
	La Borie	Lauraguais	MP8+9
Lophiodon tapirtotherium	Saint Martin de Londres	Montpellierain	MP11-MP13
	Aumelas	Montpellierain	MP10b-MP11
L. leptorhynchum	La Livinière I	Minervois	MP10b-MP11
	La Livinière II	Minervois	MP10b-MP11
	Le Théron	Minervois	MP10
L. cf. *leptorhynchum* 1	La Rouviole 2	Minervois	MP10b-MP11
	La Rouviole 4	Minervois	MP10b-MP11
	La Rouviole 6	Minervois	MP10b-MP11
L. cf. *leptorhynchum* 2	Naples	Montpellierain	MP10
	Mas de Gimel	Montpellierain	MP10
L. aff. *leptorhynchum*	Cesseras	Minervois	MP10b-MP11
Lophiodon sp. A	La Rouviole 2	Minervois	MP10b-MP11
Lophiodon sp. B	Les Combes	Minervois	MP10b-MP11
Lophiodon sp. C	Les Mourgues	Minervois	MP10b-MP11
Lophiodon sp. D	Mas de Piquet	Montpellierain	MP10
Lophiodon sp. E	Le Lien	Montpellierain	MP10?

L'étude du matériel inédit de lophiodontidés basaux et les différentes analyses phylogénétiques ont permis de rediscuter de l'origine des lophiodontidés. La famille apparaît monophylétique dans les différentes topologies et est toujours incluse au sein du sous-ordre des Ancylopoda. La description du matériel crânien inédit de *Ls*. *maurettei* a mis en évidence plusieurs synapomorphies des Ancylopoda autrefois inconnues chez les lophiodontidés. Les chalicothères basaux *Paleomoropus jepseni* et *Protomoropus gabuniai* sont très proches morphologiquement de *Ls*. *maurettei. Paleomoropus* est toujours placé comme groupe frère des lophiodontidés dans les analyses. L'endémisme des lophiodontidés dans le sud de la France au début de l'Yprésien et la présence de taxons aux affinités asiatiques à Palette aux côtés de *Lophiaspis* suggèrent une origine asiatique de la famille. Une hypothèse avancée est que les lophiodontidés seraient issus d'un groupe de chalicothères asiatiques basaux proches de *Protomoropus* et *Paleomoropus*. Les lophiodontidés ont dû émerger aux alentours du PETM et atteindre l'Europe lors du « Mammalian Dispersal Event », potentiellement à la faveur de possibles régressions marines au niveau du détroit de Turgaï (Iakovleva et al., 2001).

Le travail de révision du matériel historique de *L. leptorhynchum* et la description de restes inédits du Minervois et du Montpelliérain ont amené à une redéfinition complète de ce taxon emblématique de la formation des grès d'Aigne. La diagnose de *L. leptorhynchum* a été complété par l'addition d'un nouveau caractère, la présence d'un métaconide sur la dp2. Toutefois les restes de *L. leptorhynchum* présentent un très fort polymorphisme dentaire, à l'instar des autres lophiodontidés, et certains caractères utilisés traditionnellement pour définir l'espèce se sont avérés être polymorphes tel que la présence de postprotocrista. La révision de la morphologie et de la variabilité de *L. leptorhynchum* a abouti à une remise en cause de la validité du genre *Paralophiodon*. Les caractères dentaires diagnosiques de *Paralophiodon* se sont avérés polymorphes dans les espèces incluses dans le genre, ainsi que chez les autres lophiodontidés. De

plus, certains des caractères utilisés pour définir le genre *Paralophiodon* apparaissent à la lumière des phylogénies obtenues comme des symplésiomorphies au sein des lophiodontidés et ne peuvent être utilisés pour définir ce taxon. Enfin, les caractères post-crâniens diagnosiques du genre sont aussi présents chez certains *Lophiodon* et ne peuvent donc pas servir pour distinguer *Paralophiodon* et *Lophiodon*. Ainsi *Paralophiodon* est mis en synonymie avec *Lophiodon* dans ce travail.

La révision de *L. leptorhynchum* a aussi mis en lumière la forte ressemblance morphologique entre *L. leptorhynchum* et *L. remense*. Cette forte similitude souligne la nécessité d'une révision du matériel abondant des lophiodontidés des autres régions d'Europe. En particulier, la révision du L. *remense* du bassin parisien, du Geiseltal et des formes rapprochées de la péninsule Ibérique s'avère nécessaire afin d'identifier et de tester la validité des caractères permettant de discriminer *L. remense* des lophiodontidés du sud de l'Europe.

La description des restes inédits de *L. leptorhynchum* dans des localités rapprochées du MP10 et MP10b a aussi permis de rediscuter de l'âge des formations du Minervois et du Montpelliérain. D'abord cantonnée aux localités des grès d'Aigne, la présence de *L. leptorhynchum* dès les calcaires d'Agel (rapprochés du MP10) corrobore les doutes émis sur la datation du niveau repère MP15 de la Livinière 2. Ainsi, la présence de *L. leptorhynchum* dans la localité rapprochée du MP10b-MP11 d'Aumelas est un nouvel argument en faveur du vieillissement des localités des grès d'Aigne vers un âge fini Yprésien/début Lutétien.

La vue d'ensemble offerte par les nouvelles topologies ainsi que la révision systématique des formes du sud de la France permettent d'identifier plusieurs étapes clés de l'histoire évolutive des lophiodontidés qui semblent être corrélées avec les grands changements climatiques de l'Éocène. La radiation basale des lophiodontidés de petite taille est contemporaine des événements hyperthermaux. Au milieu de l'Yprésien (niveaux proches du MP8+9), les lophiodontidés de petite

taille se multiplient en Occitanie avec l'apparition des trois espèces d*Eolophiodon.* Pendant cette période, des échanges sporadiques avec le nord de l'Europe se mettent en place et aboutissent à la première occurrence de lophiodontidés dans le bassin parisien. Au sommet de l'Yprésien (niveaux proches du MP10), les lophiodontidés radient de nouveau lors de l'EECO. Le genre *Lophiodon* apparaît pendant cette période d'optimum climatique et se disperse dans le nord de l'Europe et dans toute la province Mésogéenne. Cette radiation est aussi marquée par le remplacement progressif des petits lophiodontidés basaux par les plus grands *Lophiodon*. Enfin, les lophiodontidés se diversifient lors de la longue période de refroidissement post-EECO pendant le Lutétien avec la radiation des formes de grande taille plus molarisées lors du Intra Eocene Mammal Turnover I. Cette multiplication des espèces géantes, aux dents déciduales plus molarisées et aux prémolaires de plus grandes tailles, serait à mettre en lien avec les changements environnementaux, en particulier l'ouverture relative des milieux et l'introduction de plantes plus fibreuses dans l'environnement.

Plusieurs pistes d'étude peuvent être proposées pour compléter ce travail. Tout d'abord le vieillissement des grès d'Aigne avec un âge proche du MP10-MP11 ouvre de nouvelles perspectives d'étude sur la transition Yprésien-Lutétien. La formation des grès d'Aigne offre ainsi une documentation riche sur une période peu connue (Payros et al., 2009), et les taxons présents dans ces localités vont devoir être réétudiés pour être replacés au sein de l'histoire évolutive de leur groupe. L'étude de ces formes replacées dans un cadre temporel plus cohérent permettra de mieux appréhender l'évolution des faunes lors des périodes critiques de réchauffements climatiques en Europe.

De plus, la mise en évidence des grandes phases évolutives des lophiodontidés peut servir de référence pour comprendre les impacts des événements climatiques de l'Éocène sur l'histoire évolutive de groupes peu connus ou moins documentés.

Le travail de révision des lophiodontidés du début de l'Éocène du sud de la France, peut aussi servir de base à une révision plus large des autres membres de la famille. En particulier, la révision du matériel fragmentaire attribué à *Ls*. cf. *occitanicus* et *Lophiodon* sp. (Checa Soler, 1997) de l'Yprésien de la péninsule Ibérique pourrait permettre de mieux comprendre les dynamiques évolutives entre les petits lophiodontidés basaux et les *Lophiodon* plus dérivés aux prémices de l'EECO. De plus, l'étude de ces formes permettrait d'aborder les problématiques liées au remplacement progressif des petits lophiodontidés par *Lophiodon* à la fin de l'Yprésien et au début du Lutétien.

La révision du matériel abondant de *L. remense*, du bassin de Paris et du Geiseltal (Fischer 1964, Savage et al., 1966), permettra de discuter des relations entre les lophiodontidés du nord et du sud et de mieux appréhender les phénomènes de dispersions intra-européen au début du Lutétien.

De même, les faunes de *Lophiodon* des localités abritant de multiples espèces tels le Geiseltal (Fischer, 1964), Egerkingen (Stehlin, 1903) et Bouxwiller (Jaeger, 1971) bénéficieraient d'une révision systématique à la lumière du très fort polymorphisme dentaire observé dans cette étude. Cette révision permettrait de mieux rendre compte de la véritable diversité des lophiodontidés dans la deuxième moitié du Lutétien.

L'étude des formes géantes terminales pourrait aussi permettre de mieux comprendre les causes d'extinctions des grands mammifères pendant les périodes de changements climatiques précédant la Grande Coupure. En particulier les hypothèses avancées sur les changements de régimes alimentaires chez les lophiodontidés aux prémolaires plus molarisées pourraient être testé via des études de micro-usure et de micro-texture de l'émail (Gegenaa et Merceron, 2016; Hullot et al., 2019). Une collaboration avec M. Hullot, P-O. Antoine et G. Merceron est en cours avec comme objectif d'étudier les changements de la micro-usure chez les lophiodontidés. La micro-texture de l'émail de lophiodontidés basaux (*E. laboriense, E*. nov. sp. A et *E*. nov. sp B) sera comparée à celle

de *L. lautricense* afin de mettre en évidence des possibles changements de régime alimentaire qui seraient corrélés avec les épisodes de changements climatiques. Ces données seront aussi exploitées dans un cadre plus large, avec une comparaison de la micro-texture avec celle connue chez d'autres familles de périssodactyles dans un cadre écologique et fonctionnelle.

Enfin, l'inclusion des lophiodontidés au sein des Ancylopoda remet en question notre vision des relations au sein des périssodactyles basaux, ainsi que sur la morphologie basale des chalicothères et plus généralement des tapiromorphes. Les lophiodontidés basaux sont relativement bien documentés en comparaison d'autres tapiromorphes basaux de la même époque (Métais et al., 2006 ; (Holbrook and Lapergola, 2011; Bai et al., 2014, 2018), et il serait pertinent d'inclure ces taxons dans les futures études sur l'émergence et la radiation des Tapiromorpha. La complétude du registre fossile des lophiodontés permettrait de rediscuter non seulement de la morphologie basale des dents de tapiromorphes, mais aussi de la morphologie crânienne et post-crânienne à la base de ce clade. De plus, une révision du polymorphisme dentaire sur l'ensemble des périssodactyles permettrait de savoir si cette forte variabilité est uniquement restreinte au seul lophiodontidés, ou est au contraire plus commune au sein des taxons basaux. Une meilleure compréhension de la variabilité intraspécifique des premiers périssodactyles permettrait de rediscuter des caractères diagnosiques des grandes superfamilles et serait une plus-value importante lors de l'étude des relations phylogénétiques des premiers représentants de chacun des sous ordre. Il serait pertinent de conjuguer ces travaux avec les révisions récentes des équoïdes basaux européens (Bronnert et al., 2018). Une meilleure compréhension de la morphologie basale des tapiromophes et des hippomorphes et de leur variation pourrait permettre d'identifier plus de synapomorphies des périssodactyles, qui restent pour le moment peu connues (Froehlich, 1999), et qui s'avèrent cruciales pour comprendre l'origine des périssodactyles dans un contexte de rapprochement avec les Cambaythères Indien (Rose et al., 2014) et les ongulés d'Amérique du Sud (Welker et al., 2015)

Bibliographie

Adnet, S., J.-Y. Crochet, et L. Baillet. 2014. Gisement à vertébrés lutétiens d'Issel. *Inventaire du patrimoine géologique du Languedoc-Roussilon*. LRO-1104, DREAL Languedoc- Roussillon 1–4.

Agnini, C., P. Macri, J. Backman, H. Brinkhuis, E. Fornaciari, L. Giusberti, V. Luciani, D. Rio, A. Sluijs, et F. Speranza. 2009. An early Eocene carbon cycle perturbation at ~52.5 Ma in the Southern Alps: Chronology and biotic response. *Paleoceanography* 24:1–14.

Antunes, M. T. 1986. *Paralophiodon* cf. *leptorhynchum* (tapiroidea, mammalia) à Vale Furado: contribution à la connaissance de l'éocène au Portugal. *Ciências Da Terra* 8:87–98.

Antunes, M. T., M. L. Casanovas, M. A. Cuesta, L. Checa, J. V. Santafé, et J. Agusti. 1997. Eocene mammals from Iberian peninsula. *Actes du Congrès BiochroM'97. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* :337–352.

Ashton, K. G., M. C. Tracy, et A. De Queiroz. 2000. Is Bergmann's rule valid for Mammals ? *The American Naturalist* 156:390–415.

Astre, G. 1931. Les crocodiliens fossiles des terrains Tertiaires sous-Pyrénéens. *Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 61:25–71.

Astre, G. 1960. Quelques variants extrême chez *Lophiodon*. *Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 95:213–224.

Badiola, A., L. Checa, M. A. Cuesta, R. Quer, J. J. Hooker, et H. Astibia. 2009. The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta* 7:243–258.

Bai, B., Y. Wang, et J. Meng. 2010. New craniodental materials of *Litolophus gobiensis* (Perissodactyla, "Eomoropidae") from Inner Mongolia, China, and phylogenetic analyses of Eocene chalicotheres. *American Museum Novitates* 3688:1–27.

Bai, B., Y. Wang, et J. Meng. 2018. The divergence and dispersal of early perissodactyls as evidenced by early Eocene equids from Asia. *Communications Biology* 1:1–10.

Bai, B., Y. Wang, J. Meng, Q. Li, et X. Jin. 2014. New early Eocene basal tapiromorph from Southern China and its phylogenetic implications. *PloS ONE* 9:1–9.

Bai, B., Y. Wang, H. Wang, et L. Holbrook. 2017. Osteology of the middle Eocene ceratomorph *Hyrachyus modestus* (Mammalia, Perissodactyla). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 413:1–68.

Barone, R. 1976. Anatomie Comparée Des Mammifères Domestiques (Vigot (ed.)). Paris, pp.

Bell, R. H. V. 1969. The use of herbaceous layers by grazing ungulates in the Serengeti. In A.

Watson (ed.), *Animal populations in relation to their food resources*, Symp Br Ecol Soc. Blackwell, Oxford :111–124

Beard, K. C., et M. R. Dawson. 1999. Intercontinental dispersal of Holarctic land mammals near the Paleocene/Eocene boundary: paleogeographic, paleoclimatic and biostratigraphic implications. *Bulletin de La Société Géologique de France* 170:697–706.

Berger, G. M, F. Boyer, et J. Rey, avec la collaboration de P. Ambert, P. Freytet, J. P ., Marchal et C. Vautrelle. 1990. Notice explicative, Carte géol. France (1/50000), feuille *Lézignan-Corbières* (1038). Orléans : Bureau de recherches géologiques et minières, 70 p.

Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Grösse. *Göttinger Studien* 3:595–708.

Blondel, C. 2001. The Eocene-Oligocene ungulates from Western Europe and their environment. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 168:125–139.

Bohaty, S. M., et J. C. Zachos. 2003. Significant Southern Ocean warming event in the late middle Eocene. *Geology* :1017–1020.

Boisserie, J. R., F. Lihoreau, M. Orliac, R. E. Fisher, E. M. Weston, et S. Ducrocq. 2010. Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 158:325–366.

Bokma, F., M. Godinot, O. MAridet, S. Ladevèze, L. Costeur, F. Solé, E. Gheerbrant, S. Peigné, F. Jacques, et M. Laurin. 2016. Testing for Depéret's rule (body size increase) in Mammals using combined extinct and extant data. *Systematic Biology* 65:98–108.

Bornemann, A., R. D. Norris, J. A. Lyman, S. D'Haenens, J. Groeneveld, U. Röhl, K. A. Farley, et R. P. Speijer. 2014. Persistent environmental change after the Paleocene-Eocene Thermal Maximum in the eastern North Atlantic. *Earth and Planetary Science Letters* 394:70–81.

Bosco, C. 1902. Il *Lophiodon sardus* delle ligniti di Terras de Collu (Sardegna)- Atti della Real. *Acad. Dei Lincei* 11.

Bourdon, E., C. Mourer-chauviré, et Y. Laurent. 2016. Early Eocene birds from La Borie, southern France. *Acta Palaeontologica Polonica* 61:175–190.

Bowen, G. J., W. C. Clyde, P. L. Koch, S. Ting, J. Alroy, T. Tsubamoto, Y. Wang, et Y. Wang. 2002. Mammalian dispersal at the Paleocene/Eocene boundary. *Science* 295:2062–2064.

Bronnert, C., E. 2018. Origine et premières dichotomies des périssodactyles (Mammalia, Laurasiatheria) : Apport des faunes de l'Éocène inférieur du Bassin de Paris. Sorbonne Université, 1–433 pp.

Bronnert, C., E. Gheerbrant, M. Godinot, et G. Métais. 2018a. A primitive perissodactyl (Mammalia) from the early Eocene of Le Quesnoy (MP7, France). *Historical Biology* 30: 1–13.

Bronnert, C., E. Gheerbrant, M. Godinot, et G. Metais. 2018b. First European ‘Isectolophidae’ (Mammalia, Perissodactyla): *Chowliia europea*, sp . nov ., from the lower Eocene of Le Quesnoy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology* 38:1–9.

Buffetaut, E., et D. Angst. 2014. Stratigraphic distribution of large flightless birds in the Palaeogene of Europe and its palaeobiological and palaeogeographical implications. *Earth Science Reviews* 138: 394-408.

Butler, P. M. 1952. The milk molars of Perissodactyla with remarks on molar occlusion. *Proceedings of the Zoological Society of London* 4:777–817.

Cappetta, H., J. Hartenberger, B. Sigé, et J. Sudre. 1968. Une faune de Vertébrés de la zone de Cuis dans l’Eocène continental du Bas-Languedoc (gisement du Mas de Gimel, Grabels, Hérault). *Bulletin Du BRGM* 1:45–48.

Cassini, G. H., S. H. Del Pino, N. A. Muñoz, M. V Walter, G. Acosta, M. Fernandez, M. S. Bargo, et S. F. Vizcaino. 2017. Teeth complexity, hypsodonty and body mass in Santacrucian (Early Miocene) notoungulates (Mammalia). *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106:303–313.

Checa Soler, L. 1997. Los Perisodactilos (Ungulata, Mammalia) del Eoceno Catalan. *Paleontologia i Evolució* 149–234.

Chen, S., T. Deng, L. Pang, W. He, et S. Chen. 2012. A juvenile skull of *Ancylotherium* (Mammalia, Perissodactyla, Chalicotheriidae) from the Pliocene of China. *Geobios* 45:527–534.

Chew, A. E. 2009. Paleoecology of the early Eocene Willwood mammal fauna from the central Bighorn Basin, Wyoming. *Paleobiology* 35:13–31.

Chew, A. E. 2015. Mammal faunal change in the zone of the Paleogene hyperthermals ETM2 and H2. *Climate of the Past* 11:1223–1237.

Christiansen, P. E. R. 2002. Locomotion in terrestrial mammals : the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed. *Zoological Journal of the Linnean Society* 136:685–714.

Claude, J., et H. Tong. 2004. Early Eocene Testudinoid turtles from Saint-Papoul, France, with comments on the early evolution of modern Testudinoidea. *Oryctos* 5:3–45.

Clauss, M., R. Frey, B. Kiefer, M. Lechner-Doll, W. Loehlein, C. Polster, G. E. Rössner, et W. J. Streich. 2003. The maximum attainable body size of herbivorous mammals : morphophysiological constraints on foregut, and adaptations of hindgut fermenters. *Ecophysiology* 136:14–27.

Cojan, I., M. G. Moreau, et L. E. Stott. 2000. Stable carbon isotope stratigraphy of the Paleogene pedogenic series of southern France as a basis for continental-marine correlation. *Geology* 28:259–262.

Colbert, M. W. 1934. Chalicotheres from Mongolia and China in The American Museum. *Bulletin of the American Museum of Natural History* LXVII:1–387.

Collinson, M. E., K. Fowler, et M. Boulter. 1981. Floristic changes indicate a cooling climate in the eocene of southern england. *Nature* 291:315–317.

Comte, B., M. Sabatier, B. Marandat, et M. Vianey-Liaud. 2012. Les Rongeurs de Chery-Chartreuve et Rocourt-Saint-Martin (Est du Bassin de Paris; Aisne, France). Leur place parmi les faunes de l'Eocène Moyen d'Europe. *Palaeovertebrata* 37:167–271.

Coombs, M. C. 1975. Sexual Dimorphism in Chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla). *Systematic Zoology* 24:55–62.

Coombs, M. C. 2013. A Juvenile mandible with deciduous teeth of *Ancylotherium pentelicum* (Perissodactyla, Chalicotheriidae, Schizotheriinae), Collected by Barnum Brown from the Late Miocene of Samos (Greece). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33:233–238.

Cooper, L. N., E. R. Seiffert, M. Clementz, S. I. Madar, S. Bajpai, S. T. Hussain, et J. G. M. Thewissen. 2014. Anthracobunids from the Middle Eocene of India and Pakistan are stem Perissodactyls. *PloS ONE* 9:1–15.

Cramer, B. S., et D. V Kent. 2005. Bolide summer : The Paleocene/Eocene thermal maximum as a response to an extraterrestrial trigger. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 224:144–166.

Crochet, J.-Y., M. Godinot, J. Hartenberger, J. A. Remy, B. Sigé, et J. Sudre. 1988. Découverte dans le bassin de Saint-Martin-de-Londres (Hérault, Sud de la France) d'un gisement à vertébrés continentaux d'âge Eocène moyen. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 107:419–434.

Crochet, J.-Y., J. Hartenberger, J. A. Remy, J. Sudre, et J. L. Welcomme. 1997. Découverte de vertébrés continentaux de l'Eocène moyen et supérieur dans le bassin des Matelles (Hérault , Sud de la France) et redécouverte du "*Lophiodon* des Matelles ". *Geologie de La France* 1:35–45.

Cuesta Ruíz-Colmenares, M. A. 1994. Los Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) del Eoceno de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, Espagña). *Studia Geologica Salmanticensia* 29:23–65.

Cuvier, G. 1799. Sur les Tapirs fossiles de France. *Magasin encyclopédique*. Paris, 5:257-259

Cuvier, G. 1812. Recherches Sur Les Ossemens Fossiles, où l'on rétablis les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces (1ère édition) (G. Dufour et E. D'Ocagne (eds.)). Paris, France.

Cuvier, G. 1822. Recherches Sur Les Ossemens Fossiles, où l'on rétablis les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces (2eme édition), Volume 2, Part 1 (G. Dufour et E. D'Ocagne (eds.)). Paris, France..

D'Ambrosia, A. R., W. C. Clyde, H. C. Fricke, P. D. Gingerich, et H. A. Abels. 2017. Repetitive mammalian dwarfing during ancient greenhouse warming events. *Science Advances* 3:1–9.

D'Haenens, S., A. Bornemann, P. Claeys, U. Röhl, E. Steurbaut, et R. P. Speijer. 2014. A transient

deep-sea circulation switch during Eocene Thermal Maximum 2. *Paleoceanography* 29:370–388.

Danilo, L., J. A. Remy, M. Vianey-Liaud, B. Marandat, J. Sudre, et F. Lihoreau. 2013. A new Eocene locality in Southern France sheds light on the basal radiation of Palaeotheriidae (Mammalia, Perissodactyla, Equoidea). *Journal of Vertebrate Paleontology* 33:195–215.

DeBlainville, H. 1864. Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie, (Baillière (ed.)). Paris, 1–193 pp.

Dedieu, P. 1976. Les tapiroidea (Mammalia, Perissodactyla) du gisement lutétien d'Issel (Aude). 1–179 pp.

Dedieu, P. 1977a. Sur la systematique des Tapiroidea (Mammalia) de l'Eocène européen. *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences de Paris* 284:2119–2222.

Dedieu, P. 1977b. Le tapiroide à denture rhinocerotoide du gisement Lutétien d'Issel (Aude) : *Paralophiodon isselensis* (Fischer, 1829). *Extrait Du Buletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 113:32–39.

Demment, M. W., et P. J. Van Soest. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *The American Naturalist* 125:641–672.

Depéret, C. 1899. Aperçu sur la géologie du chaînon de Saint-Chinian. *Bulletin de La Société Géologique de France* 3:686–709.

Depéret, C. 1906. Sur une nouvelle espèce de *Lophiodon* (*L. thomasi*) du Bartonien de Sergy (Aisne). *Bulletin de La Société Géologique de France* 4:688–692.

Depéret, C. 1907. Etudes paléontologiques sur les *Lophiodon* du Minervois. *Archives Du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 9:1–48.

Depéret, C. 1910. Etudes sur la famille des Lophiodontidés. *Bulletin de La Société Géologique de France* 558–577.

Depéret, C. 1921. Sur un petit Lophiodontidé des Grès Eocènes de Laure (Aude). *Bulletin de La Société d'études Scientifiques de l'Aude* 27:44–54.

Depéret, C., et G. Carrière. 1901. Sur un gisement de mammifères de l'éocène moyen à Robiac, près de St. Mamert (Gard). *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences* 133.

Desmaret, A. G. 1822. Mammalogie, ou description des espèces des mammifères, 4ème édition. *Encyclopédie méthodique n°126*. Paris, 555 pp.

Dickens, G. R., M. M. Castillo, et J. C. G. Walker. 1997. A blast of gas in the latest Paleocene: Simulating first-order effects of massive dissociation of oceanic methane hydrate. *Geology* 25:259–262.

Dixon, P. M., W. H. Tremaine, K. Pickles, L. Kuhns, C. Hawe, J. Mccann, C. Mcgorum, D. I. Railton, et S. Brammer. 1999. Equine dental disease Part 2 : a long-term study of 400 cases :

disorders of development and eruption and variations in position of the cheek teeth. *Equine Veterniary Journal* 31:519–528.

Dixon, P. M., W. H. Tremaine, K. Pickles, L. Kuhns, C. Hawe, J. McCann, B. C. McGorum, D. I. Railton, et S. Brammer. 2000. General Articles Equine dental disease Part 3 : a long-term study of 400 cases : disorders of wear , traumatic damage and idiopathic fractures, tumours and miscellaneous disorders of the. *Equine Veternary Journal* 32:9–18.

Duranthon, F., et J.-C. Capéra. 1991. Découverte de *Lophiodon tapirotherium* Desmarest, 1822 (Mammalia, Perissodactyla) dans la ville de Carcassonne (Aude, France). *Bulletin de La Société d'Etudes Scientifiques de l'Aude* 91:29–31.

Dial Paz, G. 1929. *Atalonodon*, nuevo genera do perissodactylo dell'Eocene di Gonessa (Sardegna). *Memorie Dell'Instutio Geologico Della R. Universita Di Padova* 8:1–9.

Eales, N. 1927. The anatomy of foetal African Elephant, *Elephas africanus* (Loxodonta, africana). Part II. The body muscles. *Trans Roy Soc Edinburgh* 55:609–642.

Erfurt, J., G. Métais, et J. Sudre. 2007. Diversity of European Paleogene Artiodactyla (Mammalia), and their biostratigraphic significance for European Land Mammal Ages. *5th Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists/12th European Workshop of Vertebrate Palaeontology* 21–28.

Escarguel, G. 1999. Les rongeurs de l'Eocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. Systématique, Phylogénie, Biochronologie et Paleobiogeographie des niveaux-repères MP7 à MP14. *Palaeovertebrata* 28:89–351.

Escarguel, G., C. Bernard, et S. Legendre. 1997. Sur l'âge numérique de quelques faunes de Mammifères de l'Éocène inférieur et moyen d'Europe occidentale. In J.-P. Aguilar, S. Legendre, et J. Michaux (eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier*: 443–460

Esu, D., et T. Kotsakis. 1983. Les vertebres et les mollusques continentaux du tertiaire de la Sardaigne: Paleobiogeographie et Biostratigraphie. *Geologica Romana* 22:177–206.

Famoso, N. A., R. S. Feranec, et E. B. Davis. 2013. Occlusal enamel complexity and its implications for lophodonty, hypsodony, body mass, and diet in extinct and extant ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 387:211–216.

Filhol, H. 1888. Etude sur les vertébrés fossiles d'Issel (Aude). *Mémoires de La Société Géologique de France* 1–188.

Fischer, J. B. 1829. Synopsis Mammalium. Stuttgart, 752pp.

Fischer, V. K. 1964. Die tapiroidem Perissodactylen aus der eozanën Braunkohle des Geiseiltales. *Zeitschrift Der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 13:1–101.

Fischer, V. K. 1977a. Neue Funde von *Rhinocerolophiodon* (n. gen.), *Lophiodon* und *Hyrachyus* (Ceratomorpha, Perissodactyla, Mammalia) aus dem Eozän des Geiseltals bei Halle (DDR).

Zeitschrift Für Geologische Wissenschaft, *Berlin* 5:909–919.

Fischer, V. K. 1977b. Neue Funde von *Rhinocerolophiodon* (n. gen.), *Lophiodon* und *Hyrachyus* (Ceratomorpha, Perissodactyla, Mammalia) aus dem Eozän des Geiseltals bei Halle 2. *Zeitschrift Für Geologische Wissenschaft*, *Berlin* 5:1129–1152.

Fisher, R. E., K. M. Scott, et V. L. Naples. 2007. Forelimb myology of the pygmy hippopotamus (*Choeropsis liberiensis*). *The Anatomical Record* 693:673–693.

Franzen, J. L. 2003. Mammalian faunal turnover in the Eocene of central Europe. *Geological Society of America Special Paper* 369:455–461.

Fricke, H. C., et S. L. Wing. 2004. Oxygen isotope and paleobotanical estimates of temperature and δ18O-Latitude gradients over North America during the Early Eocene. *American Journal of Science* 304:612–635.

Fritz, H., P. Duncan, I. J. Gordon, et A. W. Illius. 2002. Megaherbivores influence trophic guilds structure in African ungulate communities. *Community Ecology* 2:620–625.

Froehlich, D. J. 1999. Phylogenetic systematics of basal perissodactyls. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19:140–159.

Froehlich, D. J. 2002. Quo vadis *Eohippus* ? The systematics and taxonomy of the early Eocene equids (Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 134:141–256.

Garland, T., et J. Janis. 1993. Does metatarsal/femur ratio predict maximal running speed in cursorial mammals ? *Journal of Zoology* 229:133–151.

Gegenaa, C., et G. Merceron. 2016. Dental microwear texture analysis in mammalian ecology. *Mammal Review* 46:215–228.

Geist, V. 1974. On the Relationship of Social Evolution and Ecology in Ungulates. *American Zoologist* 14:205–220.

Gervais, P. 1848. Zoologie et paleontologie française ou nouvelles recherches sur les animaux vivants et fossiles de la France (A. Bertrand (ed.)). Paris, 271 pp.

Gingerich, P. D. 2006. Environment and evolution through the Paleocene – Eocene thermal maximum. *Trends in Ecology & Evolution* 21:246–253.

Gingerich, P. D. 2012. Primates in the Eocene. In: T. Lehmann, S.F.K. Schaal (eds) *Messel and the terrestrial Eocene - Proceedings of the 22nd Senckenberg Conference. Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments,* 92:649–663

Godinot, M., et F. Lapparent De Broin. 2003. Arguments for a mammalian and reptilian dispersal from Asia to Europe during the Paleocene-Eocene boundary interval. In J. W. F. Reumer et W. Wessels (eds.), *Distribution and migration of Tertiary mammals in Eurasia. A volume in Honour of Hans de Bruijn* :255–276

Godinot, M., J.-Y. Crochet, J. Hartenberger, B. Lange-Badré, D. E. Russell, et B. Sigé. 1987. Nouvelles données sur les mammifères de Palette (Eocène inférieur, Provence). *Münchner*

Geowissenschaftliche Abhandlungen A:273–288.

Godinot, M., H. Labarrère, J. Erfurt, J. L. Franzen, B. Lange-Badré, F. Lapparent De Broin, et D. Vidalenc. 2018. Un nouveau gisement à vertébrés éocènes, Rouzilhac (MP 10-11), dans la série molassique d'Issel (Aude, France). *Revue de Paléobiologie, Genève* 37:143–335.

Grein, M., T. Utescher, V. Wilde, et A. Roth-nebelsick. 2011. Reconstruction of the middle Eocene climate of Messel using palaeobotanical data. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh* 260:305–318.

Gregory, W. K. 1929. Mechanics of locomotion in the evolution of limb structure as bearing on the formand habits of the titanotheres and the related odd-toed ungulates. In H. F. Osborn (ed.), *The Titanotheres of Ancient Wyoming, Dakota and Nebraska,* United Sta. Washington, DC: 727–756

Gruas-Cavagnetto, C. 1991. Pollen et dinophycées de l'Ilerdien moyen (Eocène inférieur) de Fordones (Corbières, France). *Cahiers de Micropaleontologie* 1:51–66.

Harrington, G. J., J. Eberle, B. A. Le-page, M. Dawson, et J. H. Hutchison. 2012. Arctic plant diversity in the Early Eocene greenhouse. *Proceedings of the Royal Society B* 279:1515–1521.

Hartenberger, J., B. Sigé, et J. Sudre. 1968. Nouveaux gisements de Vertébrés dans l'Eocène continental du Minervois. *Compte-Rendu Sommaire Des Séances de La Société Géologique de France* 1:22–23.

Hartenberger, J., B. Sigé, et J. Sudre. 1969. Les gisements de vertébrés de la région montpelliéraine. *Bulletin Du BRGM* 1:7–18.

Hartenberger, J., B. Sigé, et J. Sudre. 1970. Mise au point sur les mammifères éocènes de l'Hérault. *Bulletin Du BRGM* 110:1–4.

Haubold, H., et H. Hellmund. 1997. Contribution of the Geiseltal to the Paleogene biochronology and the actual perspective of the Geiseltal District. In J.-P. Aguilar, S. Legendre, and J. Michaux (eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* :353–359

Hofmann, C.-C., H. Egger, et C. King. 2015. LM and SEM investigations of pollen from PETM and EECO localities of Austria and Great Britain : new findings of Atherospermataceae, Annonaceae, Araceae and Arecaceae from the Lower Eocene. *Plant Systematics and Evolution* 773–793.

Hofmann, C.-C., R. Pancost, F. Ottner, H. Egger, K. Taylor, O. Mohamed, et R. Zetter. 2012. Palynology, biomarker assemblages and clay mineralogy of the Early Eocene Climate Optimum (EECO) in the transgressive Krappfeld succession (Eastern Alps , Austria). *Austrian Journal of Earth Sciences* 105:224–239.

Holbrook, L. T. 2001. Comparative osteology of early Tertiary tapiromorphs (Mammalia, Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 132:1–54.

Holbrook, L. T. 2009. Osteology of *Lophiodon* Cuvier, 1822 (Mammalia, Perissodactyla) and its

Phylogenetic Implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29:212–230.

Holbrook, L. T., et J. Lapergola. 2011. A new genus of perissodactyl (Mammalia) from the Bridgerian of Wyoming, with comments on basal perissodactyl phylogeny. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:895–901.

Hooker, J. J. 1984. A primitive ceratomorph (Perissodactyla, Mammalia) from the early Tertiary of Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society* 82:229–244.

Hooker, J. J. 1989. Character Polarities in early Perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships. In D. R. Prothero et R. M. Schoch (eds.), *The evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press. New York :79–101

Hooker, J. J. 1996. Mammalian biostratigraphy across the Paleocene-Eocene boundary in the Paris, London and Belgian basins. *Geological Society, London, Special Publications* 101:205–218.

Hooker, J. J. 2010. The mammal fauna of the Blackheath Formation of Abbey Wood, London. *Monograph of the Palaeontographical Society* 164:1–162.

Hooker, J. J. 2015. A two-phase Mammalian Dispersal Event across the Paleocene – Eocene transition. *Newsletters on Stratigraphy* 48:201–220.

Hooker, J. J., et D. Dashzeveg. 2003. Evidence for direct mammalian faunal interchange between Europe and Asia near the Paleocene-Eocene boundary. *Geological Society of America Special Paper* 369:479–500.

Hooker, J. J., et D. Dashzeveg. 2004. The origin of chalicotheres (Perissodactyla, Mammalia). *Palaeontology* 47:1363–1386.

Hullot, M., P. Antoine, M. Ballatore, et G. Merceron. 2019. Dental microwear textures and dietary preferences of extant rhinoceroses (Perissodactyla, Mammalia). *Mammal Research* 64:397–409.

Iakovleva, A. I., H. Brinkhuis, and C. Cavagnetto. 2001. Late Palaeocene - Early Eocene dinoflagellate cysts from the Turgay Strait, Kazakhstan; correlations across ancient seaways. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology* 172:243–268.

Inglis, G. N., M. E. Collinson, W. Riegel, V. Wilde, A. Farnsworth, D. J. Lunt, P. Valdes, B. E. Robson, A. C. Scott, O. K. Lenz, B. D. A. Naafs, et R. D. Pancost. 2017. Mid-latitude continental temperatures through the early Eocene in western Europe. *Earth and Planetary Science Letters* 460:86–96.

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'Eocène Européen. *Bull. Serv. Carte Géol. Als. Lorr* 24:93–105.

Janis, C. M. 1990. Correlation of cranial and dental variables with dietary preferences in mammals: a comparison of Macropodoids and Ungulates. *Memoirs of the Queensland Museum* 28:349–366.

Janis, C. M. 1995. Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. In J. J. Thomason (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, Cambridge : 76–98

Jarman, P. J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48:215–267.

Josephson, S.C., K.E. Juell et A.R. Rogers. 1996. Estimating sexual dimorphism by methods-of-moments. *American Journal of Physical Anthropology* 100, 191– 206.

Jouve, S. 2016. A new basal tomistomine (Crocodylia, Crocodyloidea) from Issel (Middle Eocene; France): palaeobiogeography of basal tomistomines and palaeogeographic consequences. *Zoological Journal of the Linnean Society* 177:165–182.

Kennett, J. P., et L. D. Stott. 1991. Abrupt deep-sea warming, palaeoceanographic changes and benthic extinctions at the end of the Palaeocene. *Nature* 353:225–229.

Kilian, W. 1898. Sur la découverte de restes de *Lophiodon* dans les sables siliceux des Echelles (Savoie). *Bulletin de La Société Géologique de France* 144–155.

Koenigswald, W. Von. 2014. Mastication and wear in *Lophiodon* (Perissodactyla , Mammalia) compared with lophodont dentitions in some other mammals. *Annales Zoologici Fennici* 2450:162–176.

Kornet, D. J., et H. Turner. 1999. Coding polymorphism for phylogeny reconstruction. *Systematic Biology* 48:365–379.

Koufos, G. D., et D. S. Kostopoulos. 2016. Palaeontology of the upper Miocene vertebrate localities of Nikiti (Chalkidiki Peninsula, Macedonia, Greece) Chalicotheriidae. *Geobios* 49:75–83.

Kvacek, Z. 2010. Forest flora and vegetation of the European early Palaeogene ↺ a review. *Bulletin of Geosciences* 85:63–76.

Labarrère, H., et C. Montenat. 2011. Le *Lophiodon* (Mammifère périssodactyle) du Lutétien d'Eygalayes (Drôme, France). *Annales de Paleontologie* 97:139–156.

Laurent, Y., S. Adnet, E. Bourdon, D. Corbalan, L. Danilo, S. Duffaud, G. Fleury, G. Garcia, M. Godinot, G. Le Roux, C. Maisonnave, G. Métais, C. Mourer-chauviré, B. Presseq, B. Sigé, et F. Solé. 2010. La Borie (Saint-Papoul, Aude) : un gisement exceptionnel dans l'Éocène basal du Sud de la France. *Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 146:89–103.

Laurillard, C. L. 1849. *Lophiodon*. In D'Orbigny, A. ; *Dictionnaire Universel d'Histoire Naturelle*, 7, 438-439

Lebrun, R. 2019. MorphoDig, an open-source 3D freeware dedicated to biology IPC5, Paris, France. Version 1.4.

Leidy, J. 1871. Remarks on fossil vertebrates from Wyoming. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 23:22–229.

Legendre, S., J. Y. Crochet, M. Godinot, J. Hartenberger, B. Marandat, J. A. Remy, B. Sigé, J.

Sudre, et M. Vianey-Liaud. 1991. Evolution de la diversité des faunes de mammifères d'Europe occidentale au Paléogène (MP11 à MP30). *Bulletin de La Société Géologique de France* 162:867–874.

Lemoine, V. 1878. Communication sur les ossements fossiles des terrains tertiaires inférieurs des environs de Reims. *Bulletin de La Société d'Histoire Naturelle de Reims* 1–24.

Lihoreau F., Q. Vautrin, F. Solé, V. Luccisano, J. Claude, B. Marandat, F. Girard, J. Martin, J. Rémy, M. Vianey-Liaud, J. Sudre, J. Yans et Tabuce R. 2019. Revision of the fossil locality of Aumelas (Montpellier area), and the Ypresian/Lutetian Gap in Europe. *International Symposium PalEurAfrica Evolution and Paleoenvironment of Early Modern Vertebrates during the Paleogene, Brussels, september 2019*, oral communication

Lourens, L. J., A. Sluijs, D. Kroon, J. C. Zachos, E. Thomas, U. Röhl, J. Bowles, et I. Raffi. 2005. Astronomical pacing of late Palaeocene to early Eocene global warming events. *Nature* 435:1083–1087.

Lucas, S. G. 1998. Fossil mammals and the Paleocene/Eocene series boundary in Europe, North America, and Asia; In M.-P. Aubry, S. G. Lucas, et W. A. Berggren (eds.), *Late Paleocene-Early Eocene Climatic and Biotic Events in the Marine and Terrestrial Records*., Columbia University. New York : 451–500

Luccisano, V. J. Sudre et F. Lihoreau. (submitted). The revision of the Eocene artiodactyls (Mammalia,Placentalia) from Montpellier limestone (Hérault, France) questions the early European artiodactyl radiation. *Journal of systematic palaeontology.*

Lutz, H. 2003. The Eckfeld Maar (Vulkaneifel, Germany) - a key locality for the understanding of the Eocene paleoenvironment of the western Rhenish shield. *Géologie de La France* 1:63–67.

Lutz, H., U. Kaulfuss, T. Wappler, W. Löhnertz, V. Wilde, D. F. Mertz, J. Mingram, J. L. Franzen, H. Frankenhäuser, et M. Koziol. 2010. Eckfel Maar: Window into an Eocene terrestrial habitat in Central Europe. *Acta Geologica Sinica* 84:984–1009.

Maack, A. 1856. Paleontologische Untersuchungen Uber Noch Unbekannte Lophiodonfossilien von Heidenheim. *Leipsig*, 74pp.

Maclaren, J. A., et S. Nauwelaerts. 2019. Modern tapirs as morphofunctional analogues for locomotion in endemic Eocene European perissodactyls. *Journal of Mammalian Evolution* 1–19.

Maddison, et Maddison. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. http://www.mesquiteproject.org. .

Marandat, B. 1987. La biostratigraphie mammalienne de l'Eocène continental du versant sud de la Montagne Noire. Reconsidération d'après les nouvelles données. *Münchner Geowissenschaftliche AbhandlungennReihe (A)* 10:149–158.

Marandat, B. 1997. La disparité des faunes mammaliennes du niveau MP7 (Éocène inférieur) des domaines péri-mésogéens et nordique. Investigation d'un provincialisme intra-européen.

Newsletters on Stratigraphy 63–82.

Marandat, B., S. Adnet, L. Marivaux, A. Martinez, M. Vianey-Liaud, et R. Tabuce. 2012. A new mammalian fauna from the earliest Eocene (Ilerdian) of the Corbières (Southern France): palaeobiogeographical implications. *Swiss Journal of Geosciences* 105:417–434.

Marigo, J., I. Susanna, R. Minwer-Barakat, J. Madurell-Malapeira, S. Moyà-Solà, I. Casanovas-Vilar, J. M. Robles, et D. M. Alba. 2014. The primate fossil record in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 40:179–211.

Marsh, O. C. 1871. Notice on some new fossil mammals from the tertiary formation. *American Journal of Science* 2:120–127.

Martin, J. E. 2016. New material of the ziphodont mesoeucrocodylian *Iberosuchus* from the Eocene of Languedoc, southern France. *Annales de Paleontologie* 102:135–144.

Marwick, P. J. 2007. The palaeogeographic and palaeoclimatic significance of climate proxies for data-model comparisons. *Deep-Time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies* 251–312.

Matthew, W. 1917. Absence of the pollex in Perissodactyla. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 37:573–577.

Maynard, S., et R. J. G. Savage. 1955. Locomotory adaptations in mammals. *Zoological Journal of the Linnean Society* 42:603–622.

McInerney, F. A., et S. L. Wing. 2011. The Paleocene-Eocene Thermal Maximum : A Perturbation of carbon cycle, climate, and biosphere with implications for the future. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39:489–516.

McKenna, M. C., et S. K. Bell. 1997. Classification of Mammals above the species level, Columbia University. New York.

Mead, A. J., et W. Wall. 1998. Dietary implications of jaw biomechanics in the rhinocerotoids *Hyrachodon* and *Subhyracodon* from Badlands National Park, South Dakota. *National Park Service Paleontological Research* 3:23–28.

Mead, A. J. 2000. Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, A North American Miocene rhinoceros. *Paleontological Society* 26:689–706.

Métais, G., A. N. Soe, and S. Ducrocq. 2006. A new basal tapiromorph (Perissodactyla, Mammalia) from the middle Eocene of Myanmar. *Geobios* 39:513–519.

Mihlbachler, M. C., S. G. Lucas, R. J. Emry, et B. Bayshashov. 2004. A New Brontothere (Brontotheriidae, Perissodactyla, Mammalia) from the Eocene of the Ily Basin of Kazakstan and a phylogeny of Asian “horned” brontotheres. *American Museum Novitates* 1–43.

Mihlbachler, M. C. 2008. Species taxonomy, phylogeny, and biogeography of the Brontotheriidae (Mammalia: Perissodactyla). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 311:1–475.

Missiaen, P., G. Escarguel, J.L. Hartenberger, et T. Smith. 2012. A large new collection of

Palaeostylops from the Paleocene of the Flaming Cliffs area (Ulan-Nur Basin, Gobi Desert, Mongolia), and an evaluation of the phylogenetic affinities of Arctostylopidae (Mammalia, Gliriformes). *Geobios* 45, 311–322.

Miquel, J. 1896. Note sur la géologie des terrains secondaires et des terrains tertiaires du département de l'Hérault. *Bull. Soc. Et. Sc. Nat. Béziers*, 19:31–74.

Moraweck, K., D. Uhl, et L. Kunzmann. 2015. Estimation of late Eocene (Bartonian – Priabonian) terrestrial palaeoclimate: Contributions from megafloral assemblages from central Germany. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 433:247–258.

Mosbrugger, V., T. Utescher, et D. L. Dilcher. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of Central Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102:14964–14969.

Noiret, C., E. Steurbaut, R. Tabuce, M. Bernard, J. Schnyder, J. Storme, et J. Yans. 2016. New bio-chemostratigraphic dating of a unique early Eocene sequence from southern Europe results in precise mammalian biochronological tie-poin. *Newsletters on Stratigraphy* 49:469–480.

Noulet, M. 1851. Note sur une nouvelle espèce du genre *Lophiodon*. *Mémoire de l'Académie Des Sciences* 1:245–250.

Osborn, H. F. 1913. *Eomoropus*, an American Eocene Chalicothere. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 32:261–274.

Owen, R. 1848. Description of teeth and portions of jaws of two extinct Anthracotherioid quadrupeds (*Hyopotamus vectianus* and *Hyop*. *bovinus*) discovered by the Marchioness of Hastings in the Eocene deposits on the NW coast of the Isle of Wight: with an attempt to develop. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 4:103–401.

Owen-Smith. 1988. Megaherbivores. The Influence of very large body size on ecology, Cambridge. (R. S. K. Barnes, H. J. B. Birks, E. F. Connor, et P. R. T (eds.)). Cambridge.

Parra, R. 1978. Comparison of foregut and hindgut fermentation in herbivores. In G. Montgomery (ed.), *The ecology of arboreal folivores,* Smithsonia. Washington, DC :205–230

Payros, A., J. Tosquella, G. Bernaola, J. Dinarès-turell, X. Orue-Etxebarria, et V. Pujalte. 2009. Filling the North European Early/Middle Eocene (Ypresian/Lutetian) boundary gap : Insights from the Pyrenean continental to deep-marine record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 280:313–332.

Persson, L. 1985. Asymmetrical competition: Are larger animals competitively superior. *The American Naturalist* 126:261–266.

Peters, R. 1983. The Ecological Implications of body size, Cambridge University Press, 333p.

Pirkenseer, C. M., E. Steurbaut, H. A. Abels, C. King, et R. P. Speijer. 2013. An expanded lower Eocene shelf sequence from the eastern Aquitaine Basin, SW France : biostratigraphy , biofacies, and stable carbon and oxygen isotopes. *Newsletters on Stratigraphy* 46:339–361.

Postigo-Mijarra, J. M., E. Barron, F. Gomez Manzaneque, et C. Morla. 2009. Floristic changes in

the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography* 36:2025–2043.

Prothero, D. R. 2005. The Evolution of North American Rhinoceroses, Cambridge. 212 pp.

Prothero, D. R. 2009. Evolutionary transitions in the fossil record of terrestrial hoofed mammals. *Evolution: Education and Outreach* 2:289–302.

Qiu, Z. X., et B. Y. Wang. 2007. Paracerathere fossils of China. *Palaeontologia Sinica (New Series C)* 29:1–396.

Radinsky, L. 1963. Origin and early evolution of North American Tapiroidea. *Peabody Museum of Natural History Yale University Bulletin* 17:1–106.

Radinsky, L. B. 1964. *Paleomoropus*, a new early Eocene Chalicothere (Mammalia, Perissodactyla), and a revision of Eocene Chalicotheres. *American Museum Novitates* 2179:1–28.

Radinsky, L. B. 1965. Evolution of the tapiroid skeleton from *Heptodon* to *Tapirus*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 134:69–106.

Radinsky, L. B. 1966. The adaptive radiation of the phenacodontid condylarths and the origin of the Perissodactyla. *Evolution* 20:408–417.

Radinsky, L. B. 1967. *Hyrachyus*, *Chasmotherium*, and the early evolution of helaletid tapiroids. *American Museum Novitates* 2313:1–23.

Radinsky, L. B. 1969. The early evolution of the Perissodactyla. *Evolution* 23:308–328.

Remy, J. A. 1997. Les remplissages Karstiques polyphasés (Eocène, Oligocène, Pliocène) de Saint-Maximin (Phosphorites du Gard) et leur apport à la connaissance des faunes européennes, notamment pour l'Eocène moyen (MP13). *Actes du Congrès BiochroM'97. Ecole Pratique des Hautes Etudes, Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier* 21:751–757.

Remy, J. A. 2015. Les Périssodactyles (Mammalia) du gisement Bartonien supérieur de Robiac (Éocène moyen du Gard, Sud de la France). *Palaeovertebrata* 39:1–98.

Remy, J. A. 2017. Critical comments on the genus *Propachynolophus* Lemoine, 1891 (Mammalia, Perissodactyla, Equoidea). *Palaeovertebrata* 41:1–18.

Remy, J. A., G. Krasovec, E. Lopez, B. Marandat, et F. Lihoreau. 2019. The Palaeotheriidae (Equoidea, Perissodactyla, Mammalia) from the Eocene fauna of Aumelas (Hérault department, France). *Geodiversitas* 41:525–585.

Richard, M. 1948. Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mémoires de La Société Géologique de France* 52:1–380.

Robinet, C., J. A. Rémy, Y. Laurent, L. Danilo, et F. Lihoreau. 2015. A new genus of Lophiodontidae (Perissodactyla, Mammalia) from the early Eocene of La Borie (Southern France) and the origin of the genus *Lophiodon* Cuvier, 1822. *Geobios* 48:25–38.

Roman, F., et N. Gennevaux. 1907. Note sur un nouveau gisement de mammifères éocènes aux environs de Montpellier. *Bulletin de La Société Géologique de France* 4:18–23.

Rose, K. D. 1990. Postcranial skeletal remains and adaptations in early Eocene mammals from the Willwood Formation, Bighorn Basin, Wyoming. *Geological Society of America Special Paper* 243:107–133.

Rose, K. D. 1996. Skeleton of early Eocene *Homogalax* and the origin of Perissodactyla. *Palaeovertebrata* 25:243–260.

Rose, K. D., L. T. Holbrook, R. S. Rana, K. Kumar, K. E. Jones, H. E. Ahrens, P. Missiaen, A. Sahni, et T. Smith. 2014. Early Eocene fossils suggest that the mammalian order Perissodactyla originated in India. *Nature Communications* 5:1–9.

Rütimeyer, L. 1862. Eozäne Säugetiere aus dem Getiet des Schweizer Jura - Neue Denkschrift allg.schweiz. *Ges. Natuswiss* 19.

Savage, D. E., D. E. Russell, et P. Louis. 1966. Ceratomorpha and Ancylopoda (Perissodactyla) From the lower Eocene Paris basin, France. *University of California Publication in Geologic Sciences* 1–38.

Schertz, E. 1938. Die Lophiodontiden aus der mitteleozanën Braukohle des Geiseltales- Habil. Schr. (Manuskript). Tübingen.

Schmidt-Kittler, D. 1987. European reference levels and correlation tables. In D. Schmidt-Kittler (ed.), *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleoecology of the European Paleogene*., Münchner geowissenschaftliche Abhandlungen A. (10):0–31

Schmitz, B., V. Pujalte, et K. Nuñez-Betelu. 2001. Climate and sea-level perturbations during the Initial Eocene Thermal Maximum : evidence from siliciclastic units in the Basque Basin (Ermua, Zumaia and Trabakua Pass), northern Spain. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 165:299–320.

Schoon, P. L., U. Röhl, A. Sluijs, S. Schouten, T. H. Donders, P. L. Schoon, et U. Röhl. 2009. Warm and wet conditions in the Arctic region during Eocene Thermal Maximum 2 Warm and wet conditions in the Arctic region during Eocene Thermal Maximum 2. *Nature Geoscience* 2:1–4.

Secord, R., J. I. Bloch, S. G. B. Chester, D. M. Boyer, A. R. Wood, S. L. Wing, M. J. Kraus, F. A. Mcinerney, et J. Krigbaum. 2012. Evolution of the earliest horses driven by climate change in the Paleocene-Eocene Thermal Maximum. *Science* 335:959–963.

Shindo, T., et M. Masaru. 1956. Musculature Part of Indian of Elephant. Part 1. the forelimb musculature. *Okajimas Folia Anatomica Japonica* 28:89–113.

Sluijs, A., U. Röhl, S. Schouten, H.-J. Brumsack, F. Sangiorgi, J. S. Sinninghe Damsté, et H. Brinkhuis. 2008. Arctic late Paleocene – early Eocene paleoenvironments with special emphasis on the Paleocene-Eocene thermal maximum (Lomonosov Ridge, Integrated Ocean Drilling Program Expedition 302). *Paleoceanography* 23:1–17.

Smith, E. N., et R. L. Gutberlet. 2001. Generalized Frequency Coding : A method of preparing polymorphic multistate characters for phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 50:156–169.

Smith, F. A., A. G. Boyer, J. H. Brown, D. P. Costa, T. Dayan, S. K. Morgan Ernest, A. R. Evans, M. Fortelius, J. L. Gittleman, M. J. Hamilton, L. E. Harding, K. Lintulaakso, S. Kathleen Lyons, C. McCain, J. G. Okie, J. J. Saarinen, R. M. Sibly, P. R. Stephens, J. Theodor, et M. D. Uhen. 2010. The Evolution of maximum body size of terrestrial mammals. *Science* 330:1216–1219.

Smith, T., K. D. Rose, et P. D. Gingerich. 2006. Rapid Asia – Europe – North America geographic dispersal of earliest Eocene primate *Teilhardina* during the Paleocene – Eocene Thermal Maximum. *PNAS* 103:11223–11227.

Smith, T., F. Solé, P. Missiaen, R. S. Rana, K. Kumar, A. Sahni, et K. D. Rose. 2015. First early Eocene tapiroid from India and its implication for the paleobiogeographic origin of perissodactyls. *Paleovertebrata* 39:1–9.

Solé, F., J. Falconnet, et L. Yves. 2014. New proviverrines (Hyaenodontida) from the early Eocene of Europe ; phylogeny and ecological evolution of the Proviverrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society* 171:878–917.

Solé, F., M. Godinot, Y. Laurent, A. Galoyer, et T. Smith. 2018. The European mesonychid mammals : phylogeny, ecology, biogeography, and biochronology. *Journal of Mammalian Evolution* 1–41.

Solé, F., B. Marandat et F. Lihoreau. (in press). The hyaenodonts (Mammalia) from the French locality of Aumelas (Hérault), with possible new representatives from the late Ypresian. *Geodiversitas*

Solé, F., O. Plateau, K. Le Verger, et A. Phélizon. 2019. New paroxyclaenid mammals from the early Eocene of the Paris Basin (France) shed light on the origin and evolution of these endemic European cimolestans. *Journal of Systematic Palaeontology* 0:1–33.

Stehlin, H. G. 1903. Die Säugetiere des schweizerischen Eocaens. *Mémoires de Société Paleontologique Suisse* 30:2–153.

Stehlin, H. G. 1909. Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du bassin de Paris. *Bulletin de La Société Géologique de France* 4:488–520.

Sudre, J. 1971. Etude de la variabilité chez *Lophiodon Lautricense* Noulet. *Palaeovertebrata* 4:67–95.

Sudre, J. 1980. Aumelasia gabineaudi N.GN.SP. Nouveau Dichobunidae (Artiodactyla, Mammalia) du gisement d'Aumelas (Herault) d'âge Lutetien terminal. *Paleovertebrata* 197–211.

Swofford, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods).

Tate, G. H. H. 1948. Studies on the anatomy and phylogeny of the Macropodidae (Marsupialia). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 91:233–352.

Teodoridis, V., Z. Kvacek, H. Zhu, et P. Mazouch. 2012. Environmental analysis of the mid-

latitudinal European Eocene sites of plant macrofossils and their possible analogues in East Asia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 333–334:40–58.

Vandenberghe, N., F. J. Hilgen, R. P. Speijer, J. G. Ogg, F. M. Gradstein, O. Hammer, C. J. Hollis, et J. J. Hooker. 2012. Chapter 28 – The Paleogene Period. In F. Gradstein, J. Ogg, M. Schmitz, and O. Gabi (eds.), The Geologic Time Scale 2012 :855–921

Vanhove, D., P. Stassen, R. P. Speijer, et E. Steurbaut. 2011. Assessing paleotemperature and seasonality during the Early Eocene Climatic Optimum (EECO) in the Belgian Basin by means of fish otolith stable O and C isotopes. *Geologica Belgica* 14:143–158.

Vautrin, Q., R. Tabuce, Y. Laurent, D. Vidalenc, et F. Lihoreau. 2019. Intraspecific variation of *Eolophiodon laboriense*, a basal Lophiodontidae (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of Southern France. *Geobios* 53:51–63.

Viret, J. 1958. Perissodactyla. In J. Piveteau (ed.), Traité de Paleontology, Tome IV, Masson & C. Paris :368–475

Wall, W. P., et J. A. Hauptman. 2001. A craniodental interpretation of the dietary habits of *Poebrotherium wilsoni* (Camelidae) from the Oligocene of Badlands National Park, South Dakota. *Proceedings of the 6th Fossil Resource Conference* 76–84.

Wall, W. P., et W. Hickerson. 1995. A biomechanical analysis of locomotion in the Oligocene Rhinocerotoid, *Hyracodon.* In V. L. Santucci et L. McClelland (eds.), *National Park Service Paleontological Research. Technical Report NPS/NRPO/NRTR-95/16*: pp. 19–26

Watanabe, A. 2016. The impact of poor sampling of polymorphism on cladistic analysis. *Cladistics* 32:317–334.

Watelet. 1864. Note sur une découverte de *Lophiodon* à Jouy. *Bulletin de La Société Géologique de France* 20–21.

Welker, F., M. . Collins, J. . Thomas, M. Wadsley, S. Brace, E. Cappellini, S. . Turvey, M. Reguero, J. . Gelfo, A. Kramrz, J. Burguer, J. Thomas-Oates, D. . Ashford, P. . Ashton, K. Roswell, D. M. Porter, B. Kessler, R. Fischer, C. Baesmann, S. Kaspar, J. . Olsen, P. KILEY, J. . Elliot, C. . Kelstrup, V. Mullin, M. Horfreiter, E. Willerslev, J.-J. Hublin, L. Orlando, I. Barnes, et R. D. . Macphee. 2015. Ancient proteins resolve the evolutionary history of Darwin's South American ungulates. *Nature* 522:81–84.

Wilde, V. 1989. Untersuchungen zur Systematik der Blattreste aus dem Mitteleozän der Grube Messel bei Darmstadt (Hessen, Bundesrepublik Deutschland). *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 115:1–213.

Wilde, V. 2005. The green Eocene. The diverse flora of a paratropical climate. *Vernissage UNESCO World Heritage Series* 21:14–19.

Wiens, J. 1998. Testing phylogenetic methods with tree congruence: phylogenetic analysis of polymorphic morphological characters in phrynosomatid lizards. *Systematic Biology* 47:427–444.

Wiens, J., et M. R. Servedio. 1998. Phylogenetic analysis and intraspecific variation: performance of parsimony, likelihood, and distance methods. *Systematic Biology* 42:228–253.

Wiens, J. J. 1995. Polymorphic characters in phylogenetic systematics. *Systematic Biology* 44:482–500.

Wiens, J. J., et M. R. Servedio. 1997. Accuracy of phylogenetic analysis including and excluding polymorphic characters. *Systematic Biology* 46:332–345.

Wilf, P. 2000. Late Paleocene-early Eocene climate changes in southwestern Wyoming: Paleobotanical analysis. *Geological Society of America Bulletin* 112:292–307.

Wing, S. L., G. J. Harrington, F. A. Smith, J. I. Bloch, D. M. Boyer, et K. H. Freeman. 2005. Transient floral change and rapid global warning at the Paleocene-Eocene boundary. *Science* 310:993–996.

Wood, A. R., R. M. Bebej, C. L. Manz, D. L. Begun, et P. D. Gingerich. 2011. Postcranial functional morphology of *Hyracotherium* (Equidae , Perissodactyla) and locomotion in the earliest horses. *Journal of Mammalian Evolution* 18:1–32.

Wood, H. E. 1938. Causal factors in shortening tooth series with age. *The Journal of Dental Research* 17:1–13.

Woodburne, M. O., G. F. Gunnell, et R. K. Stucky. 2009. Climate directly influences Eocene mammal faunal dynamics in North America. *PNAS* 106:13399–13403.

Yans, J., B. Marandat, E. Masure, J. Serra-kiel, J. Schnyder, J. Storme, L. Marivaux, S. Adnet, M. Vianey-liaud, et R. Tabuce. 2014. Refined bio- (benthic foraminifera ,dinoflagellate cysts) and chemostratigraphy (δ13 C org) of the earliest Eocene at Albas-Le Clot (Corbières, France): implications for mammalian biochronology in Southern Europe. *Newsletters on Stratigraphy* 47:331–353.

Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, et K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292:686–693.

Zachos, J. C., G. R. Dickens, et R. E. Zeebe. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451:279–283.

Planches

Plates

Planche 1. Dimorphisme sexuel sur les crânes d'*E. laboriense*. A.18.SP9.01 en A, vue latérale ; B, vue ventrale. MHNT.PAL.2010.19.3.1 en C, vue latérale ; D, vue ventrale.

Plate 1. Sexual dimorphism on *E. laboriense* cranium. A.18.SP9.01 in A, lateral view ; B, ventral view. MHNT.PAL.2010.19.3.1 in C, lateral view ; D, ventral view.

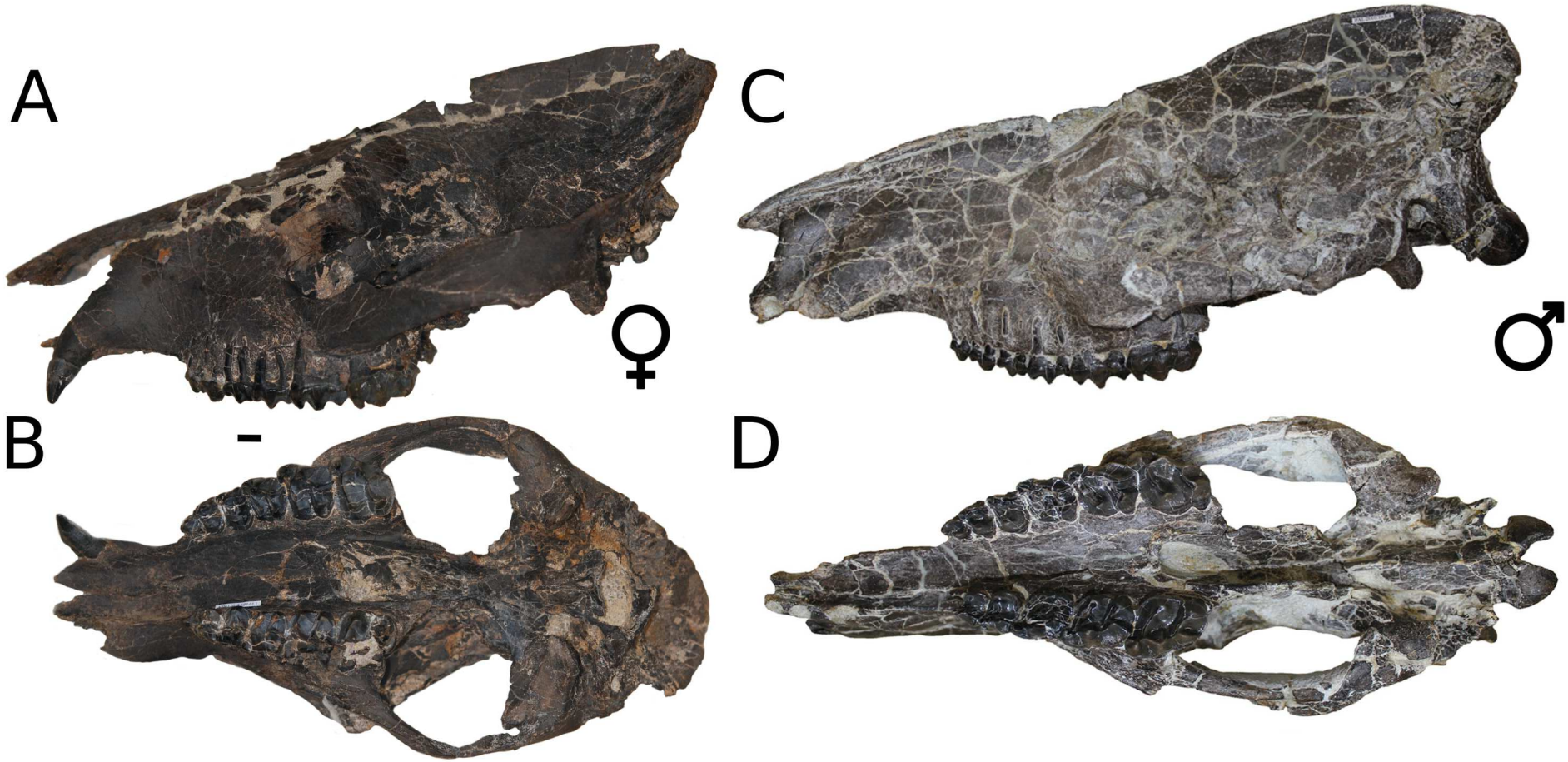

A
♀
C
♂
B
D

Planche 2. Mandibules inédites de femelle d'*E. laboriense*. A.18.SP9.01 en A, vue latérale ; B, vue dorsale, A.18.SP2.330.2 en C, vue latérale ; D, vue dorsale.

Plate 2. New mandibles of female *E. laboriense.* A.18.SP9.01 in A, lateral view ; B, dorsal view A.18.SP2.330.2 in C, lateral view ; D, in dorsal view.

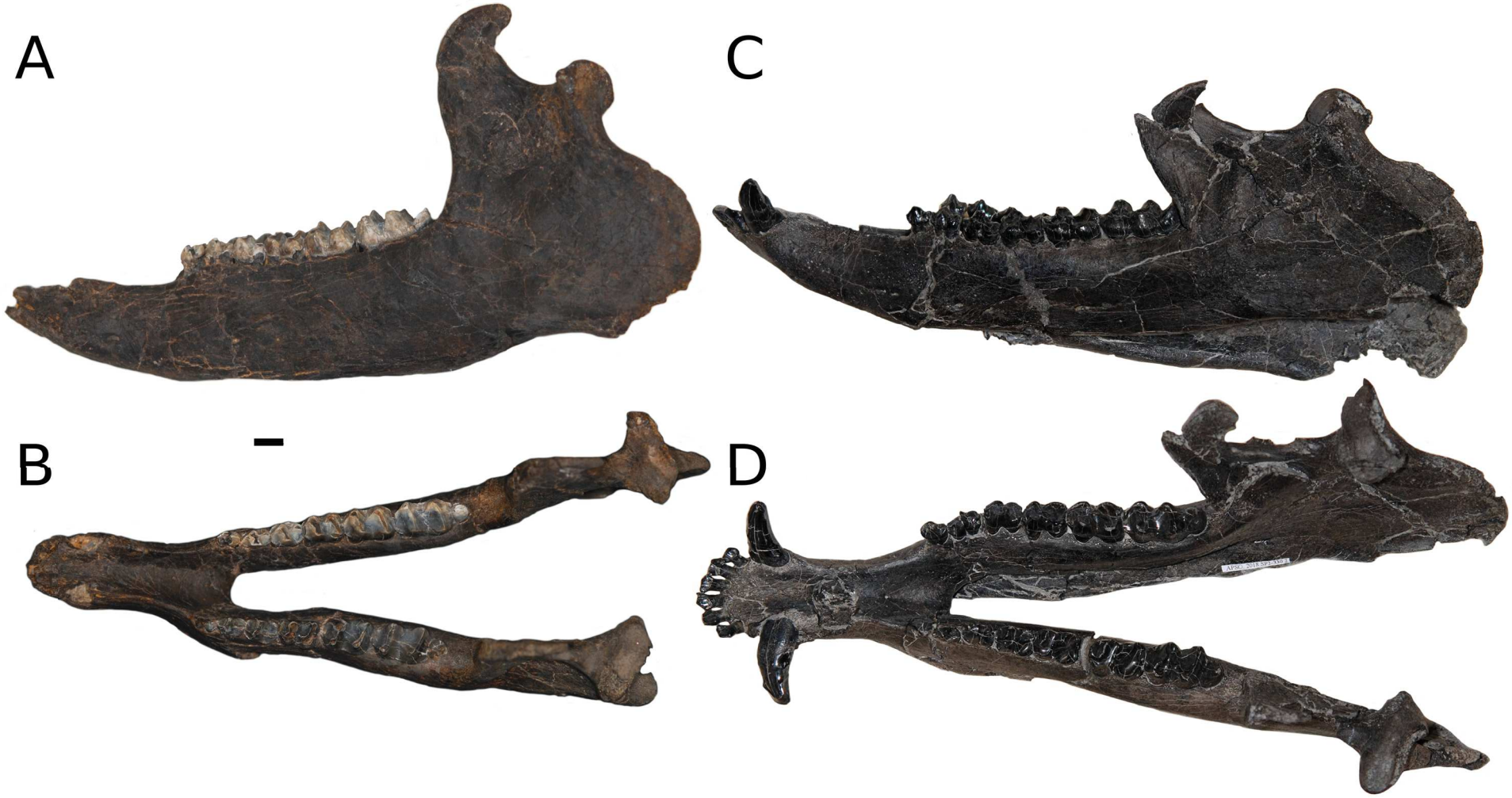

A
B
C
D

Planche 3. Matériel inédit d'*E. laboriense*. A, Canine inférieure (A.17.SP8.46) ; B, Canine inférieure (A.18.SP8.45) ; C, Canine inférieure (A.19.SP2.353) ; D, Canine supérieure (A.18.SP2.333) ; E, Canine supérieure (A.18.SP2.330.1) ; F, P2-M3 en vue occlusale (A.18.SP2.330.1) ; G, M2-M3 en vue occlusale (A.19.SP2.350).

Plate 3. New material of *E. laboriense.* A, Lower canine (A.17.SP8.46) ; B, Lower canine (A.18.SP8.45) ; C, Lower canine (A.19.SP2.353) ; D, Upper canine (A.18.SP2.333) ; E, Upper canine (A.18.SP2.330.1) ; F, P2-M3 in occlusal view (A.18.SP2.330.1) ; G, M2-M3 in occlusal view (A.19.SP2.350).

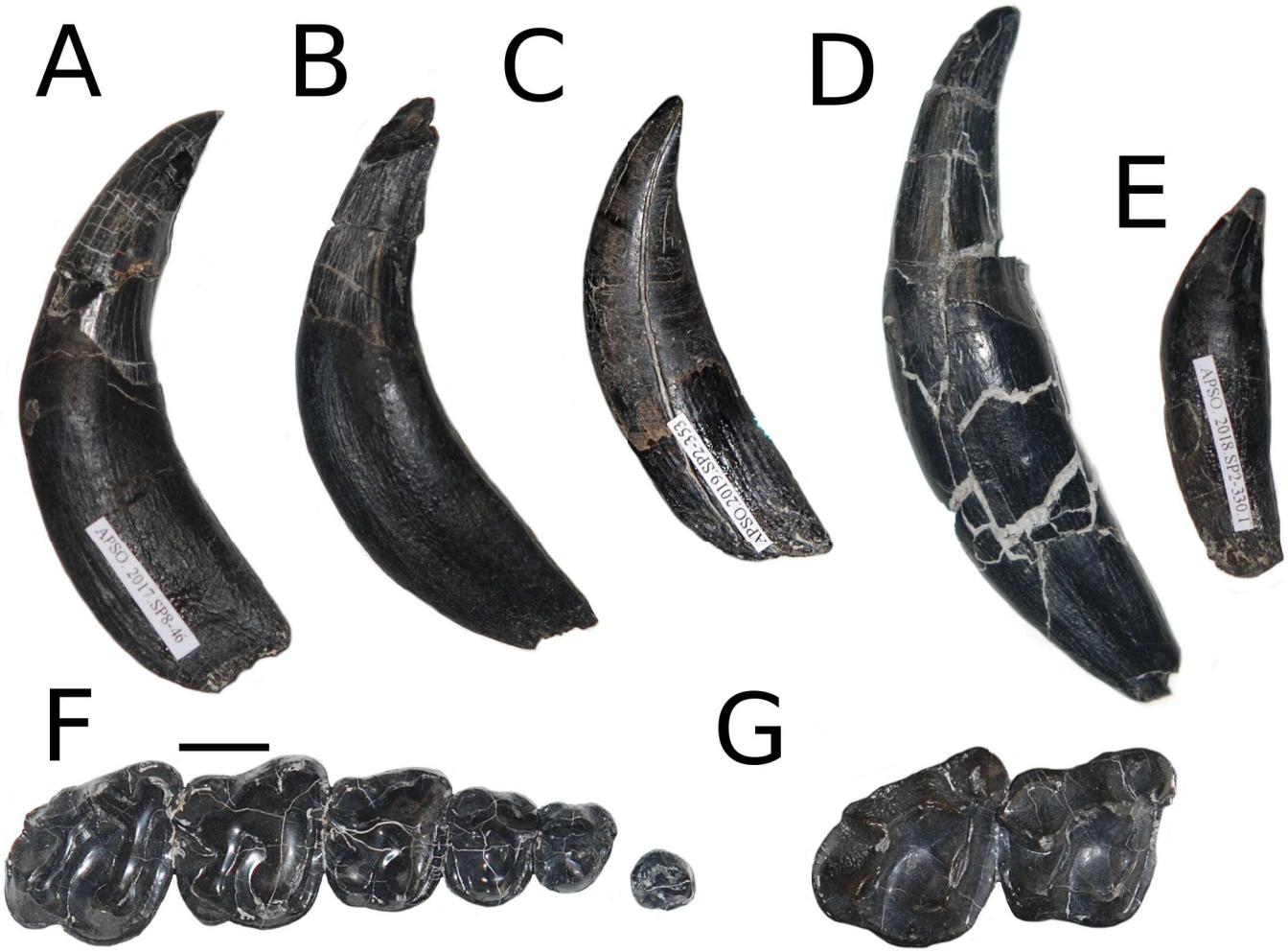

A
B
C
D
E
F
G
APSO-2017-SP8-46
APSO-2019-SP2-353
APSO-2018-SP2-330.1

Planche 4. Atlas d'*Eolophiodon.* A.07.SP2.74 en A, en vue crâniale; B, en vue dorsale; C, en vue caudale; D, en vue ventrale. **Abréviations : an**, atlantal notch; **caf**, cranial articular fovea; **cdaf**, caudal articular fovea; **fs**, foramen spinal; **if**, intervertébral foramen. Échelle = 10 mm.

Plate 4. Atlas of *Eolophiodon.* A.07.SP2.74 in A, cranial view; B, in dorsal view; C, in caudal view; D, in ventral view. **Abbreviations : an**, atlantal notch; **caf**, cranial articular fovea; **cdaf**, caudal articular fovea; **fs**, foramen spinal; **if**, intervertebral foramen. Scale bar = 10 mm.

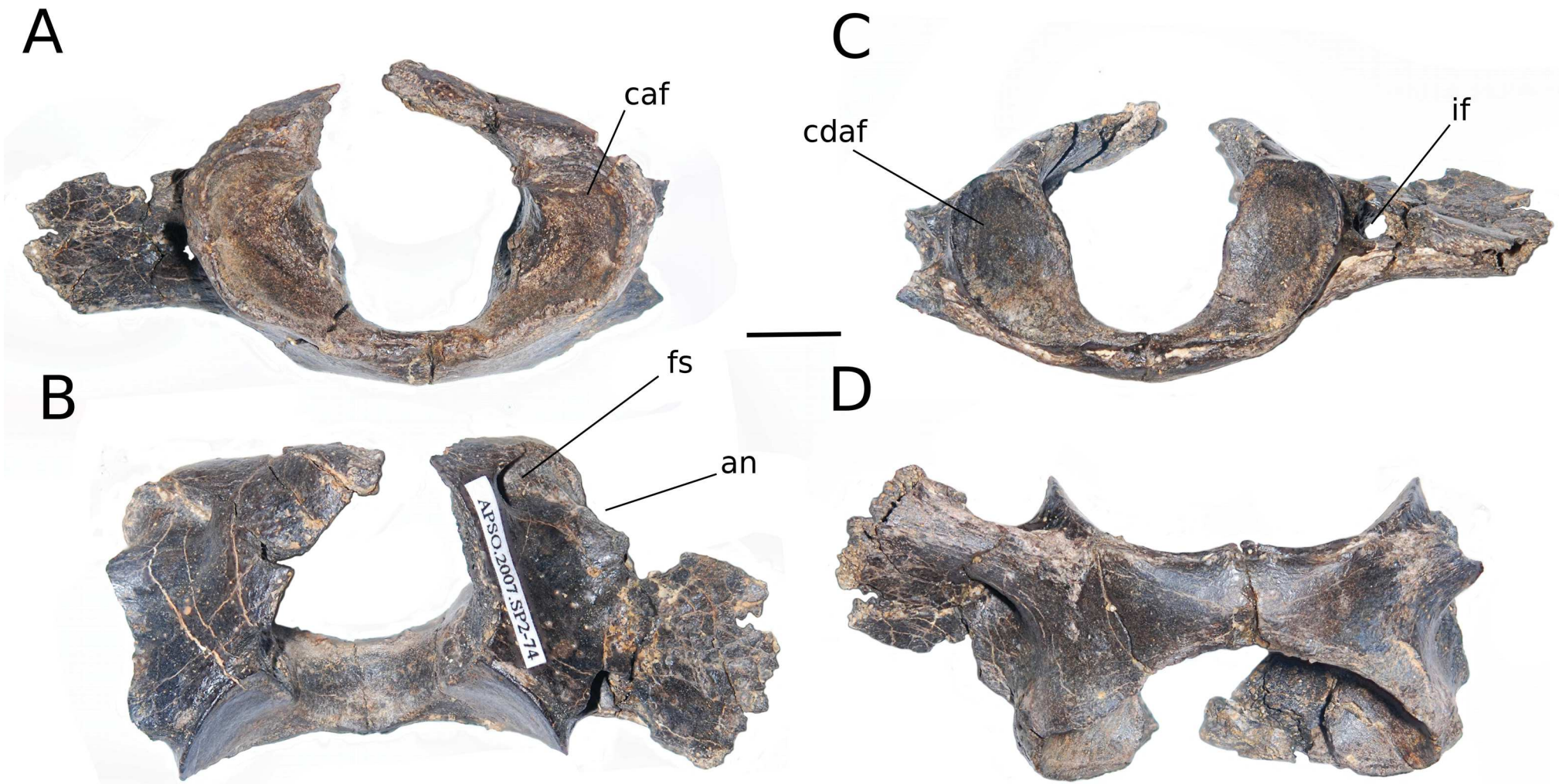

A
caf
C
cdaf
if
B
fs
an
APSO.2007.SPZ-74
D

Planche 5. Axis d'*Eolophiodon*. A.09.SP6.01.3 en A, vue ventrale; B, vue latérale; C, vue crâniale; D, vue caudale. A.09.SP2.210 en E, vue latérale; F, vue crâniale; G, vue caudale. **Abréviations : cv**; crête ventrale; **caf**, facette d'articulation crâniale; **ft**, foramen transverse; **poz**, postzygapophyses; **op**, processus odontoïde; **sn**, sillons du bord neural du centrum; **tb**, tubercule du processus odontoïde; **tc**, tubercules ventraux caudaux; **tf**, processus transverses. Échelle = 10 mm.

Plate 5. Axis of *Eolophiodon*. A.09.SP6.01.3 in A, ventral view; B, lateral view; C, in cranial view; D, caudal view. A.09.SP2.210 in E, lateral view; F, cranial view; G, caudal view. **Abbreviations : cv**; ventral crest; **caf**, cranial articular facet; **ft**, transverse foramen; **poz**, postzygapophysis; **op**, odontoid process; **sn**, neural notch on the centrum **tb**, tubercle on the odontoid process; **tc**, ventrocaudal tubercle; **tf**, transverse process. Scale bar = 10 mm.

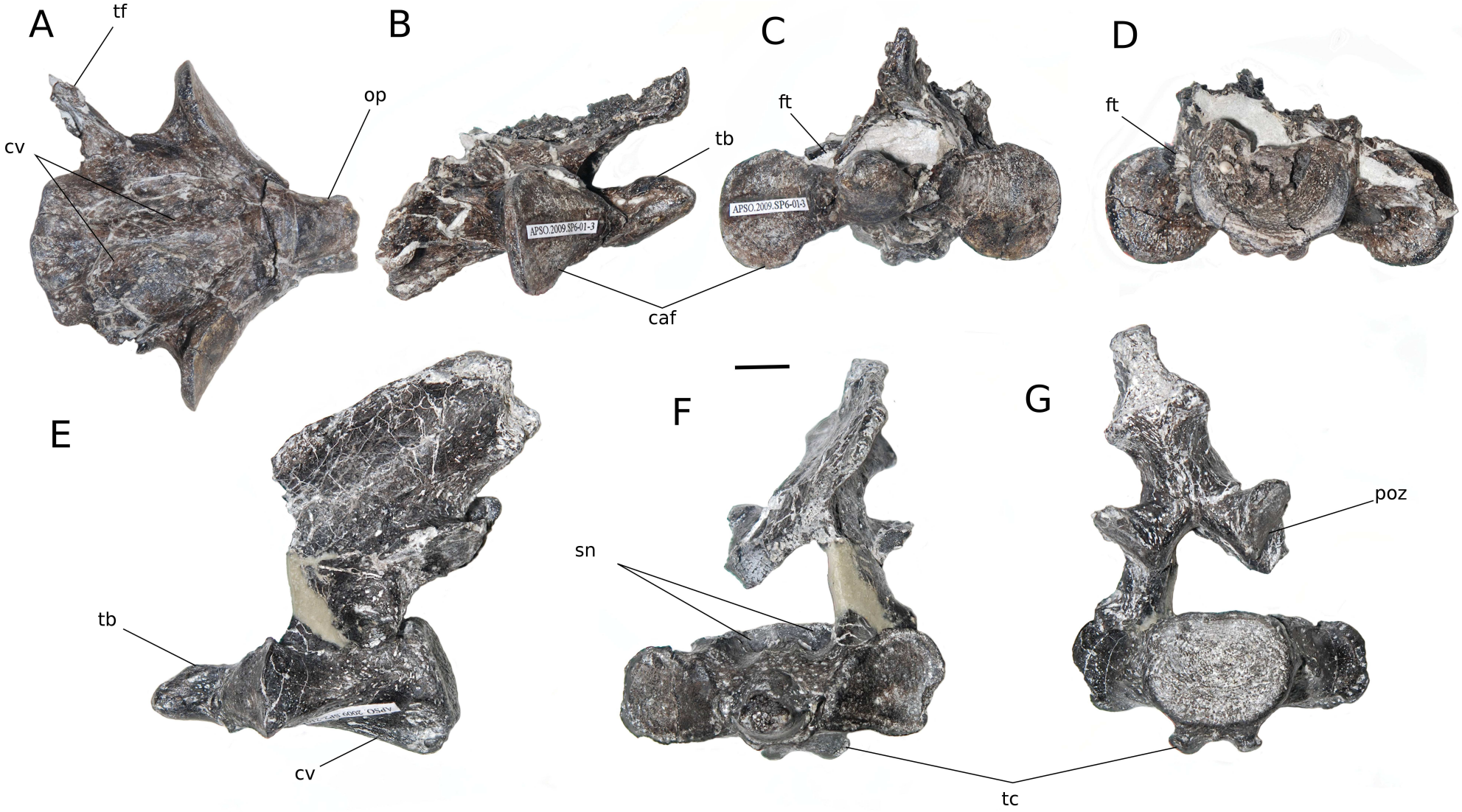

A
tf
op
cv
B
tb
APSO.2009.SP6-01-3
caf
C
ft
APSO.2009.SP6-01-3
D
ft
E
tb
cv
F
sn
G
poz
tc

Planche 6. Vertèbres cervicales et thoraciques d'*Eolophiodon*. A.09.SP6.01.4 en A, vue crâniale ; B, vue caudale ; A.07.SP2.36 en C, vue crâniale ; D, vue caudale ; A.09.SP6.01.5, en E, vue crâniale ; F, vue caudale ; A.09.SP6.01.7 en G, vue crâniale ; H, vue caudale ; A.18.SP2.335 en I, vue crâniale ; J, vue caudale. **Abréviations** : **cdcf**, facettes costales caudale ; **crcf**, facettes costales crâniale ; **cv**, crête ventrale ; **dp**, diapophyses, **ft**, foramen transverse ; **pp**, parapophyse ; **poz**, postzygapophyses ; **pt**, processus transverses ; **ptcf**, facette costales des processus transverse ; **pz**, prézygapophyses ; **sp**, épine neurales ; **tc**, tubercules ventraux caudaux. Échelle = 10 mm.

Plate 6. Cervical and thoracic vertebrae of *Eolophiodon*. A.09.SP6.01.4 in A, cranial view ; B, caudal view ; A.07.SP2.36 in C, cranial view ; D, caudal view ; A.09.SP6.01.5 in E, cranial view ; F, caudal view ; A.09.SP6.01.7 in G, cranial view ; H, caudal view ; A.18.SP2.335 in I, cranial view ; J, caudal view. **Abbreviations** : **cdcf**, caudal costal fovea ; **crcf**, cranial costal fovea ; **cv**, ventral crest ; **dp**, diapophysis, **ft**, transverse foramen ; **pp**, parapophysis ; **poz**, postzygapophysis ; **pt**, transverse process ; **ptcf**, costal fovea on the transverse process ; **pz**, prezygapophysis ; **sp**, neural spine ; **tc**, ventrocaudal tubercle. Scale bar = 10 mm.

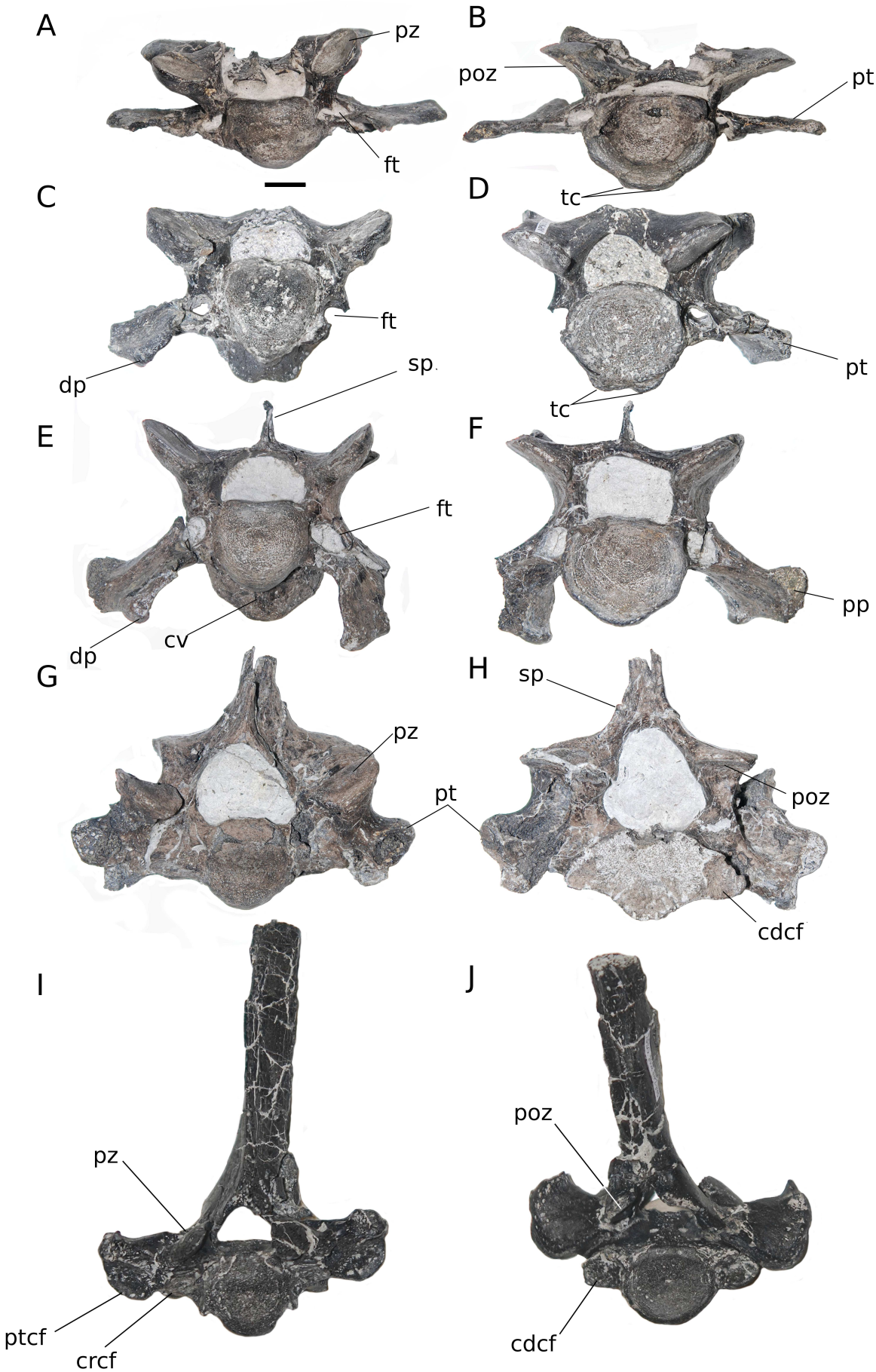

A
pz
ft
B
poz
pt
C
ft
dp
sp
D
tc
pt
tc
E
ft
dp
cv
F
pp
G
pz
pt
H
sp
poz
cdcf
I
pz
ptcf
crcf
J
poz
cdcf

Planche 7. Scapula d'*Eolophiodon*. A, A.08.SP2.199; B,07.SP2.171. **Abréviations : ac**, acromion ; **cp**, processus coracoïde ;**gc**, cavité glénoïde ; **isf**, fosse infra-épineuse ; **sn**, col de la scapula (scapular notch); **ssf**, fosse supra-épineuse ; **ts**, tuber spinae. Échelle = 10 mm.

Plate 7. Scapula of *Eolophiodon*. A, A.08.SP2.199; B,07.SP2.171. **Abbreviations : ac**, acromion ; **cp**, coracoid process ;**gc**, glenoid cavity ; **isf**, infraspinous fossa ; **sn**, scapular notch; **ssf**, supraspinous fossa ; **ts**, tuber spinae. Scale bar = 10 mm.

A
gc
cp
sn
ts
isf
ssf
B
cp
ac
ts
APSO 2007 SPS-171

Planche 8. Scapula de *Lophiodon.* A, GMH XXXVI-27 (*L. remense*) ; B, GMH XXXV/537 (*L. cuvieri*). **Abréviations : ac**, acromion ; **cp**, processus coracoïde ; **isf**, fosse infra-épineuse ; **ssf**, fosse supra-épineuse ; **ts**, *tuber spinae*. Échelle = 10 mm.

Plate 8. Scapula of *Lophiodon.*A, GMH XXXVI-27 (*L. remense*) ; B, GMH XXXV/537 (*L. cuvieri*). **Abbreviations : ac**, acromion ; **cp**, coracoid process ;**gc**, glenoid cavity ; **isf**, infraspinous fossa ; **sn**, scapular notch; **ssf**, supraspinous fossa ; **ts**, *tuber spinae*. Scale bar = 10 mm.

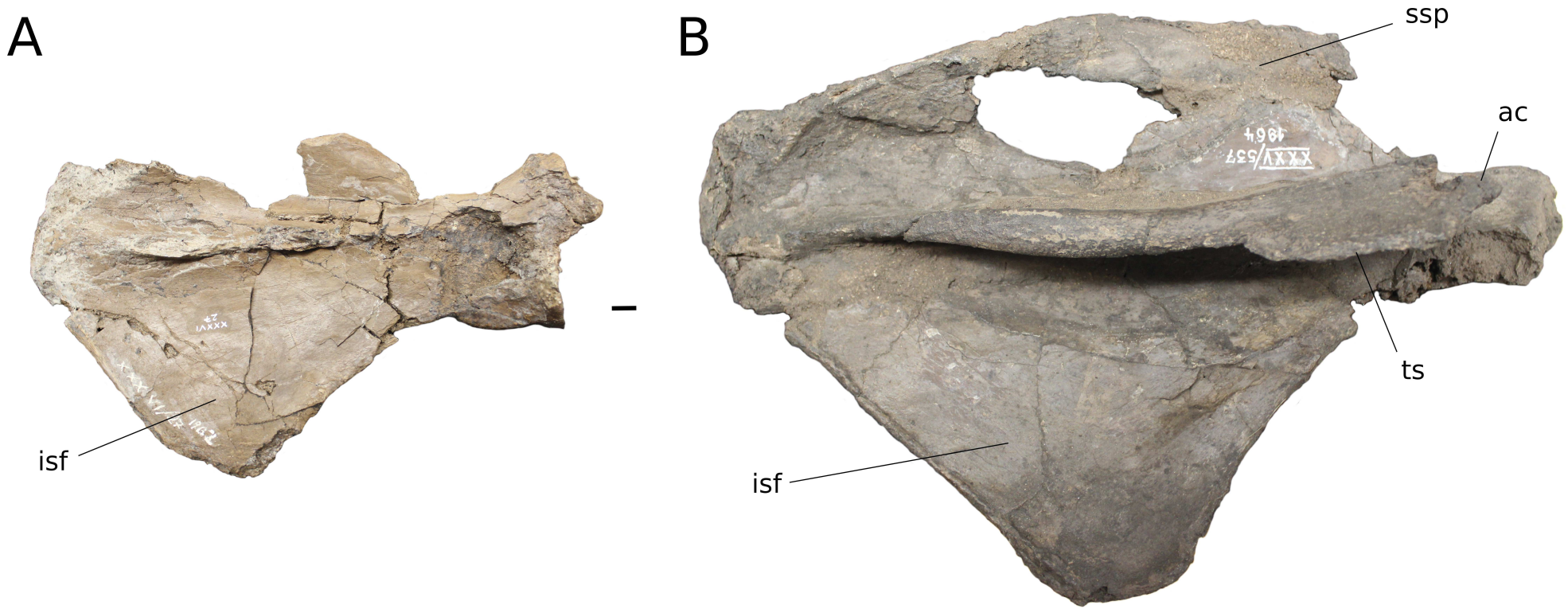

A
isf
B
ssp
ac
ts
isf

Planche 9. Humérus d'*Eolophiodon* et *Lophiodon*. A.16.SP8.06 (*E. laboriense*) en A, vue caudale ; B, vue crâniale. GMH XXII288 (*L. remense*) en C, vue crâniale ; D, vue caudale. **Abréviations :** **ca**, capitulum ; **cd**, crête deltopectorale ; **ce,** crête épicondylaire ; **el**, épicondyle latéral ; **em**, épicondyle médial ; **gt**, grande tubérosité ; **si**, *sulcus intertubercularis* ; **th**, tête humérale ; **tm**, tubérosité médiale ; **to**, tubérosité ovale. Échelle = 10 mm.

Plate 9. Humerus of *Eolophiodon* and *Lophiodon*. A.16.SP8.06 (*E. laboriense*) in A, caudal view ; B, cranial view. GMH XXII288 (*L. remense*) in C, cranial view ; D, caudal view. **Abbreviations :** **ca**, capitulum ; **cd**, deltopectoral crest ; **ce,** epicondylar crest ; **el**, lateral epicondyle ; **em**, medial epicondyle ; **gt**, great tuberosity ; **si**, *sulcus intertubercularis* ; **th**, humeral head ; **tm**, medial tuberosity ; **to**, oval tuberosity. Scale bar = 10 mm.

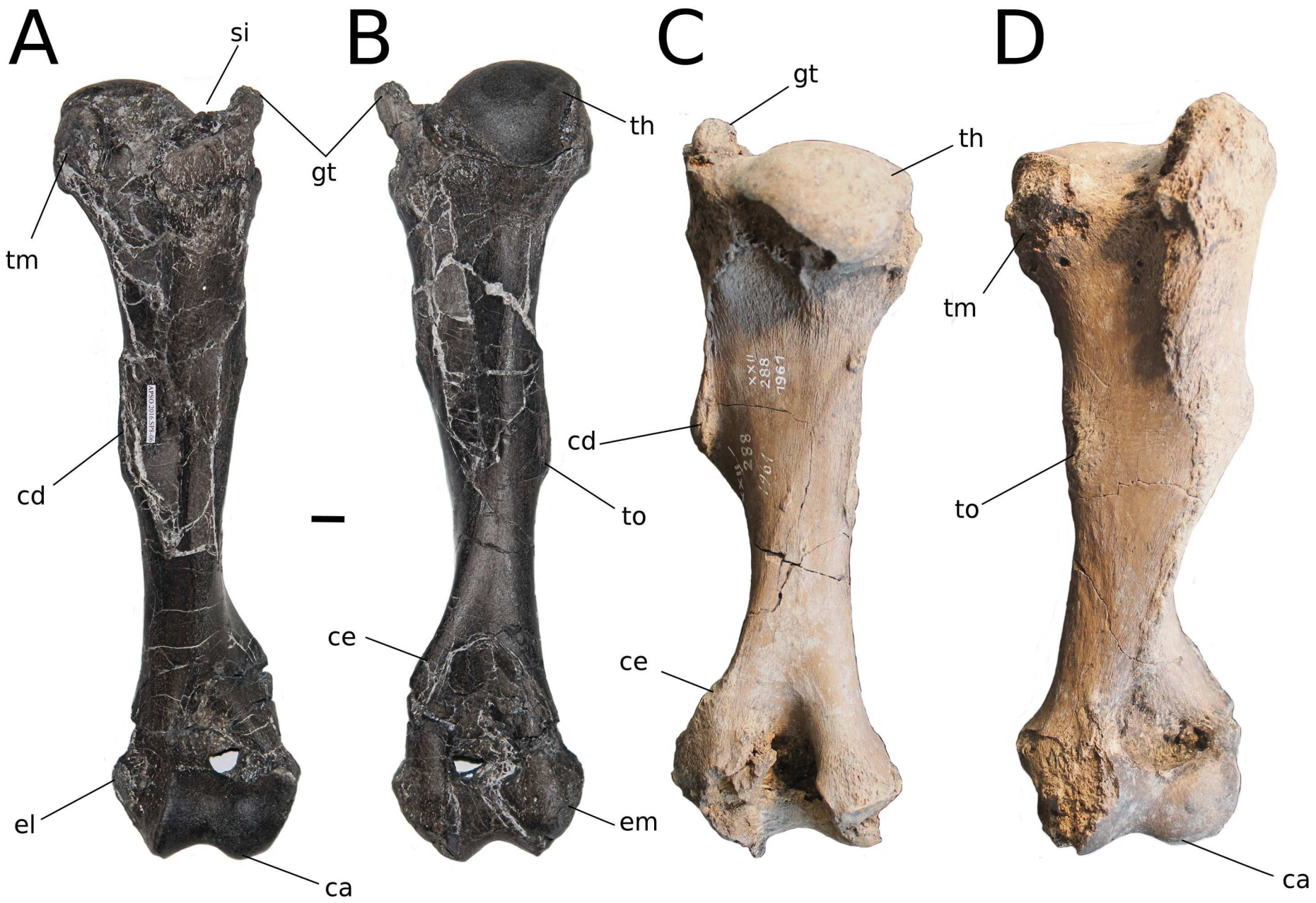

A
si
tm
gt
cd
el
ca
B
th
to
ce
em
C
gt
th
cd
ce
D
tm
to
ca

Planche 10. Radius et ulna d'*Eolophiodon*. Radius (A.13.SP2.281) en A, vue proximale ; B, vue caudale ; C, vue crâniale ; D, vue caudale. Ulna (A.07.SP2.105) en E, vue latérale ; F, vue crâniale. **Abréviations : cf**, facette coronoïdes ; **h**, lèvre répondant à l'humérus ; **ir,** petite échancrure sigmoïde (*incisura radialis*), **l**, facette pour le semi-lunaire ; **mb**, attache du muscle *brachialis* ; **pa**, processus ancôné ; **pecr**, passage de l'*extensor carpi radialis* ; **rf**, facette d'articulation avec le radius ; **s**, facette pour le scaphoïde ; **stb**, sillon pour le passage du *triceps brachialis* ; **tl**, tuberosité latérale. Échelle = 10 mm.

Plate 10. Radius and ulna of *Eolophiodon*. Radius (A.13.SP2.281) in A, proximal view ; B, caudal view ; C, cranial view ; D, caudal view. Ulna (A.07.SP2.105) in E, lateral view ; F, cranial view. **Abbreviations : cf**, coronoid facet ; **h**, facet for the humerus ; **ir,** lesser sigmoid notch (*incisura radialis*), **l**, lunar facet ; **mb**, insersion of the *brachialis* muscle ; **pa**, anconeal process ; **pecr**, notch for the *extensor carpi radialis* ; **rf**, radial facet ; **s**, scaphoid facet ; **stb**, insertion of the *triceps brachialis* ; **tl**, tuberosité latérale. Scale bar = 10 mm.

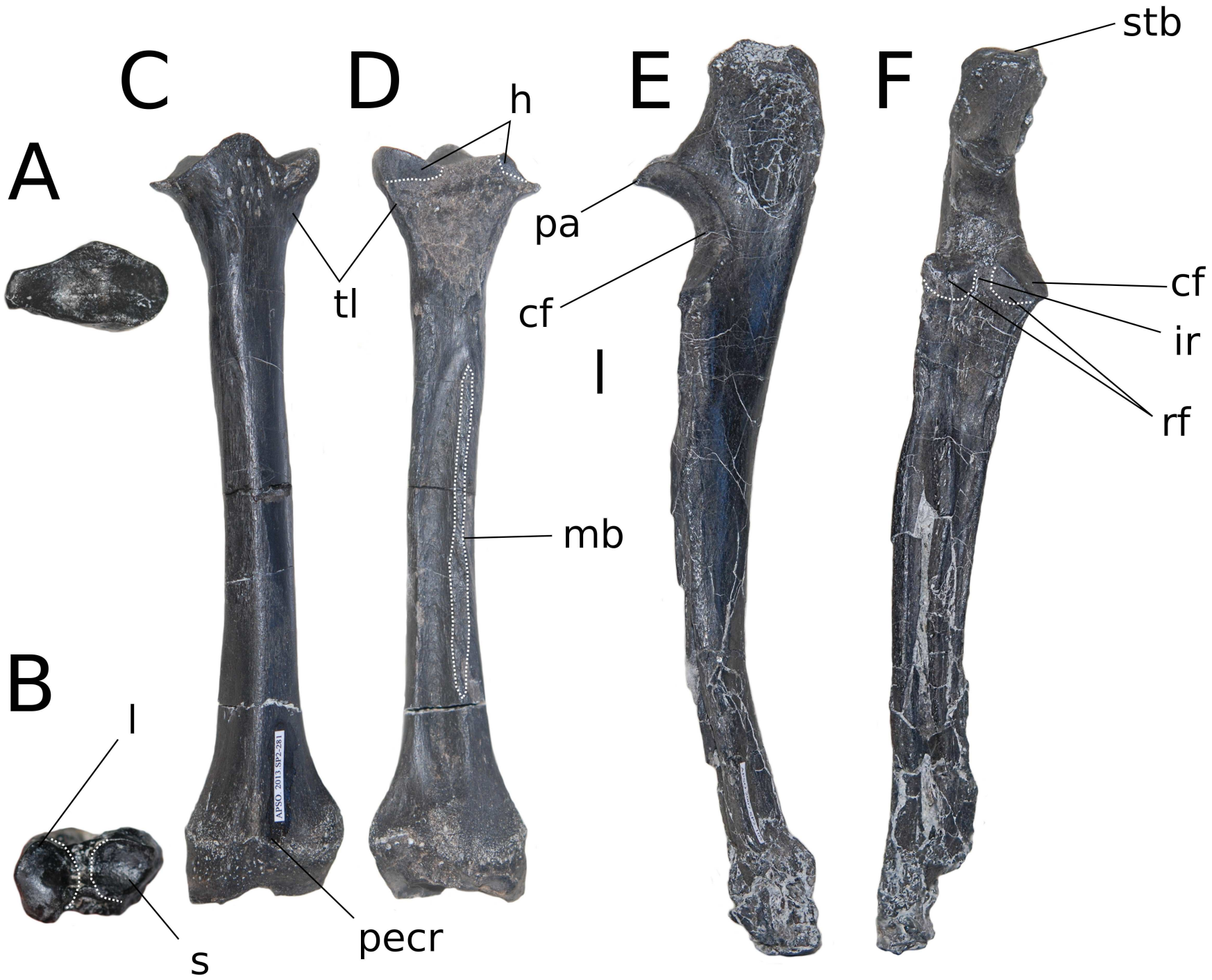

A
B
C
D
E
F
h
tl
pa
cf
mb
l
s
pecr
stb
cf
ir
rf
APSO 2013 SP2-281

Planche 11. Carpes d'*Eolophiodon*. Semi lunaire de *E. laboriense* (A.09.SP6.01.10) en A, vue médiale ; B, vue latérale ; C, vue distale ; D, vue crâniale ; E, vue caudale. Semi lunaire de *E*. cf. nov. sp. 2 (SP.V.156 ; image miroir) en F, vue médiale ; G, vue latérale ; H, vue distale ; I, vue crâniale ; J, vue caudale ; Magnum (A.06.SP2.26) en K, vue latérale ; L, vue médiale ; M, vue distale ; N, vue proximale ; O, vue caudale. Unciforme (A.09.SP6.10.9) en P, vue caudale; Q, vue distale ; R, vue proximale; S, vue crâniale. **Abréviations : ad**, apophyse distale ; **ap**, apophyse palmaire ; **m**, facette pour le magnum ; **p**, facette pour le pyramidal ; **r**, facette pour le radius ; **s**, facette pour le scaphoïde ; **sl**, facette pour le semi lunaire ; **td**, facette pour le trapézoïde ; **tg**, tête du grand os ; **u**, facette pour l'unciforme ; **II**, facette pour le doigt II ; **III**, facette pour le doigt III ; **IV**, facette pour le doigt IV ; **V**, facette pour le doigt V. Échelle = 10 mm.

Plate 11. Carpals of *Eolophiodon*. Lunar of *E. laboriense* (A.09.SP6.01.10) in A, medial view ; B, lateral view ; C, distal view ; D, cranial view ; E, caudal view. Lunar of *E*. cf. nov. sp. 2 (SP.V.156 ; reversed) in F, medial view ; G, lateral view ; H, distal view ; I, cranial view ; J, caudal view ; Magnum (A.06.SP2.26) in K, lateral view ; L, medial view ; M, distal view ; N, proximal view ; O, caudal view. Unciform (A.09.SP6.10.9) in P, caudal view; Q, distal view ; R, proximal view; S, cranial view. **Abbreviations : ad**, distal apophysis ; **ap**, palmar apophysis ; **m**, magnum facet ; **p**, pyramidal facet ; **r**, radial facet ; **s**, scaphoid facet ; **sl**, lunar facet ; **td**, trapezoid facet ; **tg**, head of the magnum ; **u**, unciform facet ; **II**, digit II facet ; **III**, digit III facet ; **IV**, digit IV facet ; **V**, digit V facet. Scale bar= 10 mm.

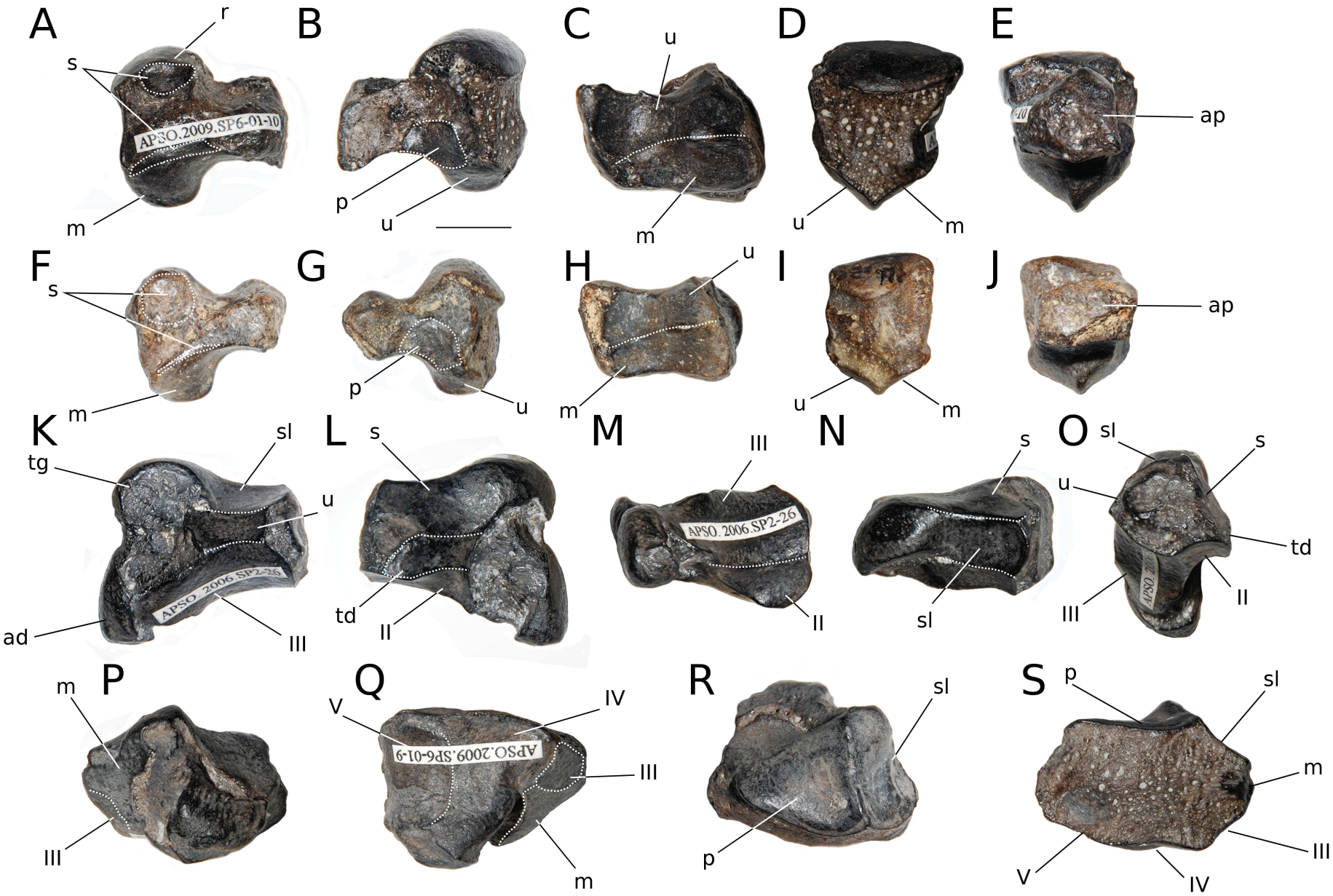

A
r
s
APSO.2009.SP6-01-10
m
B
p
u
C
u
m
D
u
m
E
ap
F
s
m
G
p
u
H
u
m
I
u
m
J
ap
K
sl
tg
u
APSO.2006.SP2-26
ad
III
L
s
td
II
M
III
APSO.2006.SP2-26
II
N
s
sl
O
sl
s
u
td
III
II
P
m
III
Q
V
IV
APSO.2009.SP6-01-9
III
m
R
sl
p
S
p
sl
m
III
V
IV

Planche 12. Métapodes et phalanges d'*Eolophiodon.* MC II (A .19.SP2.356) en A, vue crâniale ; B, vue caudale ; C, vue médiale ; D, vue latérale ; E, vue proximale ; MC III (S.V.46) en F, vue crâniale ; G, vue caudale ; H, vue médiale ; I, vue latérale ; J, vue proximale ; MC IV (A.07.SP2.163) en K, vue crâniale ; L, vue caudale ; M, vue médiale ; N, vue latérale ; O, vue proximale ; MC V (S.V. 47) en P, vue crâniale ; Q, vue caudale ; R, vue médiale ; S, vue proximale ; T, phalange proximale (A.13.SP2.273) en vue crâniale ; U, phalange proximale (A.07.SP2.34) en vue crâniale ; V, phalange proximale (A.13.SP2.273) en vue caudale; W, phalange proximale (A.07.SP2.34) en vue caudale. Phalange médiale (SP.V.54) en X, vue crâniale ; Y, vue caudale ; MT II (A.07.SP1.139) en Z, vue caudale ; A2, vue proximale ; MT IV (A.19.SP2.355) en B2, vue crâniale ; C2, vue caudale ; D2, vue médiale ; E2, vue proximale. **Abréviations** : **c**, facette pour le cuboïde ; **dt**, dépression pour l'insertion des tendons fléchisseurs ; **ec** facette pour l'ectocuneiforme ; **enc**, facette pour l'entocuneiforme ; **m**, facette pour le magnum ; **me**, facette pour le mesocuneiforme ; **mq**, quille médiale ; **td**, facette pour le trapézoïde ; **u**, facette pour l'unciforme ; **II**, facette pour le doigt II ; **III**, facette pour le doigt III ; **IV**, facette pour le doigt IV ; **V**, facette pour le doigt V. Échelle = 10 mm.

Plate 12. Metapodal and phalanges of *Eolophiodon.* MC II (A .19.SP2.356) in A, cranial view ; B, caudal view ; C, medial view ; D, lateral view ; E, proximal view ; MC III (SP.V.46) in F, cranial view ; G, caudal view ; H, medial view ; I, lateral view ; J, proximal view ; MC IV (A.07.SP2.163) in K, cranial view ; L, caudal view ; M, medial view ; N, lateral view ; O, proximal view ; MC V (SP.V. 47) in P, cranial view ; Q, caudal view ; R, medial view ; S, proximal view ; T, proximal phalanx (A.13.SP2.273) in cranial view ; U, proximal phalanx (A.07.SP2.34) in cranial view ; V, proximal phalanx (A.13.SP2.273) in caudal view; W, proximal phalanx (A.07.SP2.34) in caudal view. Medial phalanx (SP.V.54) in X, cranial view ; Y, caudal view ; MT II (A.07.SP1.139) in Z, caudal view ; A2, proximal view ; MT IV (A.19.SP2.355) in B2, cranial view ; C2, caudal view ; D2, medial view ; E2, proximal view. **Abbreviations** : **c**, cuboid facet ; **dt**, pits for the flexor ligaments ; **ec** ectocuneiform facet ; **enc**, entocuneiform facet ; **m**, magnum facet ; **me**, mesocuneiform facet ; **mq**, medial keel ; **td**, trapezoid facet ; **u**, unciform facet ; **II**, digit II facet ; **III**, digit III facet ; **IV**, digit IV facet ; **V**, digit V facet. Scale bar = 10 mm.

A
ec
II
B
C
IV
II
D
c
E
II
ec
c
T
U
V
W
X
Y
F
m
u
II
G
m
H
II
I
u
IV
dt
J
IV
ec
u
II
m
Z
me
III
A2
me
ec
III
mq
III
u
V
O
V
III
u
B2
C2
c
K
u
L
mq
M
dt
N
S
IV
u
P
Q
mq
R
dt
D2
III
dt
E2
III
c

Planche 13. Bassin d'*Eolophiodon* (A.17.SP8.44) en vue latérale. **Abréviations** : **ac**, acetabulum ; **ai**, arche ischiale ; **gin**, grande échancrure sciatique ; **ipt**, tubérosité ilio-pectineale ; **is**, épine sciatique ; **li**, lame iliaque; **lin**, petite échancrure sciatique; **rf**, surface d'insertion du muscle *rectus femoris*. Échelle = 10 mm.

Plate 13. Innominate of *Eolophiodon* (A.17.SP8.44) in lateral view. **Abrreviations** : **ac**, acetabulum ; **ai**, ischiatic arch ; **gin**, greater ischiatic notch ; **ipt**, ilio-pectineal tuberosity ; **is**, ischiatique spine ; **li**, ilium wing; **lin**, lesser ischiatic notch; **rf**, insertion area of the *rectus femoris*. Scale bar = 10 mm.

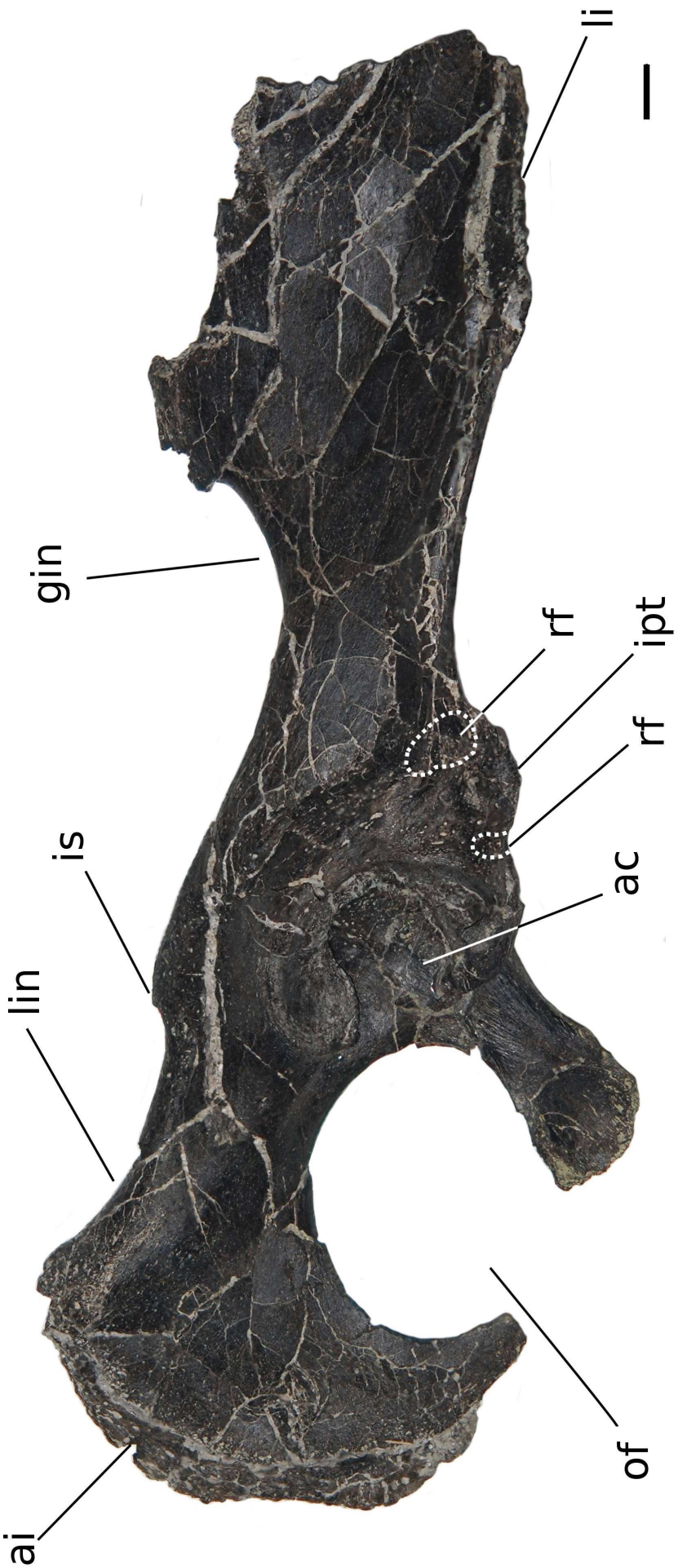

li
gin
rf
ipt
rf
is
ac
lin
ai
of

Planche 14. Fémur d'*Eolophiodon* et *Lophiodon*. Fémur de *E. laboriense* (A.07.SP2.110) en vue A, crâniale ; B, caudale ; C, A.13.SP2.279 en vue crâniale (image miroir) . Fémur de *L. remense* (GMH XXII61) en D, vue crâniale. **Abréviations** : **fc**, *fovea capitis* ; **ft**, *fossa trochanterica* ; **gt**, grand trochanter ; **me**, épicondyle médial ; **lt**, petit trochanter ; **ttr**, troisième trochanter ; **sp** ; surface patéllaire. Échelle = 10 mm.

Plate 14. Femur of *Eolophiodon* and *Lophiodon*. Femur of *E. laboriense* (A.07.SP2.110) in A, cranial view ; B, caudal view ; C, A.13.SP2.279 in cranial view (reversed). Femur of *L. remense* (GMH XXII61) in D, cranial view. **Abbreviations** : **fc**, *fovea capitis* ; **ft**, *fossa trochanterica* ; **gt**, greater trochanter ; **me**, medial epicondyle ; **lt**, lesser trochanter ; **ttr**, third trochanter ; **sp** ; patellar surface. Scale bar = 10 mm.

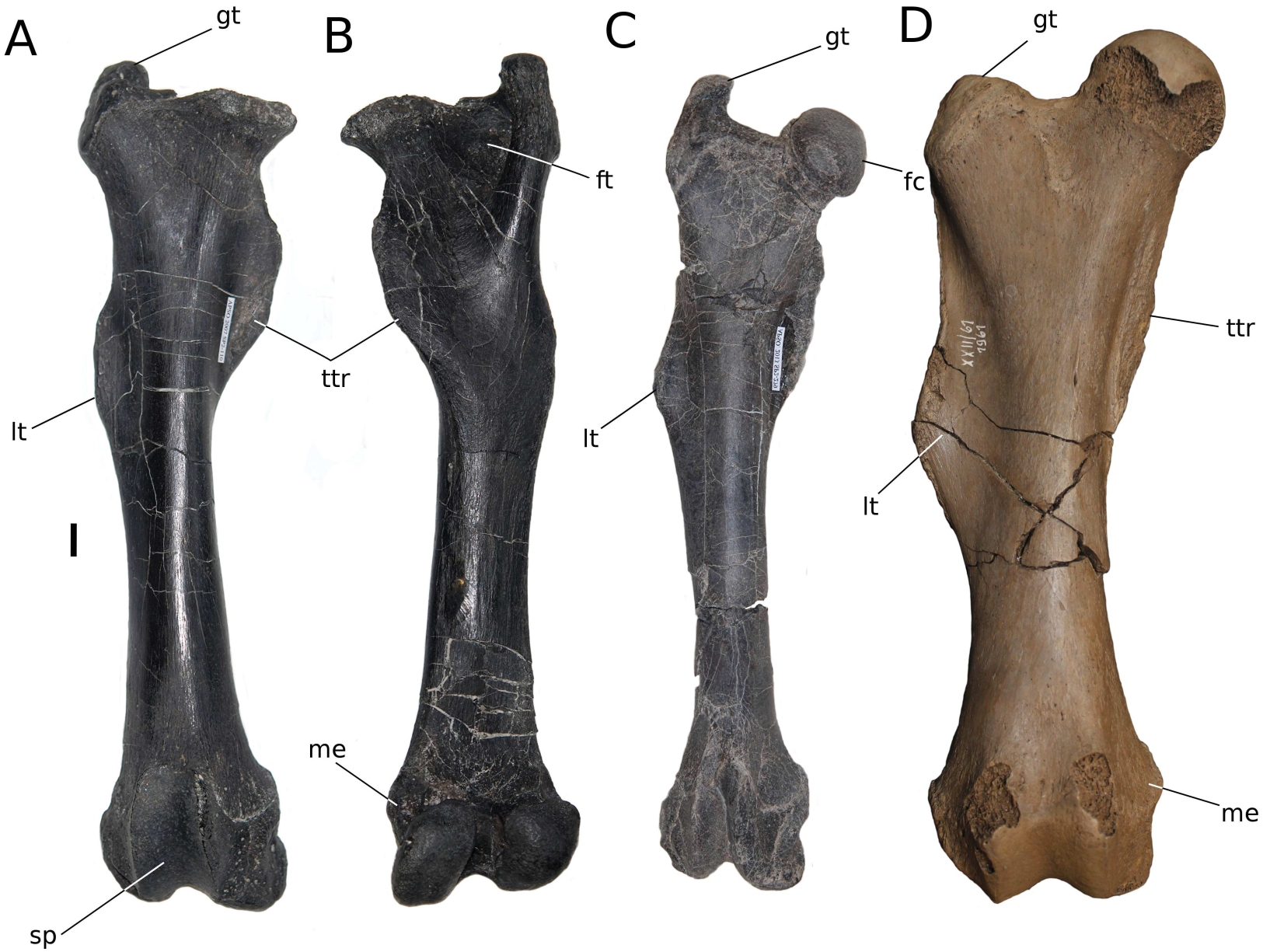

A
gt
lt
sp
I
B
ft
ttr
me
C
gt
fc
lt
D
gt
ttr
lt
me

Planche 15. Tibia de *Lophiodon* et *Eolophiodon*. A, tibia de *L. remense* (GMH XXII714) en vue crâniale. Tibia de *E. laboriense* (A.06.SP2.16) en vue, B crâniale ; C, caudale ; D, proximale ; E, distale. **Abréviations** : **ai**, aire intercondylaire ; **am**, surface d'articulation médiale avec l'astragale ; **al**, surface d'articulation latérale avec l'astragale ; **cm**, condyle médiale ; **cl**, condyle latérale ; **ct**, crête tibiale ; **ip**, incisure poplitée ; **mct** ; insertion du muscle tibial crânial ; **ml**, maléole ; **mst**, insertion du muscle semi tendineux. Échelle = 10 mm.

Plate 15. Tibia of *Lophiodon* and *Eolophiodon*. A, tibia of *L. remense* (GMH XXII714) in cranial view. Tibia of *E. laboriense* (A.06.SP2.16) in B, cranial view ; C, caudal view ; D, proximal view ; E, distal view. **Abbreviations** : **ai**, intercondyloid area ; **am**, medial articular surface with the astragalus ; **al**, lateral articular surface with the astragalus ; **cm**, medial condyle ; **cl**, lateral condyle ; **ct**, tibial crest ; **ip**, popliteal line ; **mct** ; *tibial cranial muscle* insertion ; **ml**, malleolus; **mst**, *Semitendinosus muscle* insertion. Scale bar = 10 mm.

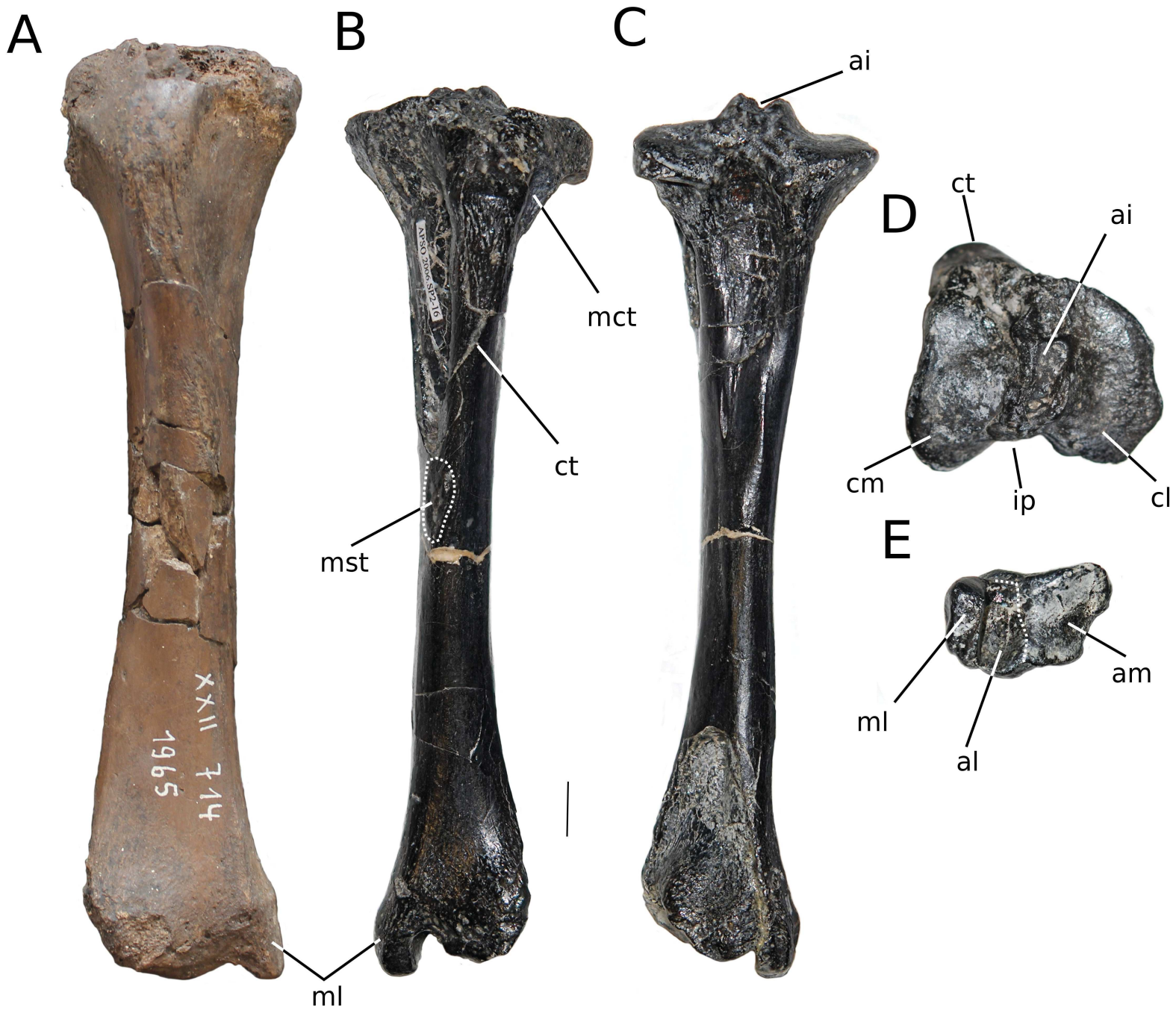

A
B
C
D
E
ai
mct
ct
mst
ml
ct
ai
cm
ip
cl
ml
am
al

Planche 16. Astragale et calcaneum d'*Eolophiodon* et *Lophiodon*. Astragale d'*E. laboriense* (A.11.SP2.237) en A, vue crâniale ; B, vue caudale. Calcaneum d'*E. laboriense* (A.08.SP2.192) en C, vue crâniale ; D, vue latérale. Astragale de *L. cuvieri* (GMH XXXV187) en ; E, vue crâniale ; F, vue caudale. G ; Calcaneum de *L. cuvieri* (GMH XXXV145 ; image miroir) en vue latérale. **Abréviations** : **nf** ; facette naviculaire ; **cf** ; facette cuboïde ; **ef** ; facette ectale ; **dcf** ; facette calcanéale distale ; **suf**, facette sustentaculaire ; **pc**, processus coracoïd; **ec**, facette ectale ; **su**, *sustentaculum* ; **daf**, facette d'articulation distale avec l'astragale. Échelle = 10 mm.

Plate 16. Astragalus and calcaneum of *Eolophiodon* and *Lophiodon*. Astragalus of *E. laboriense* (A.11.SP2.237) in A, cranial view ; B, caudal view. Calcaneum of *E. laboriense* (A.08.SP2.192) in C, cranial view ; D, lateral view. Astragalus of *L. cuvieri* (GMH XXXV187) in ; E, cranial view ; F, caudal view. G ; Calcaneum of *L. cuvieri* (GMH XXXV145 ; reversed) in lateral view. **Abbreviations** : **nf** ; navicular facet ; **cf** ; cuboid facet ; **ef** ; ectal facet ; **dcf** ; distal calcaneal facet ; **suf**, sustentaculqf facet ; **pc**, coracoid process ; **ec**, ectal facet ; **su**, *sustentaculum* ; **daf**, distal astragalar facet. Scale bar = 10 mm.

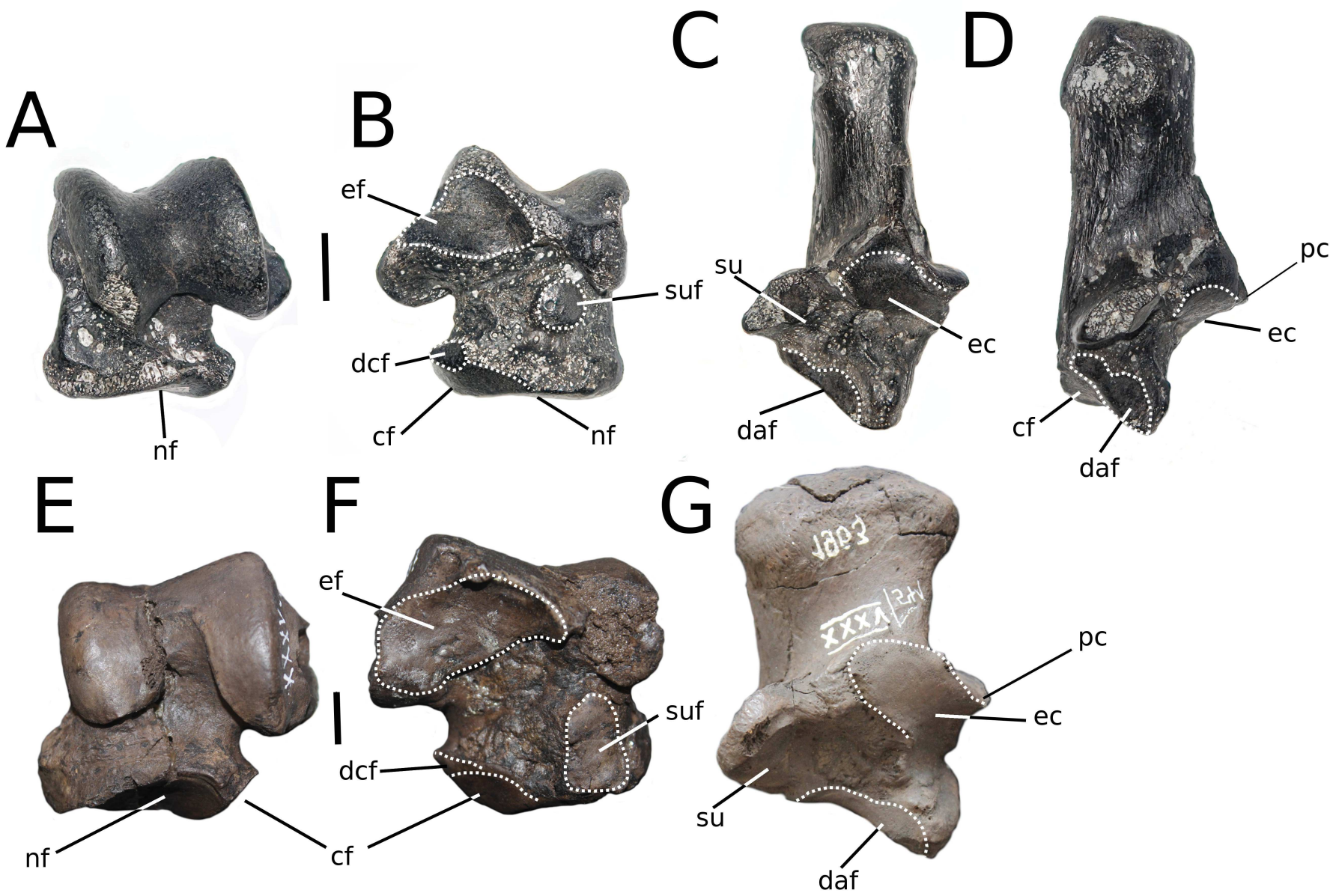

A
nf
B
ef
suf
dcf
cf
nf
C
su
ec
daf
D
pc
ec
cf
daf
E
nf
cf
F
ef
suf
dcf
G
pc
ec
su
daf

Planche 17. Distribution de la taille des dents supérieures des lophiodontidés étudiés. A, P2 ; B, P3 ; C, P4 ; D, M1 ; E, M2 ; F, M3.

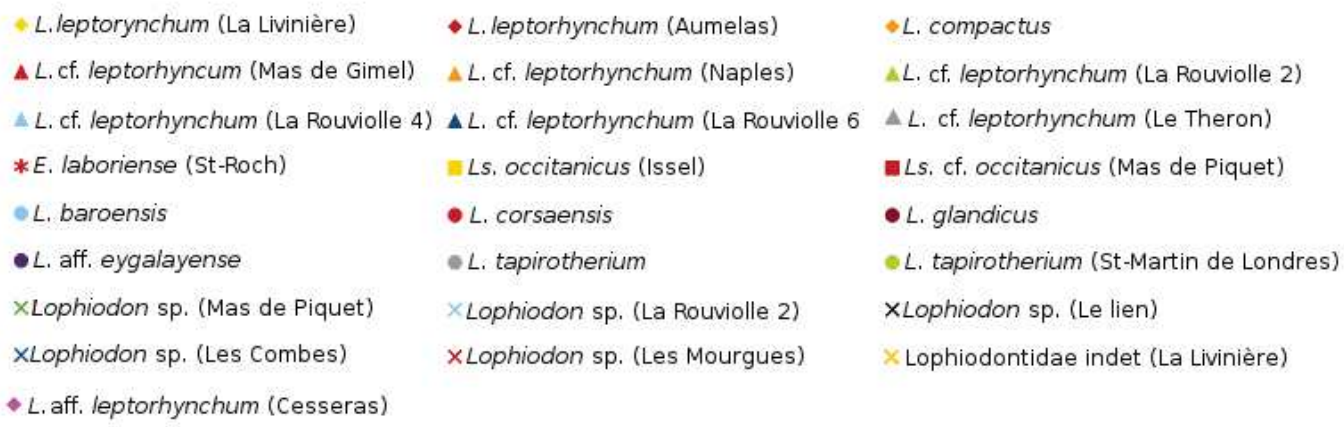


Plate 17. Upper teeth size distribution of studied lophiodontids. A, P2 ; B, P3 ; C, P4 ; D, M1 ; E, M2 ; F, M3.

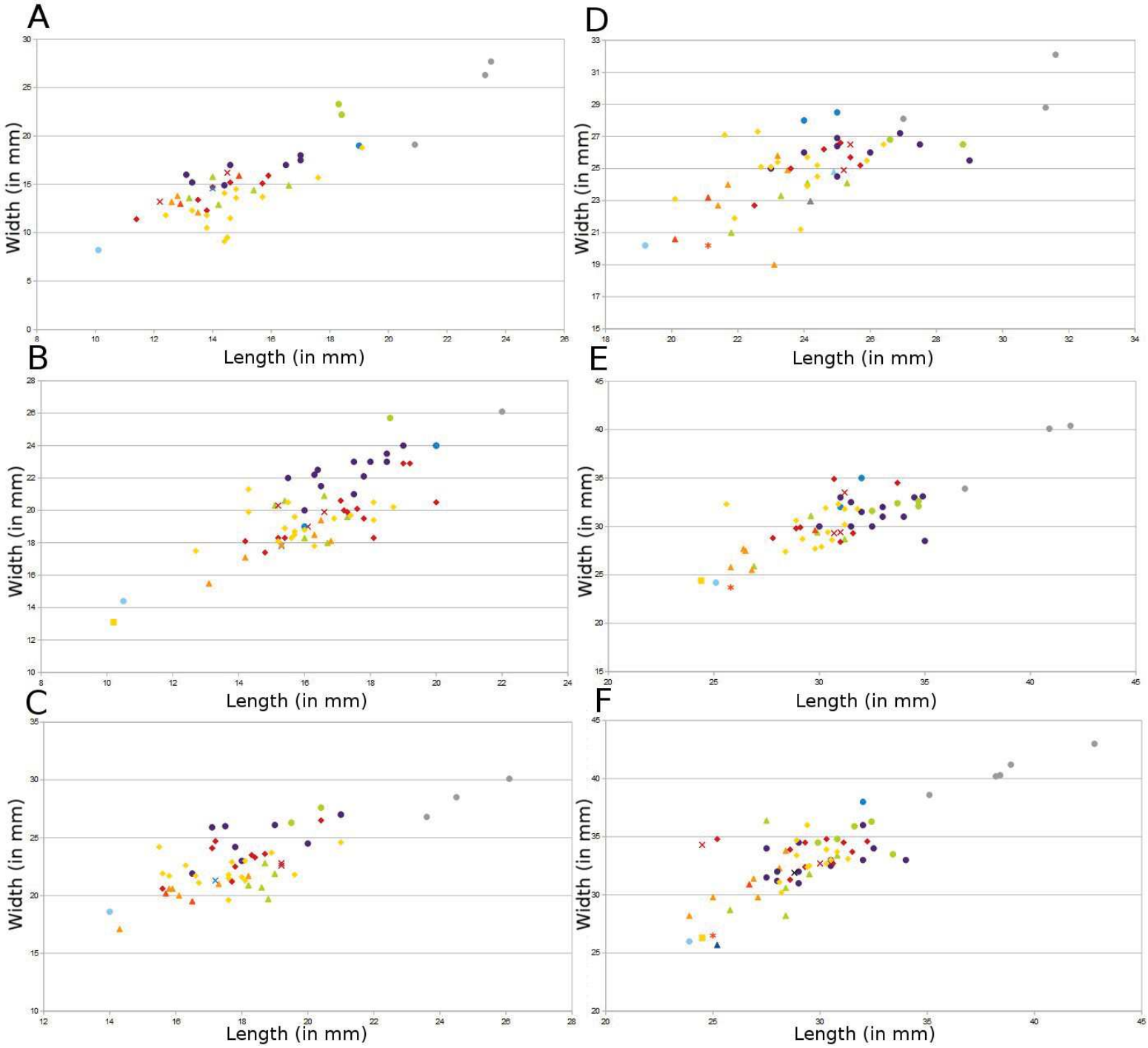
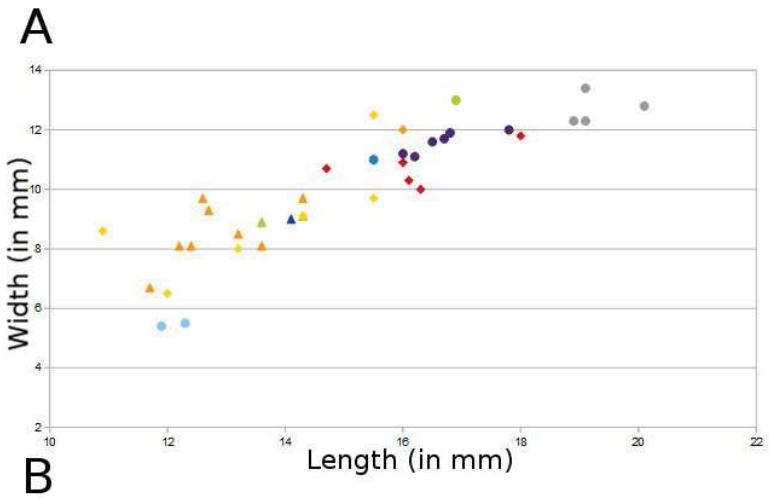
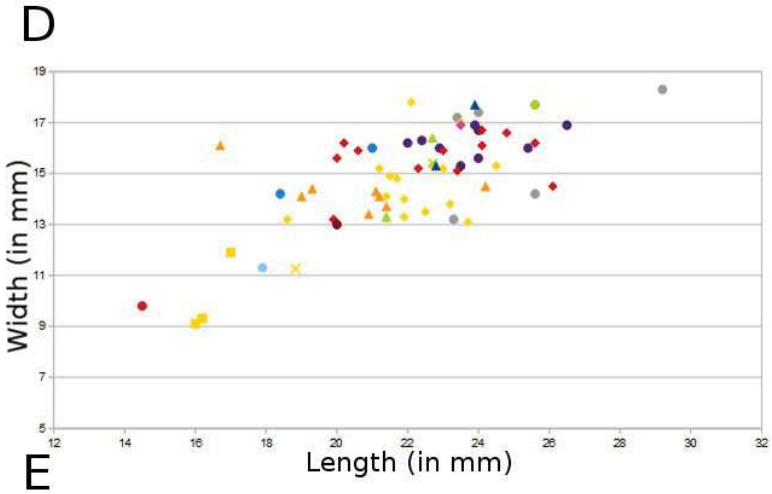
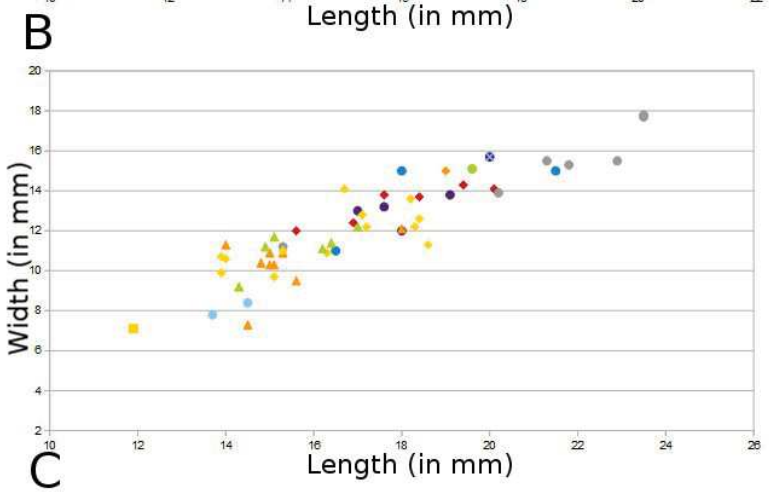

A
Width (in mm)
Length (in mm)
D
Width (in mm)
Length (in mm)
B
Width (in mm)
Length (in mm)
E
Width (in mm)
Length (in mm)
C
Width (in mm)
Length (in mm)
F
Width (in mm)
Length (in mm)

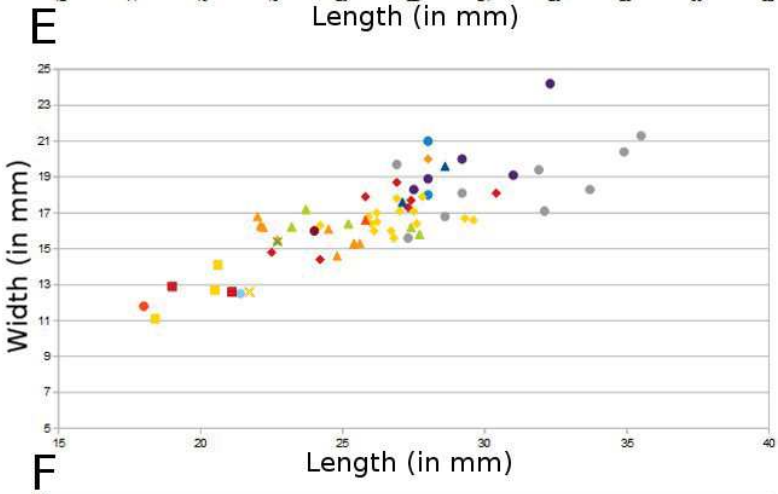
Planche 18. Distribution de la taille des dents inférieures des lophiodontidés étudiés. A, p2 ; B, p3 ; C, p4 ; D, m1 ; E, m2 ; F, m3.

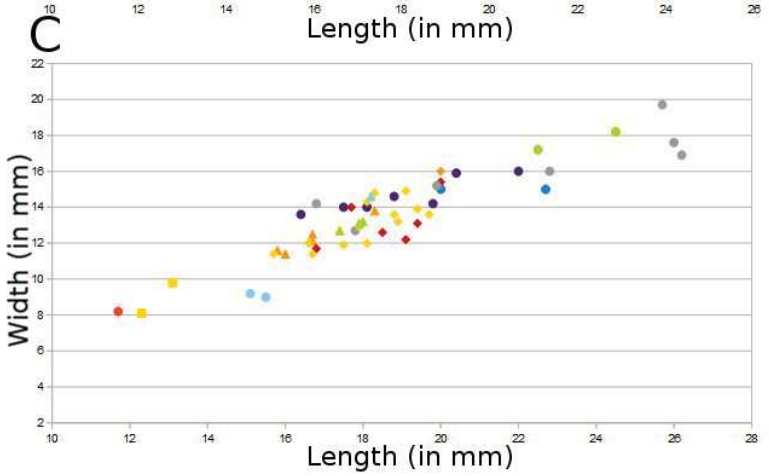
Plate 18. Lower teeth size distribution of studied lophiodontids. A, p2 ; B, p3 ; C, p4 ; D, m1 ; E, m2 ; F, m3.


A
Width (in mm)
Length (in mm)


D
Width (in mm)
Length (in mm)


B
Width (in mm)
Length (in mm)


E
Width (in mm)
Length (in mm)


C
Width (in mm)
Length (in mm)

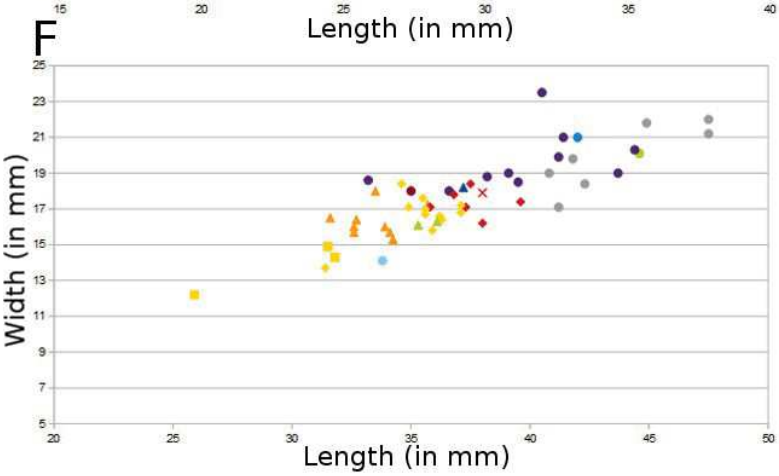

F
Width (in mm)
Length (in mm)

Planche 19. Spécimens de *Ls*. *occitanicus* et des formes rapprochées de la région Occitanie. A, P3 de *Ls*. *occitanicus* d'IsselVidalenc (V.Is-101). *Lophiaspis*. cf. *occitanicus* de Mas de Piquet ; B, m2 (UM-MTP02) ; C, m2-m3 (UM-MTP04) ; D, M2-M3 (FSL3094, Photographie E. Robert), arrière mandibule fragmentaire (UM-MTP04). *Lophiaspis* ? *occitanicus* de La Livinière 1 ; F, trigonide de p4 (FSL2931) ; G, m1 (FSL2928) ; H, m2 (FSL2929). Échelle=10mm Photographie *Ls* ? *occitanicus* : R. Tabuce.

Plate 19. Specimens of *Ls*. *occitanicus* and close taxa from the Occitanie region. A, P3 of *Ls*. *occitanicus* d'IsselVidalenc (V.Is-101). *Lophiaspis*. cf. *occitanicus* of Mas de Piquet ; B, m2 (UM-MTP02) ; C, m2-m3 (UM-MTP04) ; D, M2-M3 (FSL3094, Photos credit E. Robert), fragmental mandibular angle (UM-MTP04). *Lophiaspis* ? *occitanicus* of La Livinière 1 ; F, trigonid of p4 (FSL2931) ; G, m1 (FSL2928) ; H, m2 (FSL2929). Scale bar=10mm Photos credit of *Ls* ? *occitanicus* : R. Tabuce.

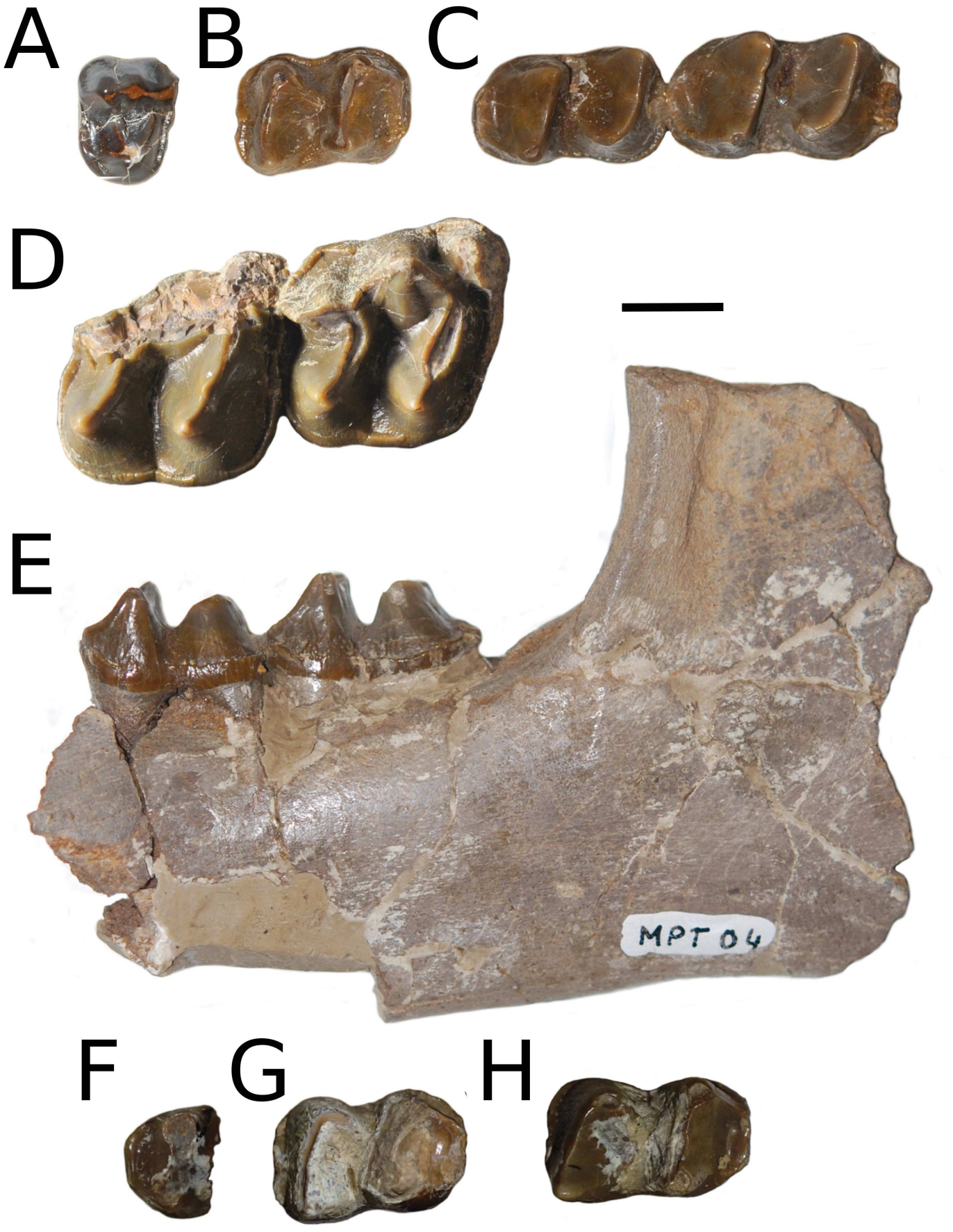

A
B
C
D
E
MPT 04
F
G
H

Planche 20. *Eolophiodon laboriense* de La Borie et Saint Pierre. A, Moulage de dP2-M1 de La Borie (STP.V5) ; *Eolophiodon laboriense* de Saint Pierre ; B, M3 (V.Si-2) ; C, dP2-dP4 (StPaI002) ; D, dP3-M2 (V.Si-1). Échelle=10mm

Plate 20. *Eolophiodon laboriense* from La Borie and Saint Pierre. A, Cast of dP2-M1 of La Borie (STP.V5) ; *Eolophiodon laboriense* of Saint Pierre ; B, M3 (V.Si-2) ; C, dP2-dP4 (StPaI002) ; D, dP3-M2 (V.Si-1). Scale bar=10mm

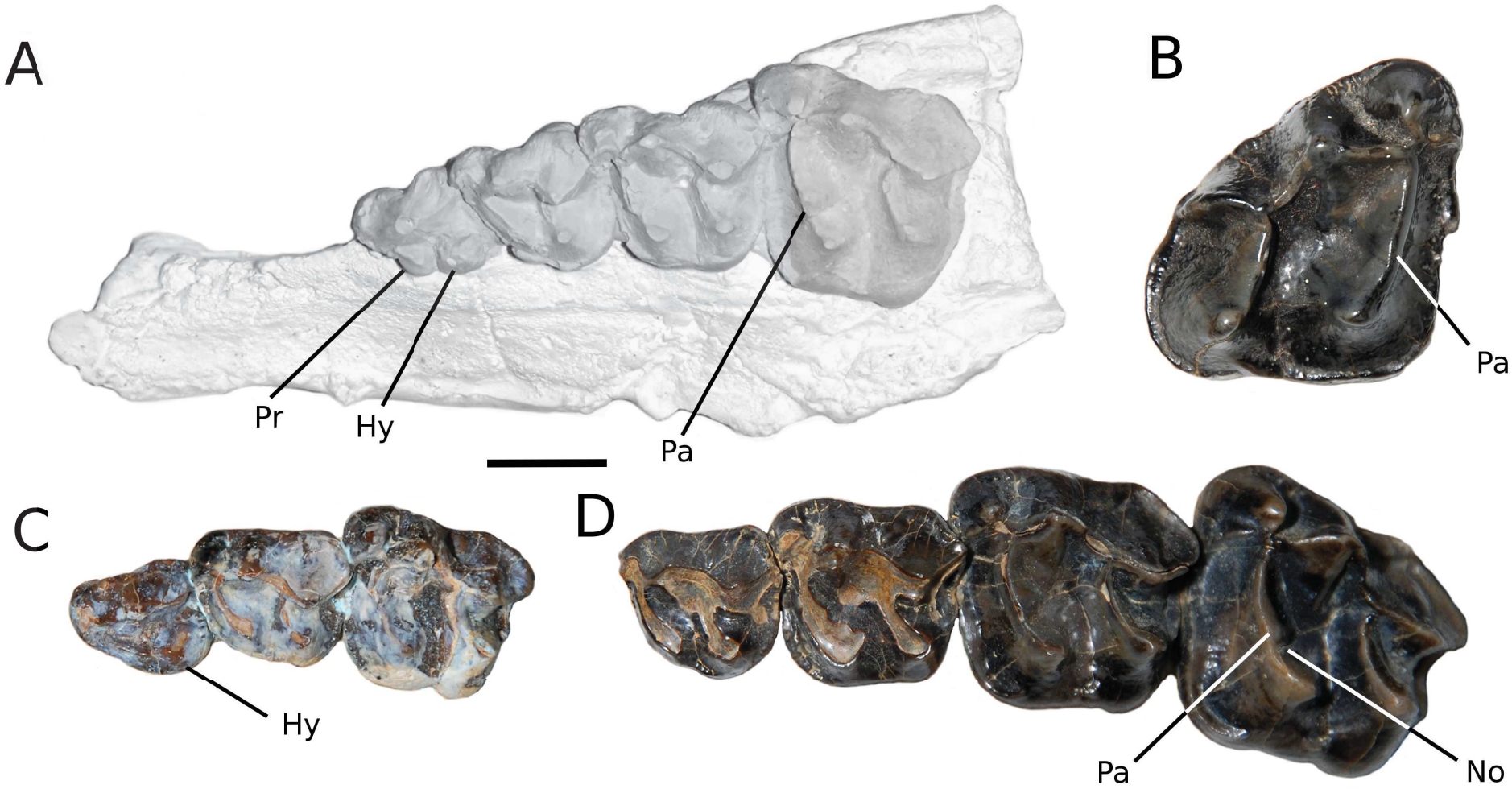

A
Pr
Hy
Pa
B
Pa
C
Hy
D
Pa
No

Planche 21. *Lophiodon leptorhynchum* de La Livinière 1 et La Livinière 2. *Lophiodon leptorhynchum* de La Livinière 2 ; A, dP3 (UM-LIV23) ; B, P4 (UM-LIV38) ; P3-P4 (UM-LIV55) ; m2 (UM-LIV39). *Lophiodon leptorhynchum* de La Livinière 1, E, P2 (FSL2647) ; F, p2-p3 (FSL2701) ; G, P2-M3 (FSL2643 ; Photographie R. Tabuce) ; H, P2-M3 (FSL2682 ; Photographie J. Rémy). Échelle=10mm I, représentation schématique du polymorphisme dentaire de *L. leptorhynchum* de La Livinière 1 Caractères variables colorisés en fonction de leur fréquence: Noir : 100%; Rouge : [75%–99%]; Jaune : [50%–74%]; Vert : [25%–49%]; Bleue :]0%–24%].

Plate 21. *Lophiodon leptorhynchum* of La Livinière 1 and La Livinière 2. *Lophiodon leptorhynchum* of La Livinière 2 ; A, dP3 (UM-LIV23) ; B, P4 (UM-LIV38) ; P3-P4 (UM-LIV55) ; m2 (UM-LIV39). *Lophiodon leptorhynchum* of La Livinière 1 ; E, P2 (FSL2647) ; F, p2-p3 (FSL2701) ; G, P2-M3 (FSL2643 ; Photo credit :R. Tabuce) ; H, P2-M3 (FSL2682 ; Photo credit : J. Rémy). Scale bar=10mm I, schematic representation of the dental polymorphism of *L. leptorhynchum*. A. Upper tooth row. B. Lower tooth row. Variable characters are colored; character frequency: Black: 100%; Red: [75%–99%]; Yellow: [50%–74%]; Green: [25%–49%]; Blue:]0%–24%]

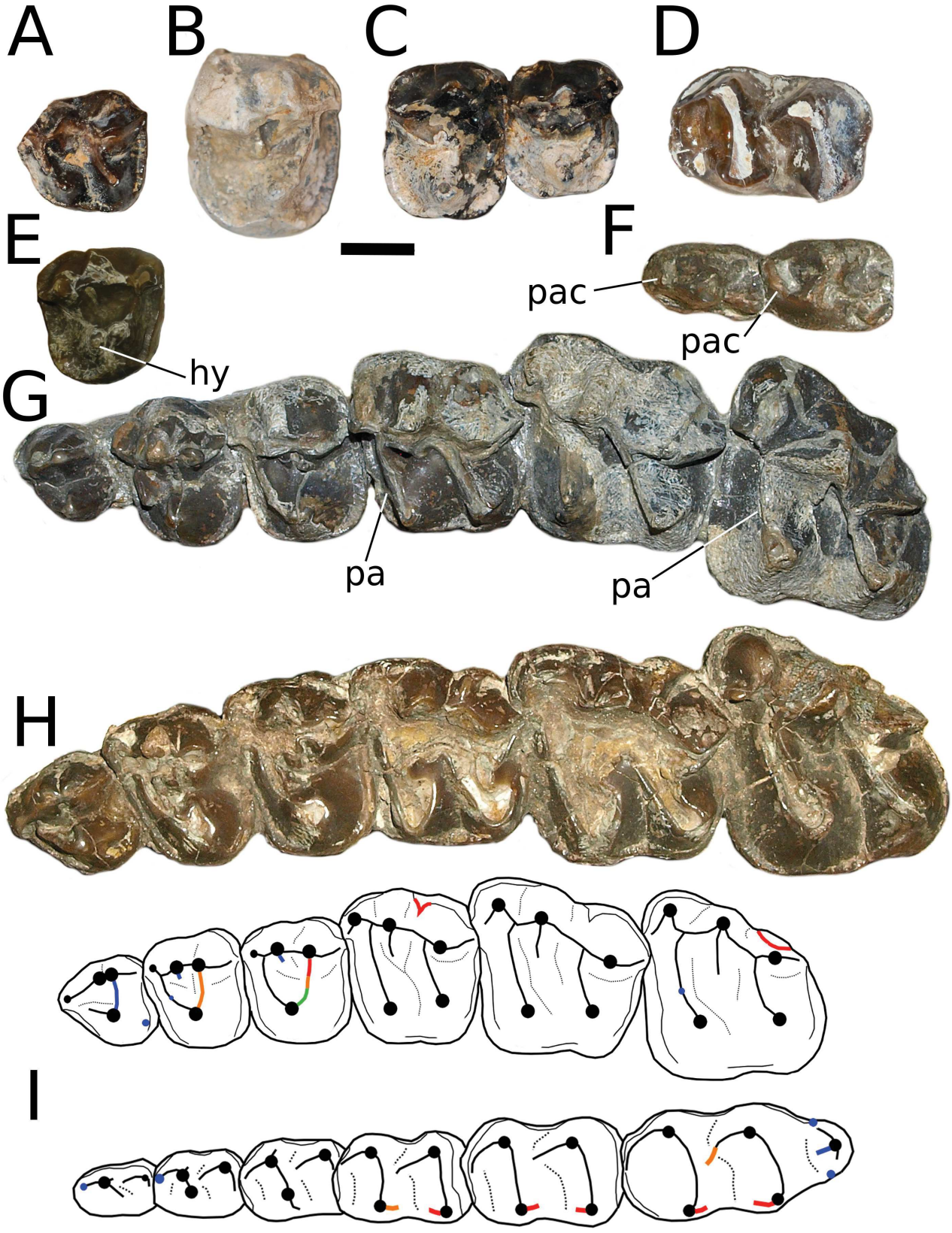

A
B
C
D
E
F
pac
pac
hy
G
pa
pa
H
I

Planche 22. Crâne de *L. leptorhynchum* de Aumelas (AUM266) en A, vue dorsale ; B, vue ventrale ; C, vue rapprochée du basicrâne. **Abréviations** : **ai** ; alvéoles des incisives ; **ec**, ectotympanique ; **gc**, cavité glénoïde ; **fio** ; foramen infra-orbitaire ; **fp** ; foramen palatins posterieurs ; **of**, foramen ovale ; **p**, pétreux ; **pf** ; fenêtre palatine antérieure ; **pgp**, processus post-glénoïde ; **ptp** ; processus post-tympanique. Échelle=10mm

Plate 22. Cranium of *L. leptorhynchum of* Aumelas (AUM266) in A, dorsal view ; B, ventral view ; C, close-up of the basicranium. **Abbreviations** : **ai** ; incisors alveoli ; **ec**, ectotympanic ; **gc**, glenoid cavity ; **fio** ; infraorbital foramen ; **fp** ; posterior palatine foramen ; **of**, oval foramen ; **p**, petrosal ; **pf** ; anterior palate foramen; **pgp**, postglenoid process ; **ptp** ; posttympanic process. Scale bar=10mm

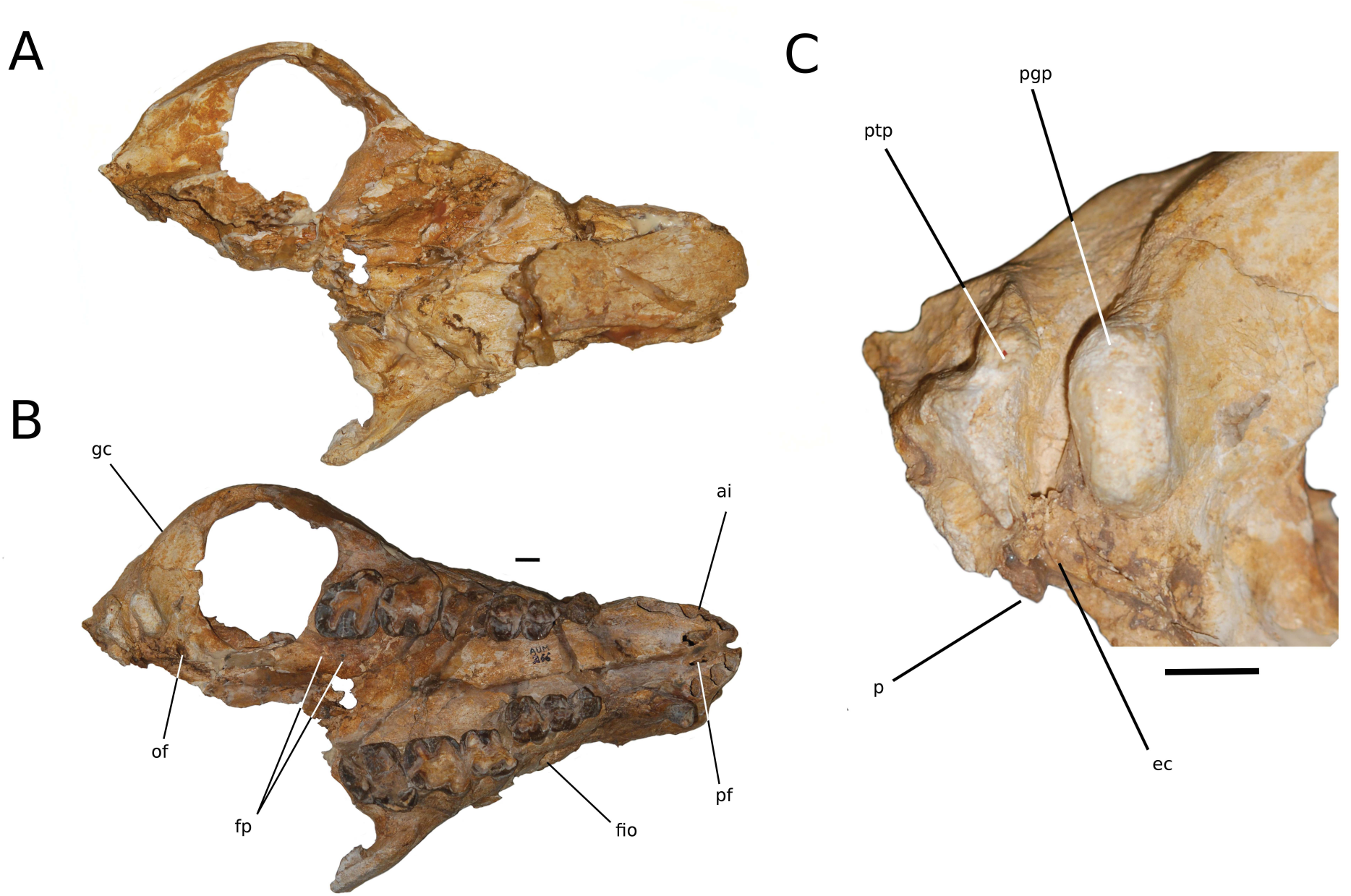

A
B
gc
ai
of
fp
fio
pf
C
pgp
ptp
p
ec

Planche 23. Mandibules et canines-incisives de *L. leptorhynchum* de Aumelas. A, fragment d'arrière mandibule (UM-AUM455, image miroir) ; B, UM-AUM80 ; symphyse mandibulaire (UM-AUM429) en C, vue dorsale ; D, vue latérale ; symphyse mandibulaire (UM-AUM120) ; F, canine de femelle (UM-AUM126) ; G, canine de mâle (UM-AUM403) ; H, prémaxillaire avec I1-I2 (UM-AUM1451) ; I, I3 en vue linguale (UM-AUM425) ; J, I1 ou I2 en vue linguale (UM-AUM55) ; K, I3 en vue occlusale (UM-AUM425) ; L, I1 ou I2 en vue occlusale (UM-AUM55) ; M, i2 en vue linguale (UM-AUM248) ; N, i3 en vue linguale (UM-AUM276) ; O, i1 en vue linguale (UM-AUM563) ; P, i2 en vue occlusale (UM-AUM248) ; Q, i3 en vue occlusale (UM-AUM276) ; R, i1 en vue occlusale (UM-AUM563). Échelle=10mm

Plate 23. Mandibles, incisors and canines of *L. leptorhynchum* of Aumelas. A, fragment of mandibular angle (UM-AUM455, reverse) ; B, UM-AUM80 ; mandibular symphysis (UM-AUM429) in C, dorsal view ; D, lateral view ; mandibular symphysis (UM-AUM120) ; F, female canine (UM-AUM126) ; G, male canine (UM-AUM403) ; H, premaxillar with I1-I2 (UM-AUM1451) ; I, I3 in lingual view (UM-AUM425) ; J, I1 or I2 in lingual view (UM-AUM55) ; K, I3 in occlusal view (UM-AUM425) ; L, I1 or I2 in view occlusal view (UM-AUM55) ; M, i2 in lingual view (UM-AUM248) ; N, i3 in lingual view (UM-AUM276) ; O, i1 in lingual view (UM-AUM563) ; P, i2 in occlusal view (UM-AUM248) ; Q, i3 in occlusal view (UM-AUM276) ; R, i1 in occlusal view (UM-AUM563). Scale bar=10mm

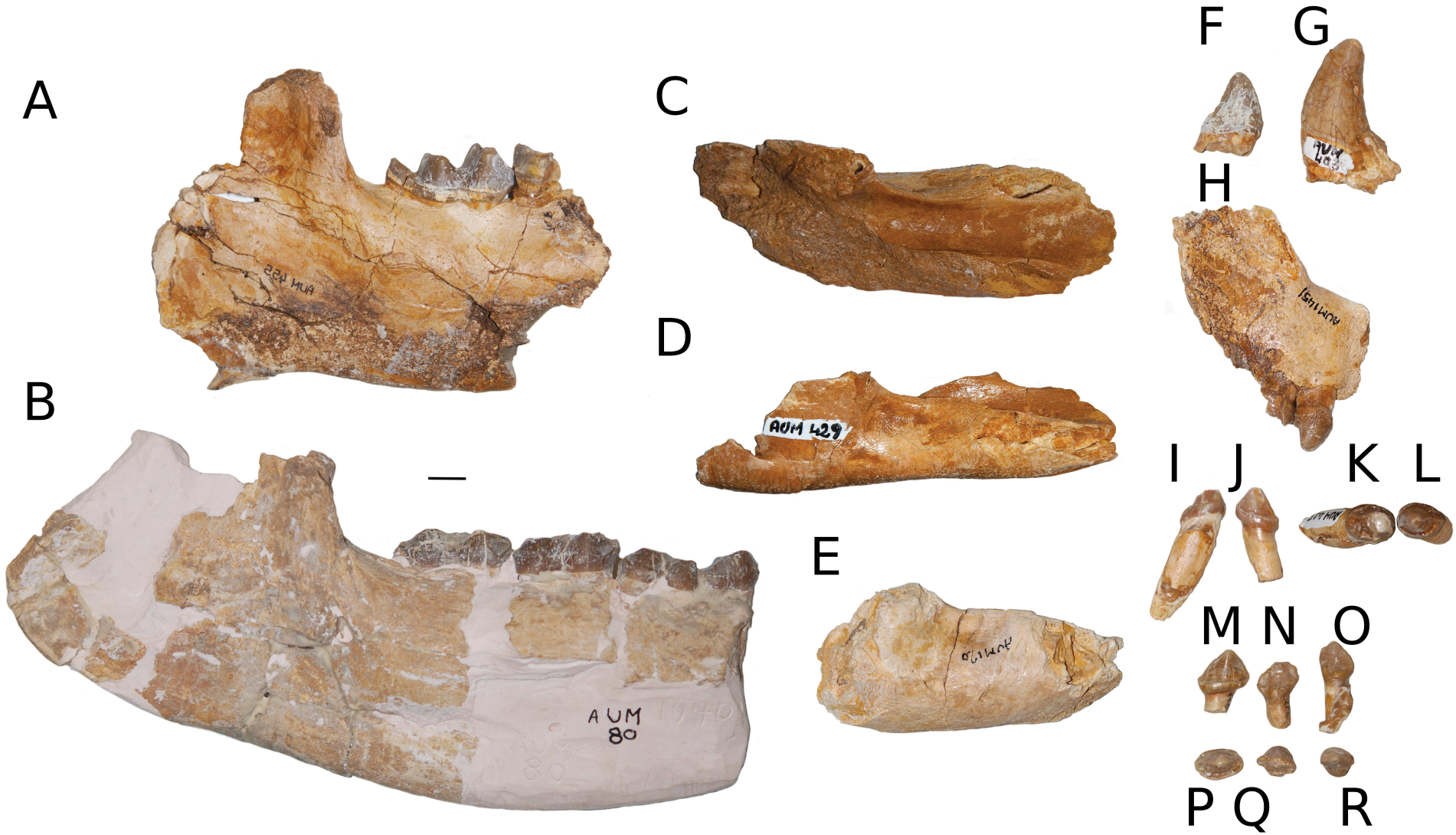

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N
O
P
Q
R
AUM 429
AUM
80

Planche 24. Dents supérieures de *L. leptorhynchum* de Aumelas. A, P2-M1 (UM-AUM453, image miroir) ; B, P3-M3 (UM-AUM454) ; C, P2-P3 (UM-AUM1453) ; D, P2-P3 (UM-AUM72) . E, M1 (UM-AUM290) en vue occlusale ; F, M1 (UM-AUM290) vue mésiale ; G, M1 (UM-AUM119) ; H, M2 (UM-AUM410) ; I, M1-M3 (UM-AUM281) ; J, M3 (UM-AUM418) en vue occlusale ; K, M3 (UM-AUM418) en vue mésiale ; L, dP2-dP4 (AUM415). **Abréviations** : **ep**, endoparacrista ; **hy**, hypocône ; **Pa**, paraconule. Échelle=10mm

Plate 24. Upper teeth of *L. leptorhynchum* of Aumelas. A, P2-M1 (UM-AUM453, reverse) ; B, P3-M3 (UM-AUM454) ; C, P2-P3 (UM-AUM1453) ; D, P2-P3 (UM-AUM72) . E, M1 (UM-AUM290) in occlusal view ; F, M1 (UM-AUM290) in mesial view ; G, M1 (UM-AUM119) ; H, M2 (UM-AUM410) ; I, M1-M3 (UM-AUM281) ; J, M3 (UM-AUM418) in occlusal view ; K, M3 (UM-AUM418) in mesial view ; L, dP2-dP4 (AUM415). **Abbreviations** : **ep**, endoparacrista ; **hy**, hypocone ; **Pa**, paraconule. Scale bar=10mm

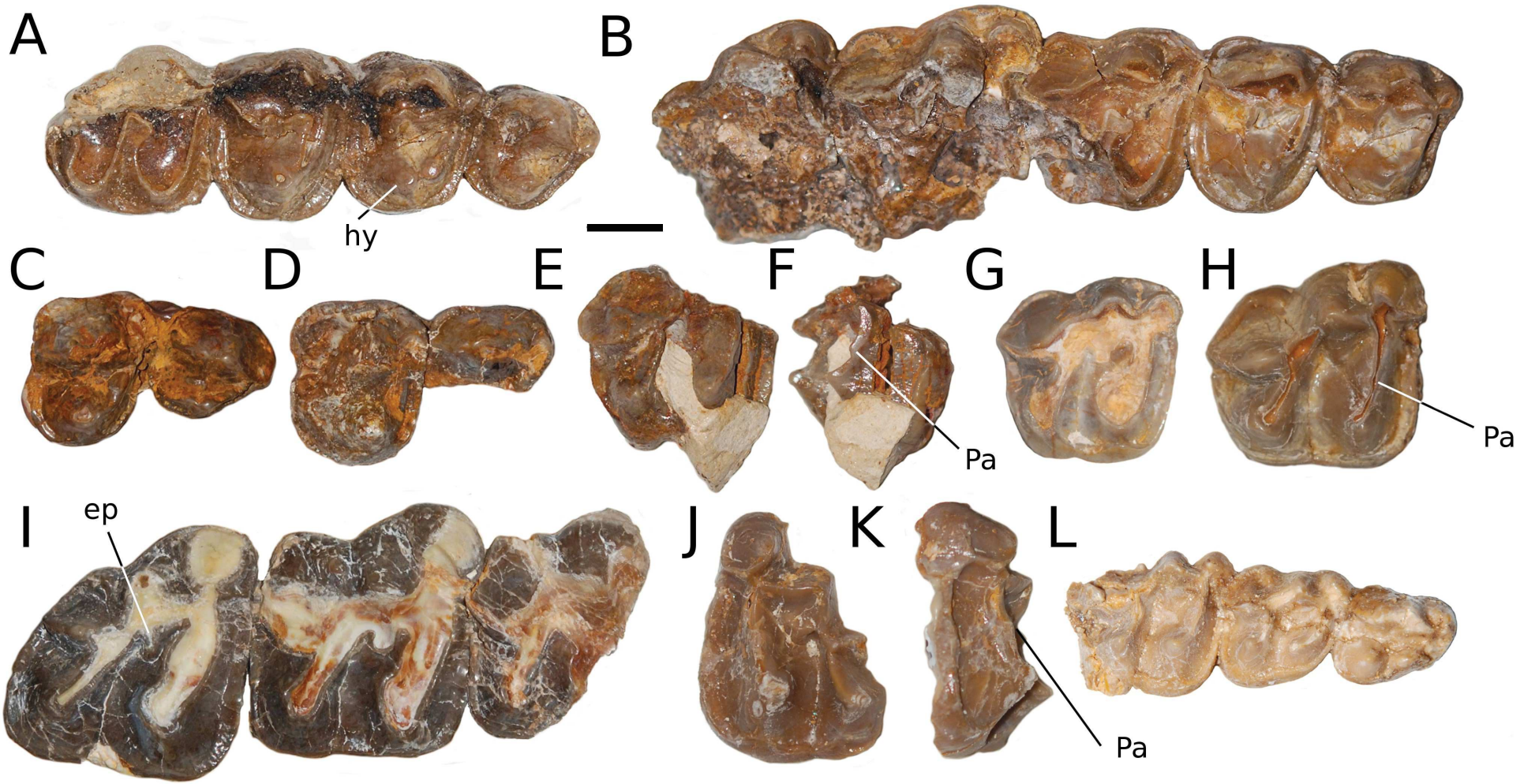

A
hy
B
C
D
E
F
Pa
G
H
Pa
I
ep
J
K
L
Pa

Planche 25. Dents inférieures de *L. leptorhynchum* de Aumelas. A, p2 en vue linguale (UM-AUM278) ; B, p2 en vue linguale (UM-AUM566) ; C, p2 en vue occlusale (UM-AUM278) ; D, p2 en vue occlusale (UM-AUM566) ; E, p3 (UM-AUM269) ; F, p3 (UM-AUM289) ; G, p4 (UM-AUM80) ; H, m1 (UM-AUM286) ; I, m3 (UM-AUM260) ; J, m2-m3 (UM-AUM455) ; K, dp4-m2 (UM-AUM422) ; L, symphyse mandibulaire de spécimen juvénile avec dp2-dp4 (UM-AUM436). M, dp2-m1 de *P.* aff. *leptorhynchum* de Cesseras (CES4224). **Abréviations** : **pa**, paraconide ; **pem**, postectométacristide. Échelle=10mm

Plate 25. Lower teeth of *L. leptorhynchum* of Aumelas. A, p2 in lingual view (UM-AUM278) ; B, p2 in lingual view (UM-AUM566) ; C, p2 in occlusal view (UM-AUM278) ; D, p2 in occlusal view (UM-AUM566) ; E, p3 (UM-AUM269) ; F, p3 (UM-AUM289) ; G, p4 (UM-AUM80) ; H, m1 (UM-AUM286) ; I, m3 (UM-AUM260) ; J, m2-m3 (UM-AUM455) ; K, dp4-m2 (UM-AUM422) ; L, juvenile mandibular symphysis with dp2-dp4 (UM-AUM436). M, dp2-m1 of *P.* aff. *leptorhynchum* of Cesseras (CES4224). **Abbreviations** : **pa**, paraconid ; **pem**, postectometacristid. Scale bar=10mm.

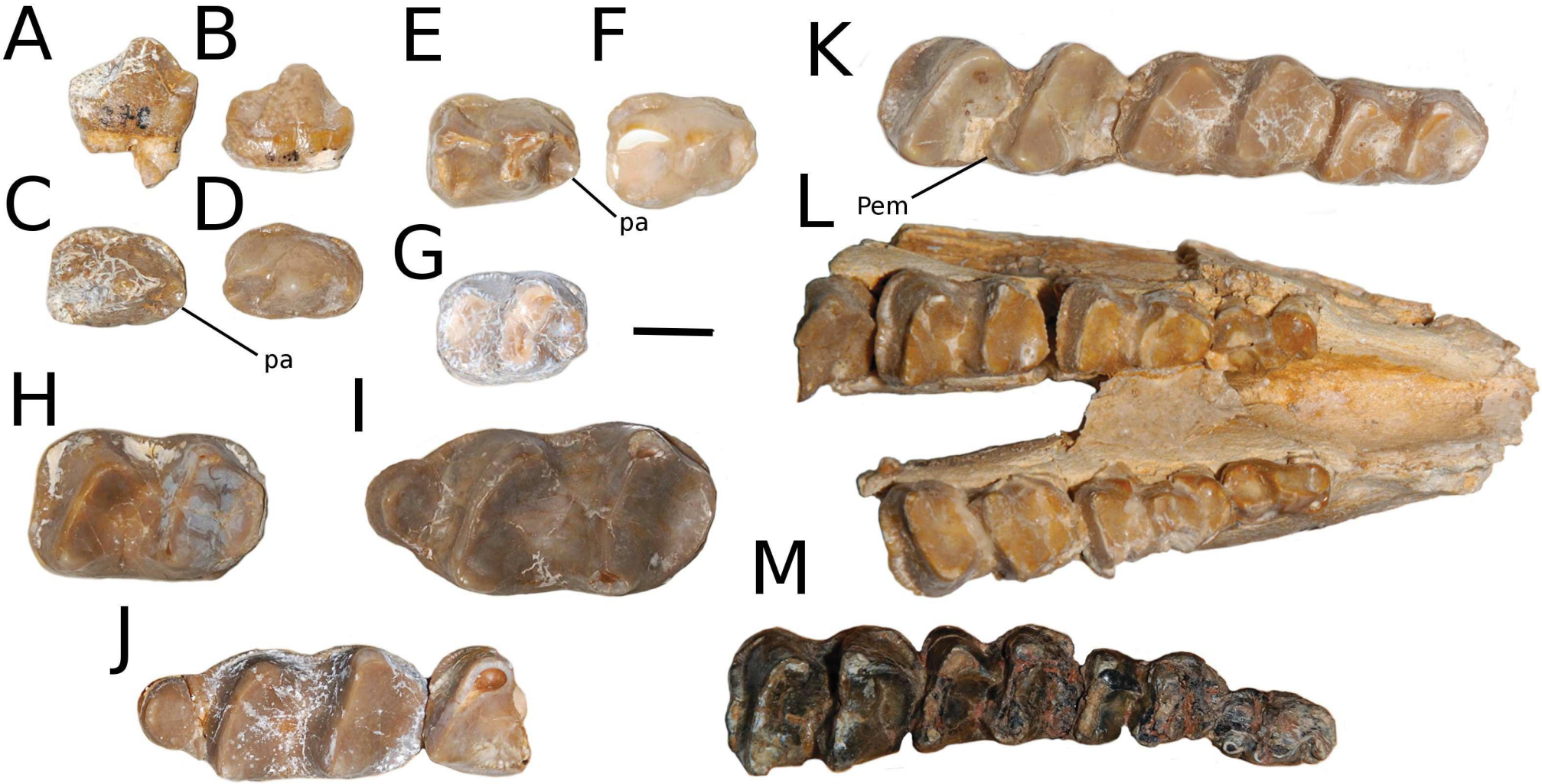

A
B
E
F
K
C
D
pa
pa
Pem
L
G
H
I
M
J

Planche 26. Spécimens de *L*. cf. *leptorhynchum* 1. A, UP.SRT.18.007 du Théron ; B, M1 de La Rouviole 2 (RVL4-3) ; C, M3 de La Rouviole 6 (RVL6-2) ; D, p4-m2 de La Rouviole 4 (RVL4-1) ; E, m1-m2 de La Rouviole 4 (RVL4-2) ; F, m3 de La Rouviole 4 (RVL4-4) ; G, m3 de La Rouviole 6 (RVL6-3) ; H, p2 de La Rouviole 6 (RVL6-4). **Abréviations** : **Pa**, paraconule ; **Pe**, préentocristide ; **Pem**, postectométacristide. Échelle=10mm.

Plate 26. Specimens of *L*. cf. *leptorhynchum* 1. A, UP.SRT.18.007 of the Théron ; B, M1 of La Rouviole 2 (RVL4-3) ; C, M3 of La Rouviole 6 (RVL6-2) ; D, p4-m2 of La Rouviole 4 (RVL4-1) ; E, m1-m2 of La Rouviole 4 (RVL4-2) ; F, m3 of La Rouviole 4 (RVL4-4) ; G, m3 of La Rouviole 6 (RVL6-3) ; H, p2 of La Rouviole 6 (RVL6-4). **Abbreviations** : **Pa**, paraconule ; **Pe**, preentocristid ; **Pem**, postectometacristid. Scale bar=10mm.

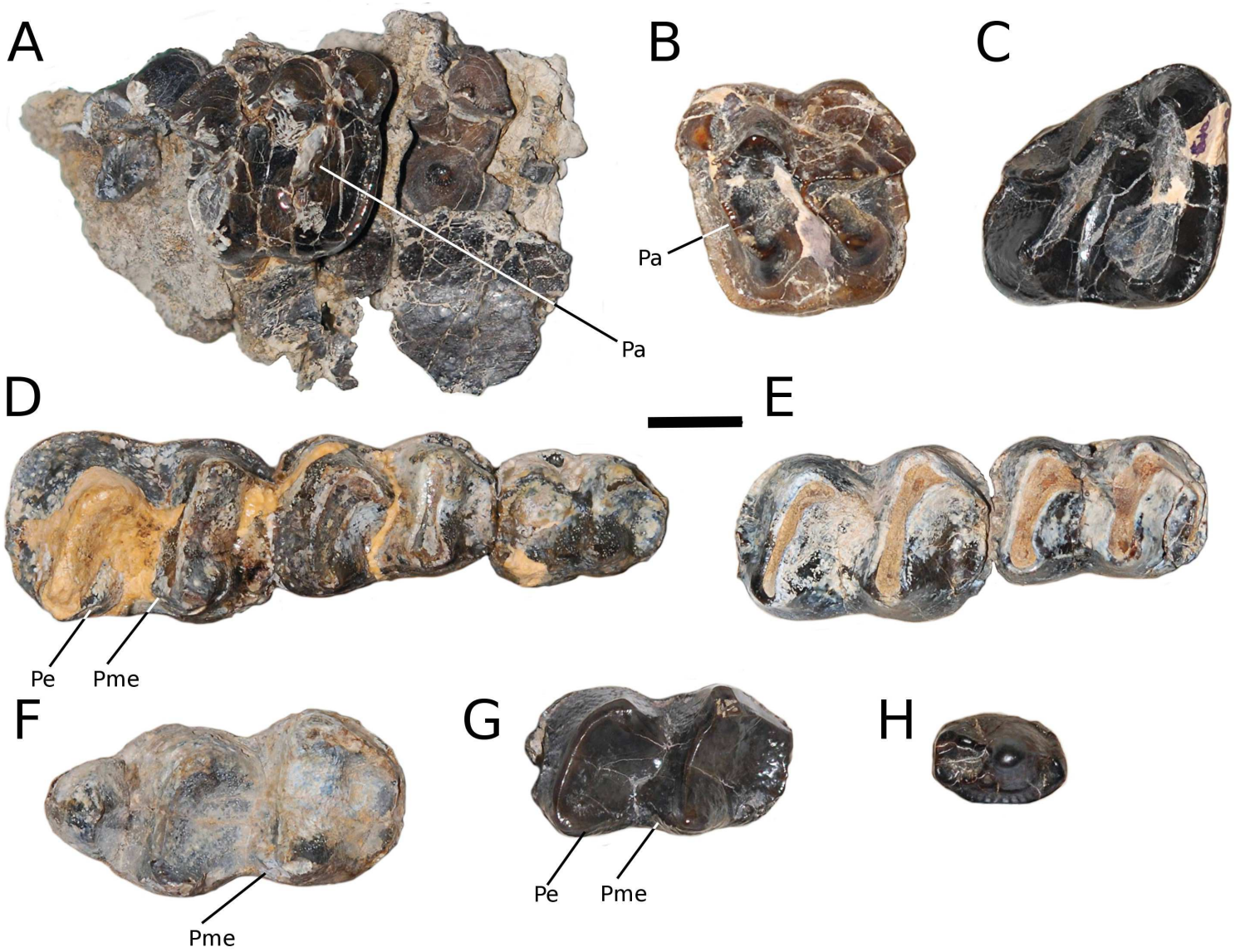

A
Pa
B
Pa
C
D
Pe
Pme
E
F
Pme
G
Pe
Pme
H

Planche 27. Dents supérieures de *L*. cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2. A, maxillaire avec diastème C-P2 et P2-M3 (RVL2-02) ; B, maxillaire C-M2 (RVL2-03, Moulage); C, maxillaire portant la P2-P4 et M2-M3 (RVL2-01, image miroir) ; D, P4 (RVL2-131) ; E, P3 (RVL2-011) ; F, M1 en vue occlusale (RVL2-150) ; G, M1 en vue mésiale (RVL2-150) ; H, M3 en vue occlusale (RVL2-05) ; I, M3 en vue mésiale (RVL2-150) ; J, dP3 (RVL2-58) ; K, dP4 (RVL2-57). **Abréviations** : **Pa**, paraconule ; **Pp**, postprotocrista. Échelle=10mm.

Plate 27. Upper teeth of *L*. cf. *leptorhynchum* 1 of La Rouviole 2. A, maxillar with C-P2 diastema and P2-M3 (RVL2-02) ; B, maxillar with C-M2 (RVL2-03, cast); C, maxillar with P2-P4 and M2-M3 (RVL2-01, reversed) ; D, P4 (RVL2-131) ; E, P3 (RVL2-011) ; F, M1 un occlusal view (RVL2-150) ; G, M1 in mesial view (RVL2-150) ; H, M3 in occlusal view (RVL2-05) ; I, M3 in mesial view (RVL2-150) ; J, dP3 (RVL2-58) ; K, dP4 (RVL2-57). **Abbreviations** : **Pa**, paraconule ; **Pp**, postprotocrista. Scale bar=10mm.

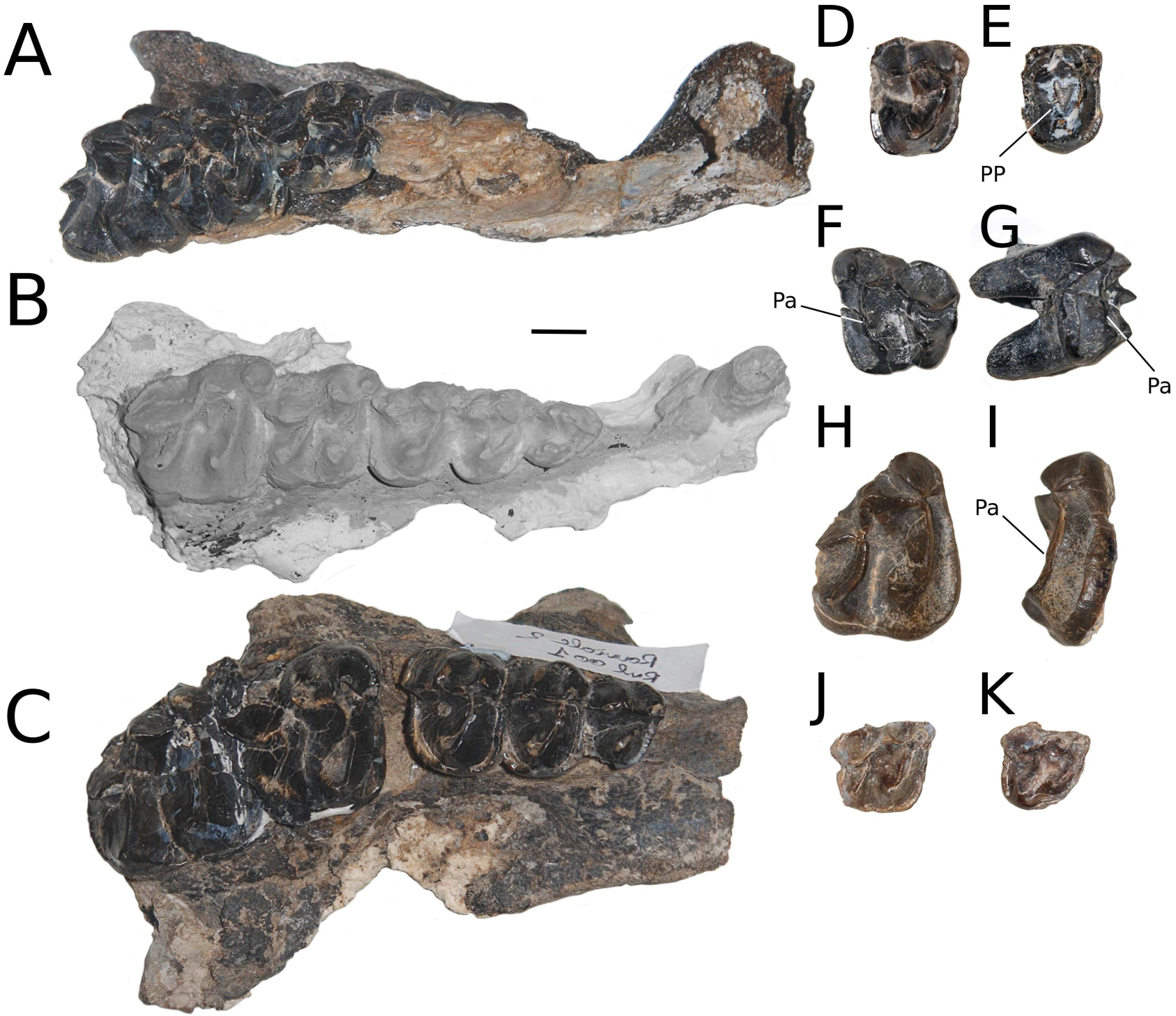

A
B
C
D
E
PP
F
Pa
G
Pa
H
I
Pa
J
K

Planche 28. Dents inférieures de *L*. cf. *leptorhynchum* 1 de La Rouviole 2. A, p3-p4 (RVL2-50) ; B, p2 (RVL2-59, image miroir) ; C, fragment de mandibule i2-p4 (RVL2-47) ; D, m2-m3 (RVL2-13) ; E, m2 (RVL2-134). **Abréviations** : **En**, entoconide ; **Pa**, paraconide ; **Pe**, préentocristide ; **Pem**, postectométacristide. Échelle=10mm.

Plate 28. Lower teeth of *L*. cf. *leptorhynchum* 1 of La Rouviole 2. A, p3-p4 (RVL2-50) ; B, p2 (RVL2-59, reversed) ; C, fragmental mandible with i2-p4 (RVL2-47) ; D, m2-m3 (RVL2-13) ; E, m2 (RVL2-134). **Abbreviations** : **En**, entoconid ; **Pa**, paraconid ; **Pe**, preentocristid ; **Pem**, postectometacristid. Scale bar=10mm.

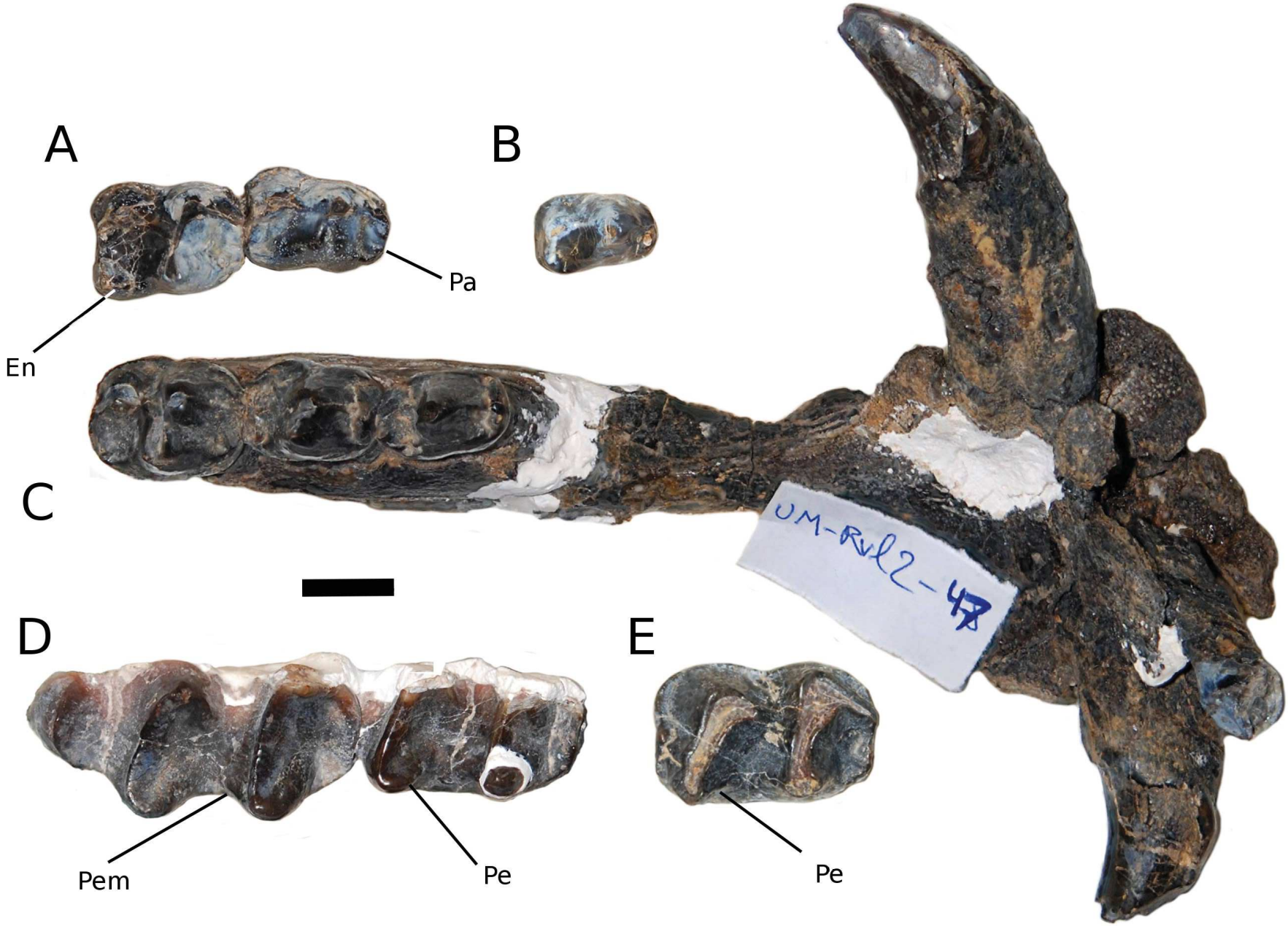

A
B
Pa
En
C
UM-RvL2-4A
D
E
Pem
Pe
Pe

Planche 29. Crâne de *L*. cf. *leptorhynchum* 2 de Naples (Pal035) en A, vue dorsale ; B, vue ventrale Échelle=10mm.

Plate 29. Cranium of *L*. cf. *leptorhynchum* 2 of Naples (Pal035) in A, in dorsal view ; B, in ventral view. Scale bar=10mm.

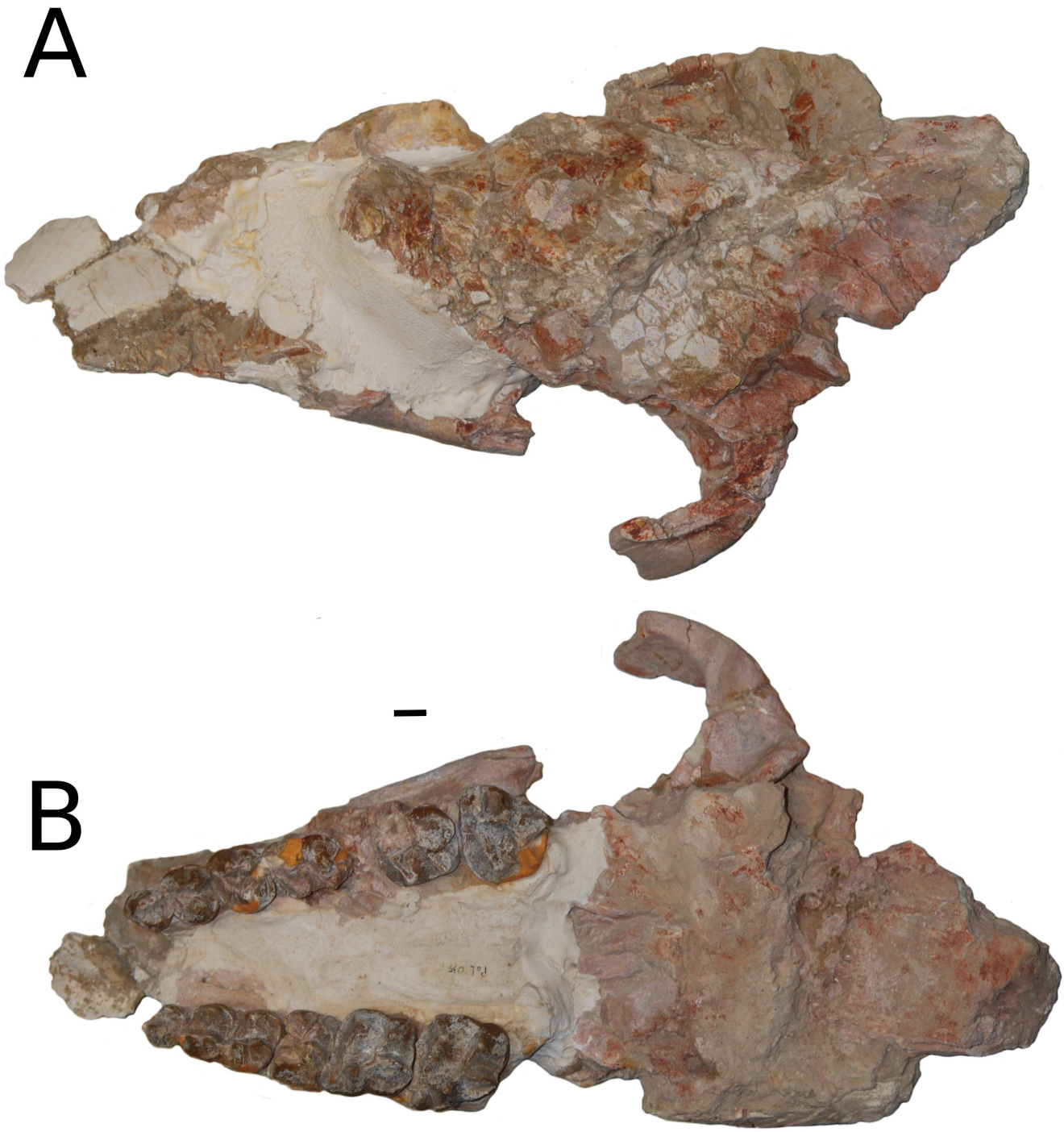

A
B

Planche 30. Mandibules de *L*. cf. *leptorhynchum* 2 de Naples. A, Pal009 en vue latérale ; B, Pal009 en vue dorsale ; C, Pal008 en vue latérale. Échelle=10mm.

Plate 30. Mandibles of *L*. cf. *leptorhynchum* 2 of Naples. A, Pal009 in lateral view ; B, Pal009 in dorsal view ; C, Pal008 in lateral view. Scale bar=10mm.

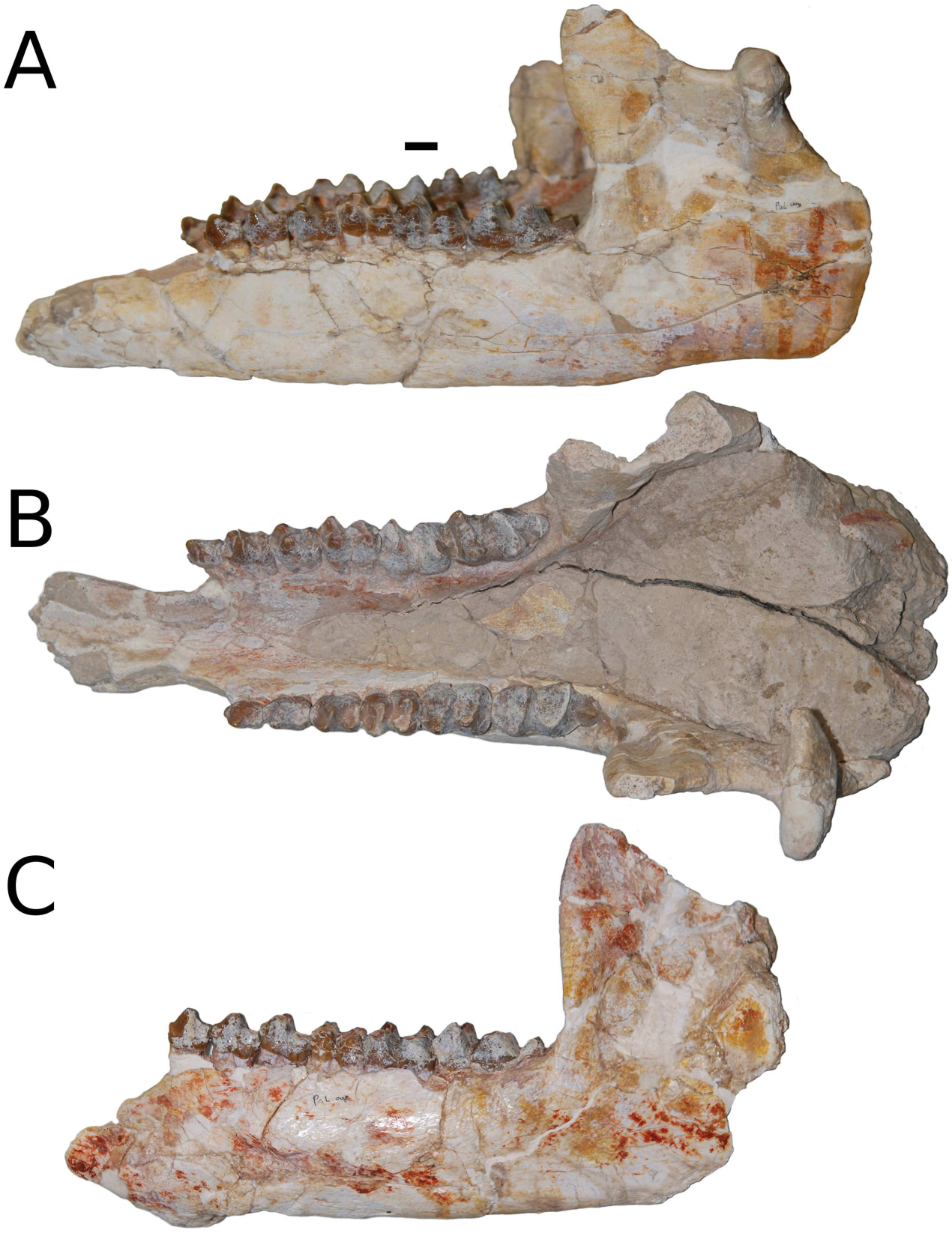

A
B
C

Planche 31. Dents supérieures et incisives-canines de *L*. cf. *leptorhynchum* 2 de Naples. A, P2-M3 (Pal035) ; B, P3-M3 (Pal034) ; C, P2-M3 (Pal033) ; D, P2 (Pal045) ; E, P4 (Pal044) ; F, M1 (Pal039) ; G, M3 (Pal037) ; H, incisive supérieure (Pal058) ; I, incisive inférieures (Pal50) ; J, i2 (Pal57) ; K, canine de femelle (Pal061) ; L, canine de mâle (Pal49) ; M, canine inférieure de mâle (Pal047). **Abréviations** : **Hy**, hypocône, **Pa**, paraconule ; **Pn**, encoche sur la préprotocrista ; Hy, hypocône. Échelle=10mm.

Plate 31. Upper teeth and incisors-canines of *L*. cf. *leptorhynchum* 2 of Naples. A, P2-M3 (Pal035) ; B, P3-M3 (Pal034) ; C, P2-M3 (Pal033) ; D, P2 (Pal045) ; E, P4 (Pal044) ; F, M1 (Pal039) ; G, M3 (Pal037) ; H, upper incisor (Pal058) ; I, lower incisor (Pal50) ; J, i2 (Pal57) ; K, female canine (Pal061) ; L, male canine (Pal49) ; M, lower male canine (Pal047). **Abbreviations** : **Hy**, hypocone, **Pa**, paraconule ; **Pn**, notch on the preprotocrista ; Hy, hypocone. Scale bar=10mm.

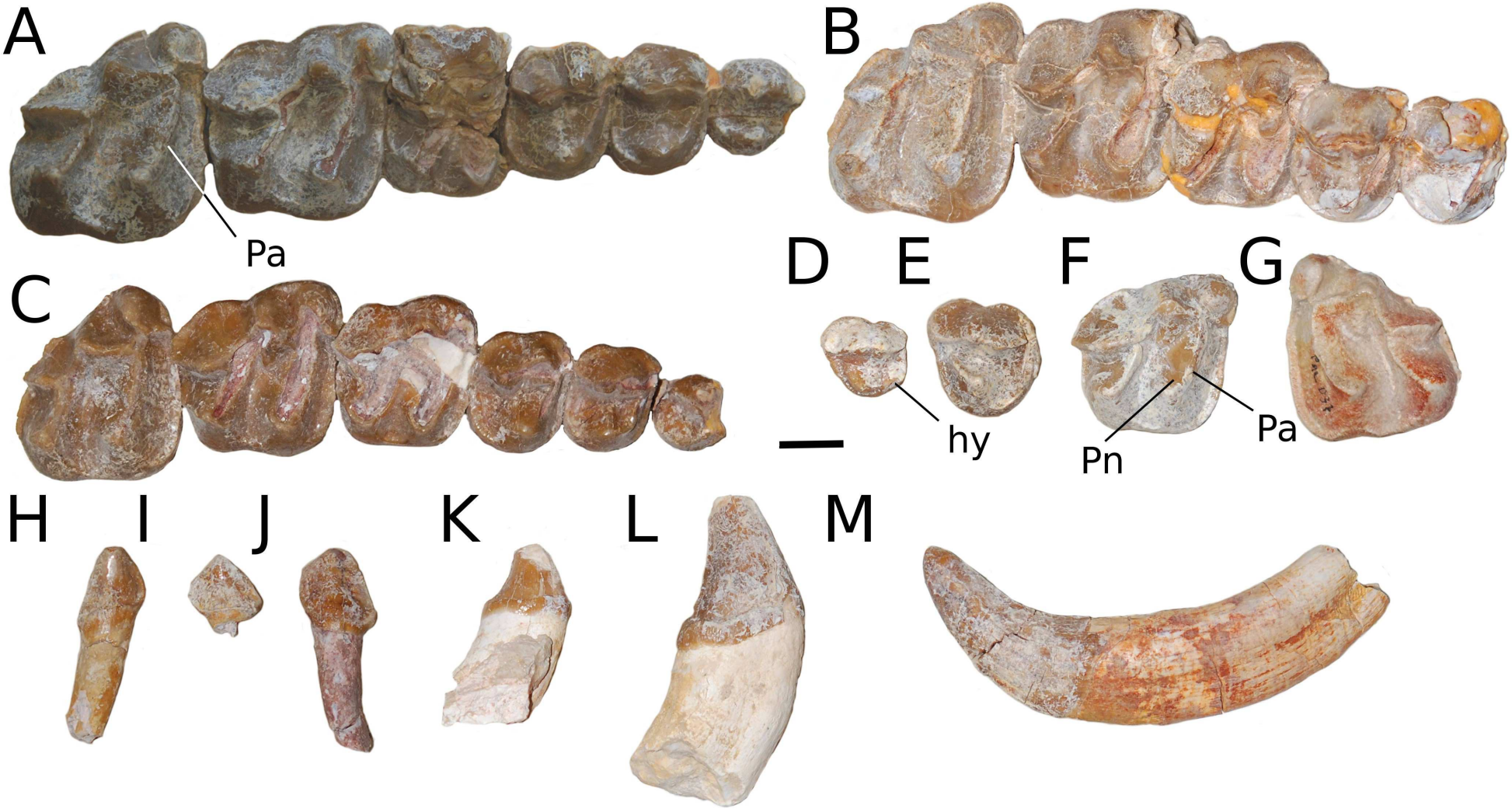

A
Pa
B
C
D
E
hy
F
Pn
Pa
G
H
I
J
K
L
M

Planche 32. Dents inférieures de *L*. cf. *leptorhynchum* 2 de Naples. A, p2-m3 (Pal008) ; B, p2 en vue occlusale (Pal030, image miroir) ; C, p2 en vue linguale (Pal030) ; D, p2 en vue occlusale (Pal031) ; E, p2 en vue linguale (Pal031) ; F, p2 en vue occlusale (Pal028) ; G, dp4 (Pal22, image miroir) ; H, dp3 ; I, p3 (Pal26, image miroir) ; J, p3 (Pal25) ; K, p4 (Pal11) ; L, m2-m3 (Pal10) ; M ; m3 (Pal13), N, m3 en vue occlusale (Pal16) ; O, m3 en vue linguale. **Abréviations** : **En**, entoconide ; **Pa**, paraconide ; **Pem**, postectométacristide. Échelle=10mm.

Plate 32. Lower teeth of *L*. cf. *leptorhynchum* 2 of Naples. A, p2-m3 (Pal008) ; B, p2 in occlusal view (Pal030, reversed) ; C, p2 in lingual view (Pal030) ; D, p2 in occlusal view (Pal031) ; E, p2 in lingual view (Pal031) ; F, p2 in occlusal view (Pal028) ; G, dp4 (Pal22, reversed) ; H, dp3 ; I, p3 (Pal26, reversed) ; J, p3 (Pal25) ; K, p4 (Pal11) ; L, m2-m3 (Pal10) ; M ; m3 (Pal13), N, m3 in occlusal view (Pal16) ; O, m3 un lingual view. **Abbreviations** : **En**, entoconid ; **Pa**, paraconid ; **Pem**, postectometacristid. Scale bar=10mm.

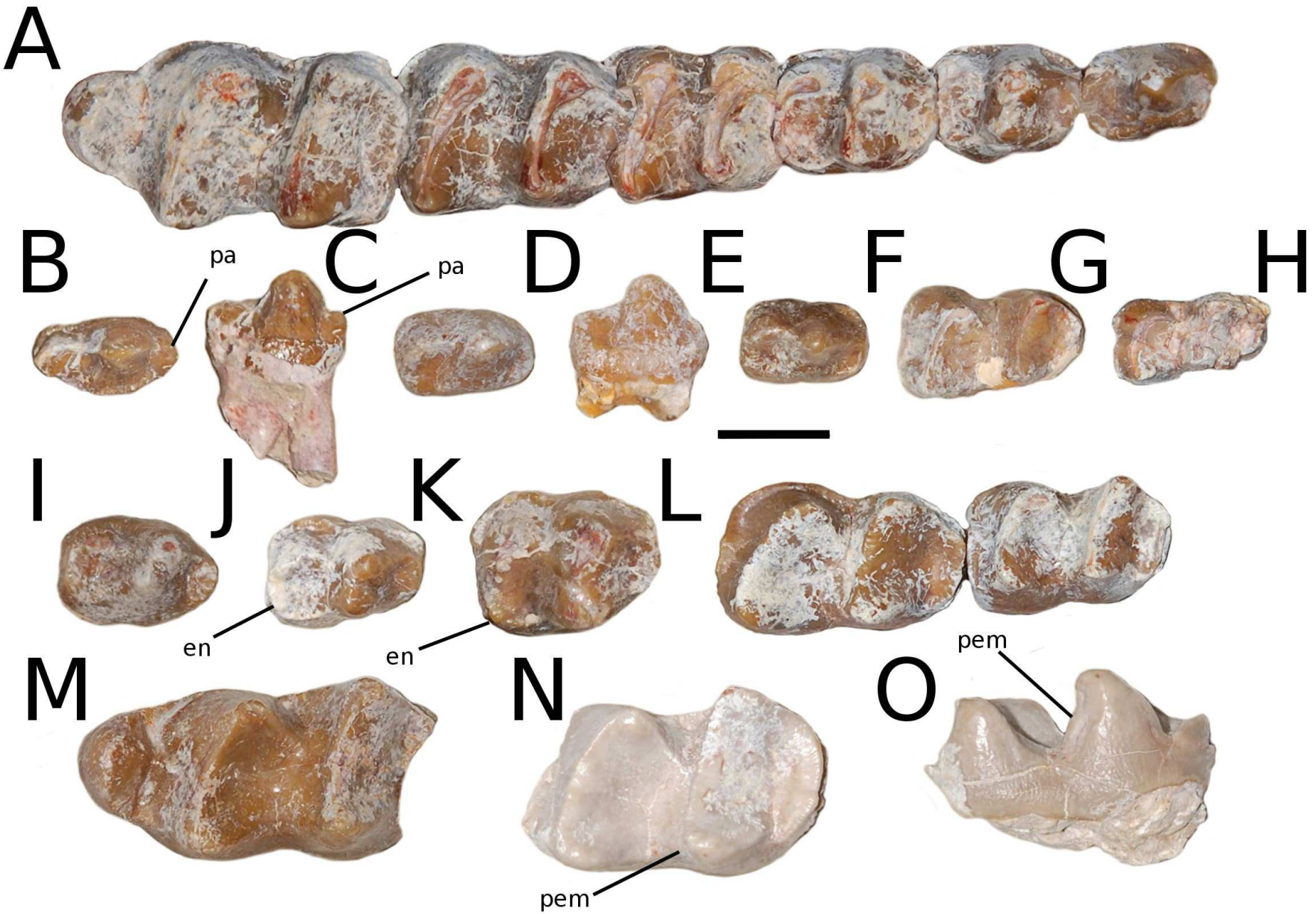

A
B
pa
C
pa
D
E
F
G
H
I
J
en
K
en
L
M
N
pem
O
pem

Planche 33. Dents de *L*. cf. *leptorhynchum* 2 de Mas de Gimel. A, P2 (UM MGL531) ; B, P3 (UM MGL532) ; C, P3 (UM MGL533) ; D, M1 (UM MGL518) ; E, M2 (UM MGL538) ; F M3 (UM MGL535) ; G, molaire inférieure (UM MGL521) ; F, fragment de m3 (UM MGL522). Échelle=10mm.

Plate 33. Teeth of *L*. cf. *leptorhynchum* 2 of Mas de Gimel. A, P2 (UM MGL531) ; B, P3 (UM MGL532) ; C, P3 (UM MGL533) ; D, M1 (UM MGL518) ; E, M2 (UM MGL538) ; F M3 (UM MGL535) ; G, lower molar (UM MGL521) ; F, fragmental m3 (UM MGL522). Scale bar=10mm.

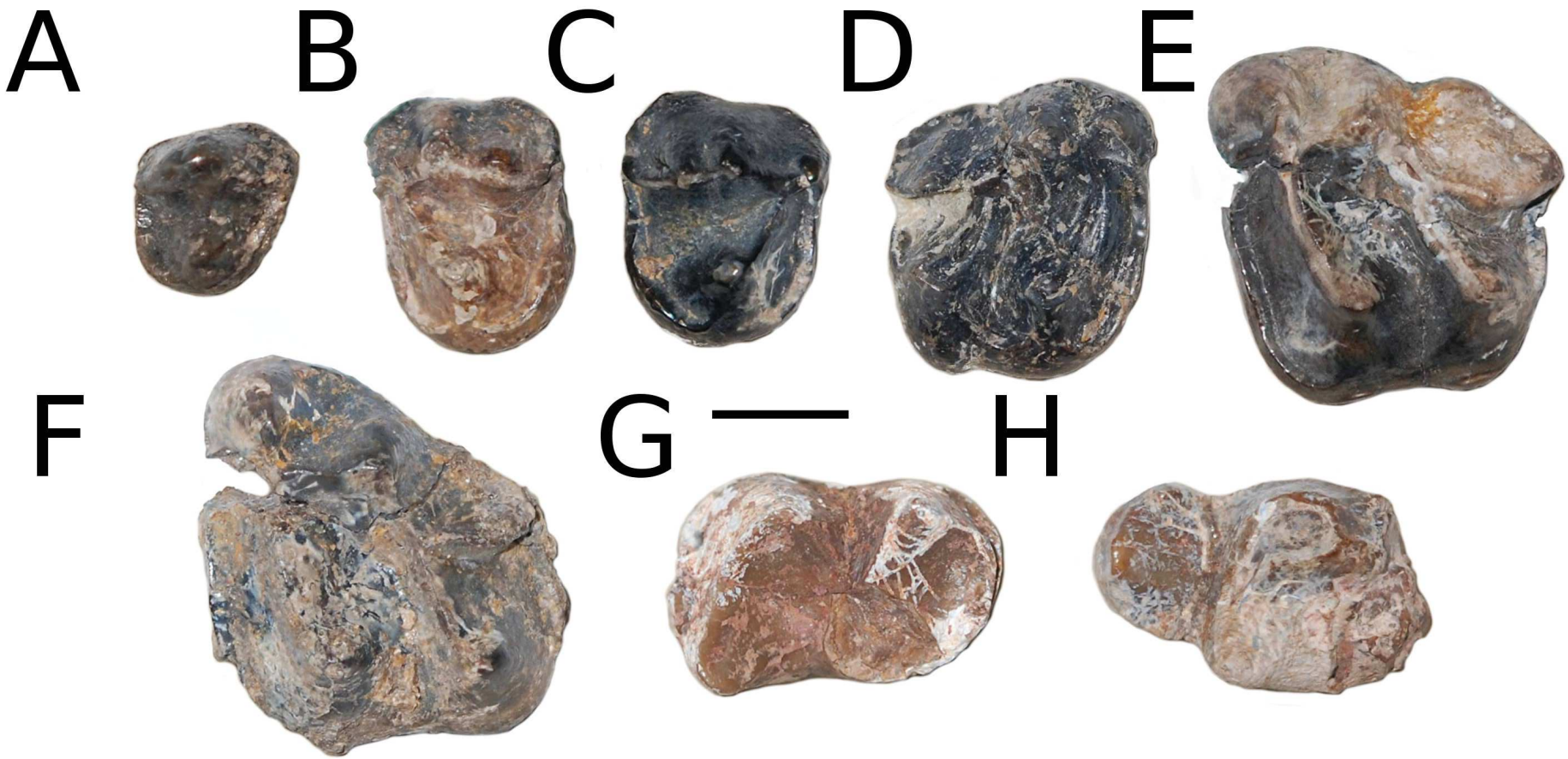

A
B
C
D
E
F
G
H

Planche 34. Crâne du *L. tapirotherium* de Saint Martin de Londres (UM-SMF180) en A, vue ventrale et B, vue rapproché de la région auditive. **Abréviations** : **et**, ectotympanique ; **gc**, cavité glénoïde ; **fac** ; foramen antérieur du canal alisphénoïde ; **fo** ; foramen ovale ; **fl** ; foramen laceratum ; **p**, pétreux ; **pgp**, processus post-glénoïde ; **ptp** ; processus post-tympanique. Échelle=10mm.

Plate 34. Cranium of *L. tapirotherium* of Saint Martin de Londres (UM-SMF180) in A, ventral view and B, close-up of the auditive region. **Abbreviations** : **et**, ectotympanic ; **gc**, glenoid cavity ; **fac** ; anterior opening of the alisphenoid canal ; **fo** ; oval foramen ; **fl** ; foramen laceratum ; **p**, petrosal; **pgp**, postglenoid process ; **ptp** ; posttympanic process. Scale bar=10mm.

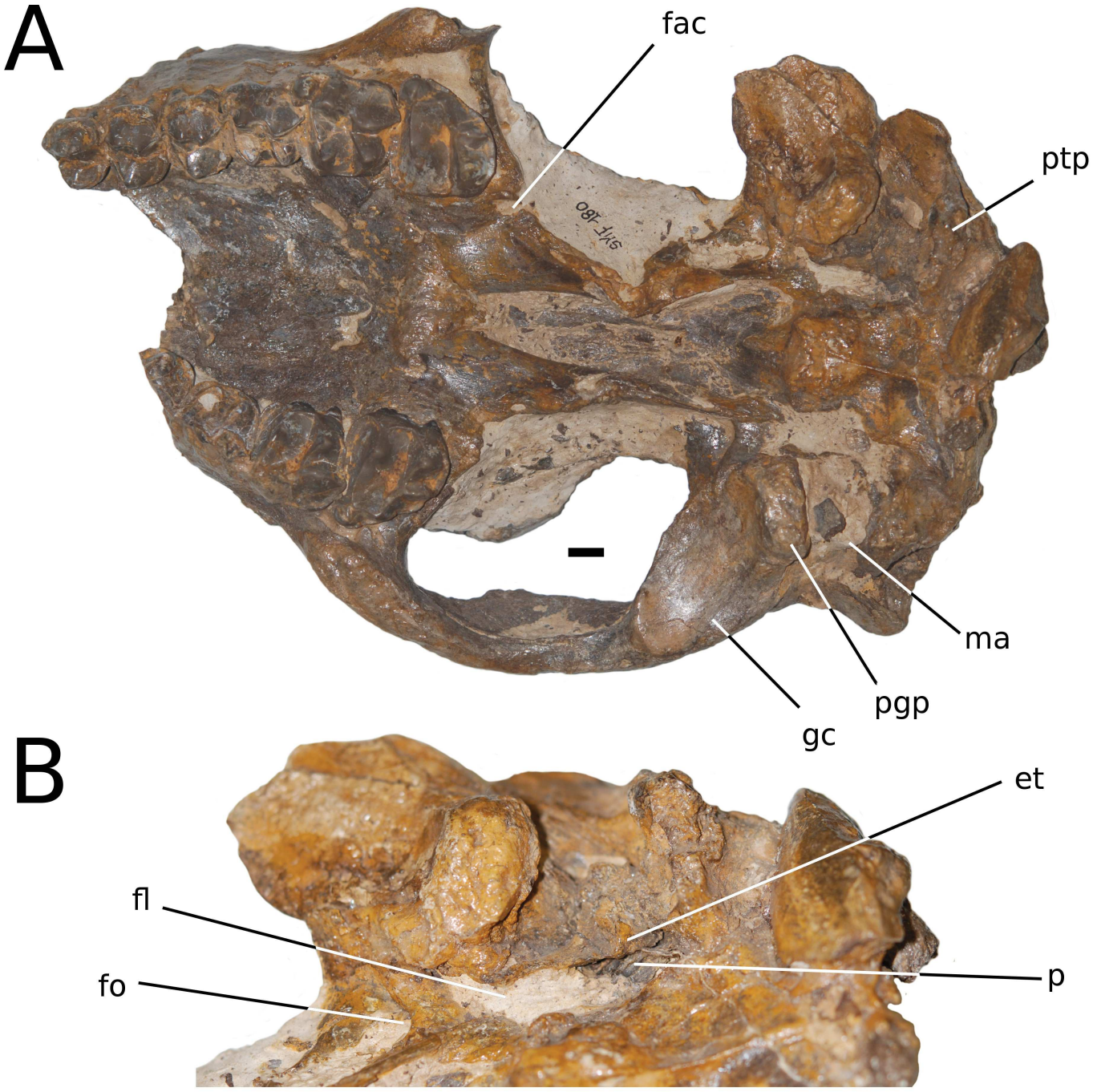

A
fac
ptp
ma
pgp
gc
B
et
fl
fo
p

Planche 35. Matériel dentaire de Saint Martin de Londres. A, P2-M3 (UM-SMF180) ; B, P4 (UM-SMF93) ; C, M2 (UM-SMF212) ; D, dP2 (UM-SMF95) ; E, dp (UM-SMF96) ; F, p2 (UM-SMF223) ; G, p3 (UM-SMF220) ; H, P2-P3 de *Lophiodon*. sp. F (UM-SMF71) ; I, m1 (UM-SMF217) ; J, m3 (UM-SMF215) ; K, canine (UM-SMF213). Échelle=10mm.

Plate 35. Dental material of Saint Martin de Londres. A, P2-M3 (UM-SMF180) ; B, P4 (UM-SMF93) ; C, M2 (UM-SMF212) ; D, dP2 (UM-SMF95) ; E, dp (UM-SMF96) ; F, p2 (UM-SMF223) ; G, p3 (UM-SMF220) ; H, P2-P3 de *Lophiodon*. sp. F (UM-SMF71) ; I, m1 (UM-SMF217) ; J, m3 (UM-SMF215) ; K, canine (UM-SMF213). Scale bar=10mm.

K
A
B
C
D
E
F
G
H
I
J

Figure 36. Les lophiodontidés indéterminés du sud de la France. A, P3-P4 de *L*. sp. B (LCB-1) ; N, Palais portant P2-M3 et P3-M3 de *L*. sp. C (LMG-1) ; C, P3 de *L*. sp. C (LMG-4) ; D, P2 de *L*. sp. B (LCB-10) ; E, P2 de *L*. sp. C (LMG5) ; F, M2 de *L*. sp. C (LMG3) ; G, m3 de *L*. sp. C (LMG-2) ; H, incisive de *L*. sp. B (LCB-9) en vue occlusale ; I, incisive de *L*. sp. B (LCB-9) en vue linguale ; J, phalange en vue crâniale de *L*. sp. B (LCB-8) ; K, phalange en vue caudale de *L*. sp. B (LCB-8) ; L, M3 de *L*. sp. E (UM-LLN30) ; M, m2 de *L*. sp. D (UM-MTP03) ; N, p3 de *L*. sp. A (RVL2-24). Échelle=10mm.

Figure 36. Indeterminate lophiodontids of South France. A, P3-P4 of *L*. sp. B (LCB-1) ; N, Palate with P2-M3 and P3-M3 of *L*. sp. C (LMG-1) ; C, P3 of *L*. sp. C (LMG-4) ; D, P2 of *L*. sp. B (LCB-10) ; E, P2 of *L*. sp. C (LMG5) ; F, M2 of *L*. sp. C (LMG3) ; G, m3 of *L*. sp. C (LMG-2) ; H, incisor of *L*. sp. B (LCB-9) in occlusal view ; I, incisor of *L*. sp. B (LCB-9) in lingual view ; J, phalanx in cranial view de *L*. sp. B (LCB-8) ; K, phalanx in caudal view of *L*. sp. B (LCB-8) ; L, M3 of *L*. sp. E (UM-LLN30) ; M, m2 of *L*. sp. D (UM-MTP03) ; N, p3 of *L*. sp. A (RVL2-24). Scale bar=10mm.

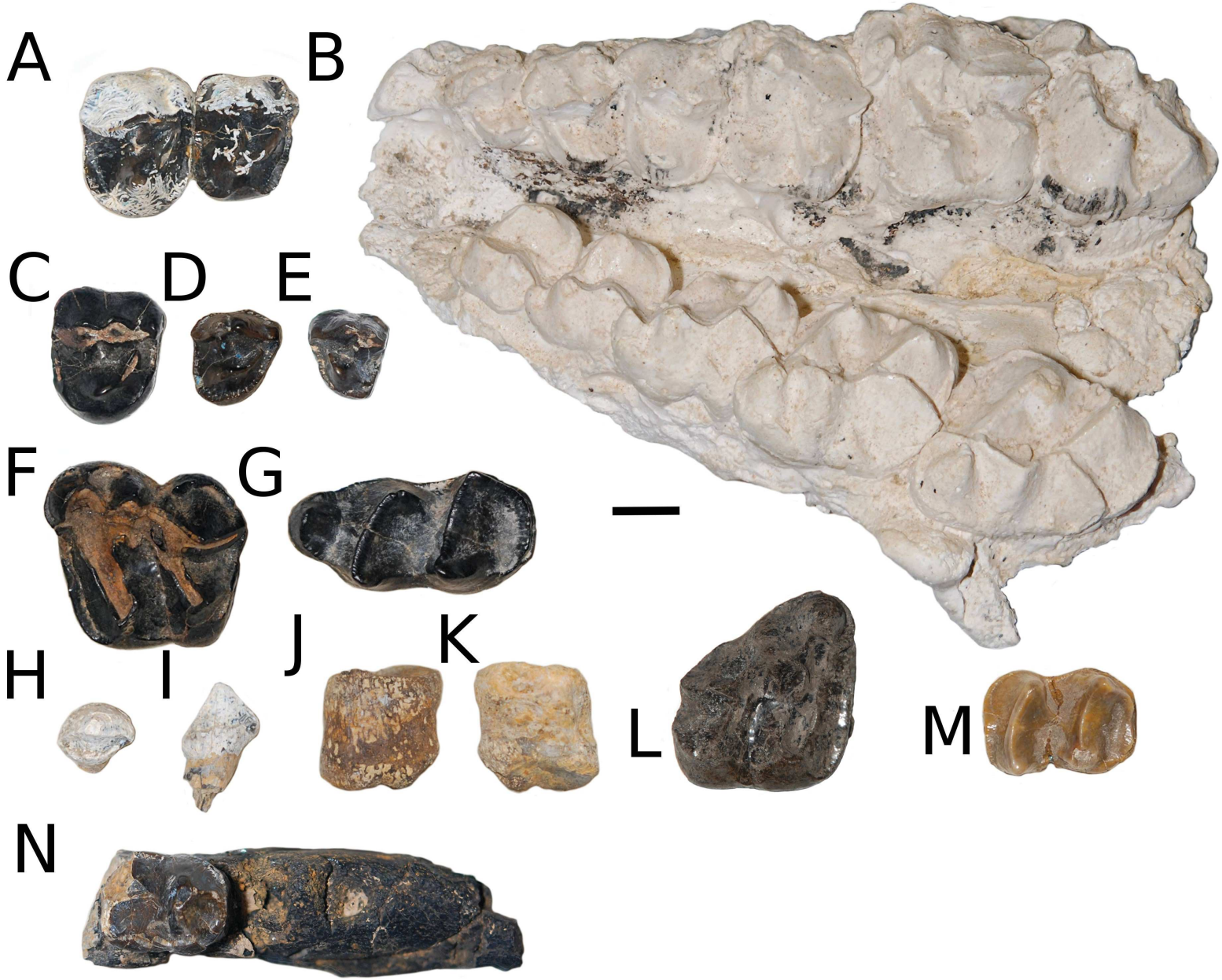
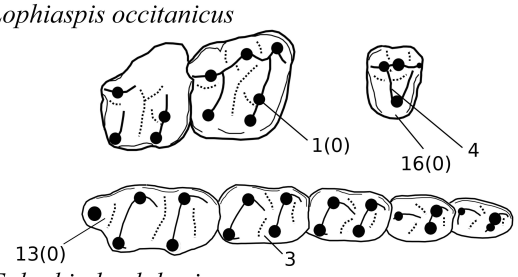

A
B
C
D
E
F
G
H
I
J
K
L
M
N

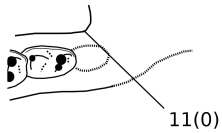
Planche 37. Diagnose graphique des lophiodontidés fini Yprésien-début Lutétien d'Occitanie.

Plate 37. Graphic diagnosis of the late Ypresian-early Lutetian lophiodontids of the Occitanie region

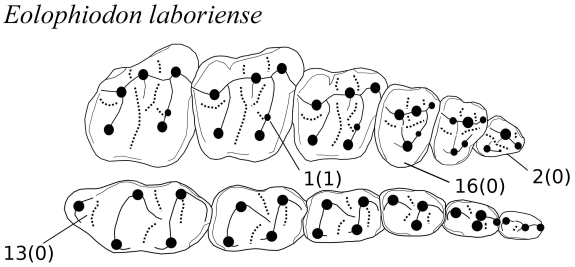
1. Paraconule
   (0) : Présent, de grande taille/Present, big
   (1) : Présent, de taille modérée/Present, moderate
   (2) : Parfois présent, de petite taille/Present, small
   (3) : Absent/Absent
2. Forme de la P2/Form of P2
   (0) Petite, comprimée labio-lingualement et protocône déplacé distalement, sans contact entre la préprotocrista et l'ectolophe/Small and labiolingualy constrained, with distaly placed protocone and absence of contact between the preprotocrista and the ectoloph
   (1) Triangulaire et sans contact entre la préprotocrista et l'ectolophe/Triangular, without contact between the preprotocrista and the ectoloph
   (2) Large, quadrangulaire avec un contact entre la préprotocrista et l'ectolophe/Broad, quadrangular with contact betaween the preprotocrista and the ectoloph
3. Absence de postectométacristide/Absence of postectometacristide
4. Présence de postprotocrista rejoignant l'ectolophe/Postprotocrista contact the ectoloph
5. Forme de la dP2/Form of dP2
   (0) Triangulaire ou sub-triangulaire/Triangular or subtriangular
   (1) Quadrangulaire ou sub-quadrangulaire/Quadrangular or subquadrangular
6. Nombre de cuspides labiales sur la dP2/Number of labial cusp on dP2
   (0) Une/One
   (1) Deux/Two
7. Forme de la dP3/Form of dP3
   (0) Triangulaire ou sub-triangulaire/Triangular or subtriangular
   (1) Quadrangulaire ou sub-quadrangulaire/Quadrangular or subquadrangular
8. Présence d'un métaconide sur la dp2/Presence of metaconide of the dp2
9. Postectométacristide sur la dp3/Postectometacristid on the dp3
   (0) Présente/Present
   (1) Absente/Absent
10. Symphyse mandibulaire/Mandibular symphysis
   (0) Longue et peu haute dorso-ventralement/Long rostronucally and thin dorsoventrally
   (1) Longue, plus épaisse dorso-ventralement/Long rostronucally and broad dorsoventrally
   (2) Symphyse courte et haute dorso-ventralement/Symphysis short and broad dorsoventrally
11. Extrémité de la symphyse mandibulaire/End of the mandibular symphysis
   (0) Au niveau de la p2/At the p2
   (1) Plus nucale que la p2/After the p2
12. Alignement des incisives inférieures/Position of the lower incisors
   (0) Incisives alignées transversalement/Transversally aligned
   (1) Incisives alignées rostro-nucalement/Rostronucally aligned
13. Préhypocristulide/Prehypocristulid
   (0) Absente/Absente
   (1) Polymorphe/Polymorphic
   (2) Présente/Present
14. Préhypocristide haute/High prehypocristid
15. Prémolaires supérieures de grande taille/Broad upper premolars
16. Épaisseur du cingulum lingual des prémolaires supérieurs/Thickness of the lingual cingulum on upper prémolars
   (0) Peu épais, interrompu sous les cuspides linguales/Thin, discontinuous under the lingual cusps
   (1) Épais, non interrompu sous les cuspides linguales/ Thick, discontinuous under the lingual cusps.

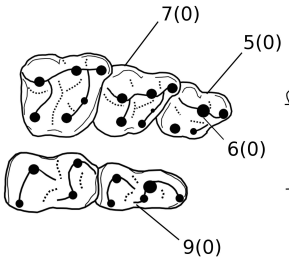
Lophiaspis occitanicus

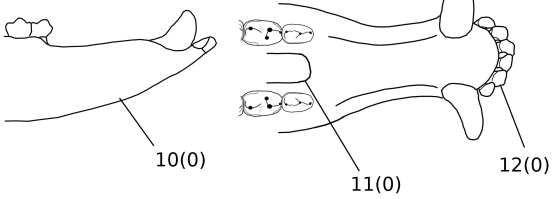




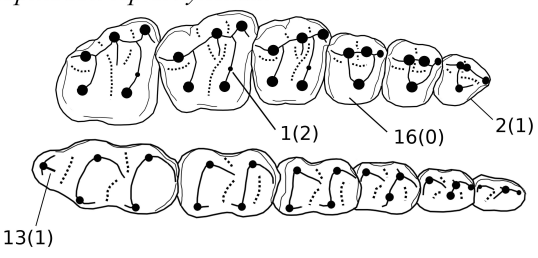
Eolophiodon laboriense

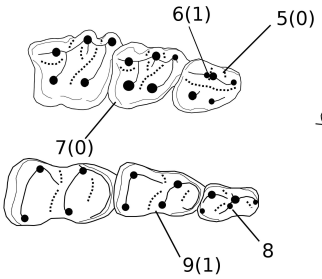


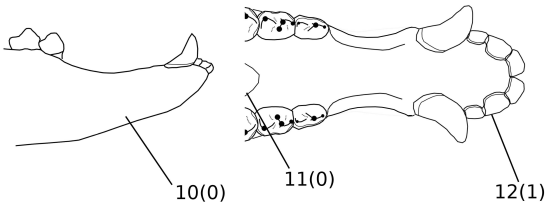




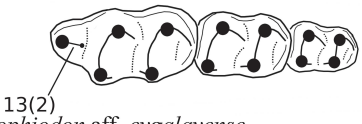
Lophiodon leptorhynchum



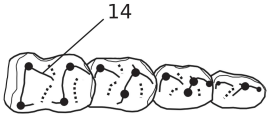


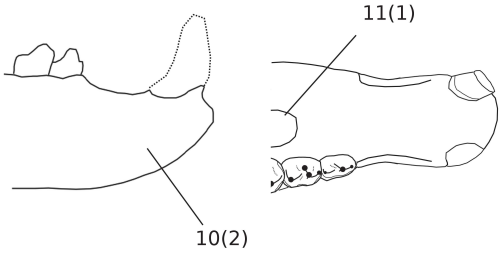


Lophiodon glandicus

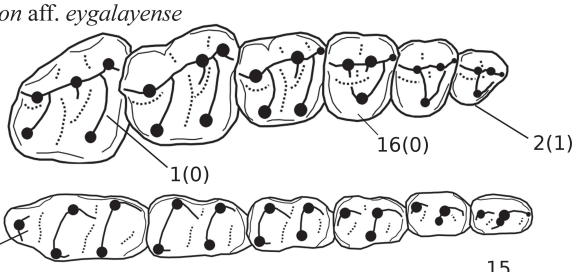


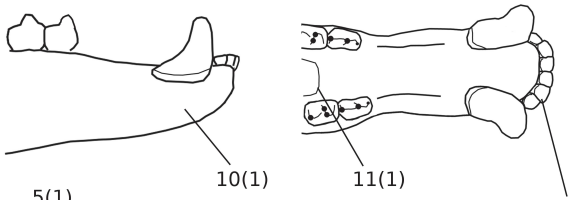
Lophiodon compactus



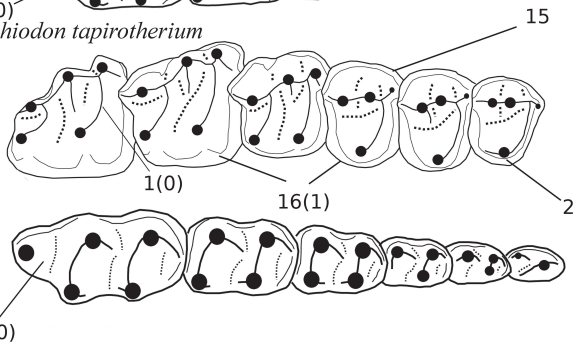


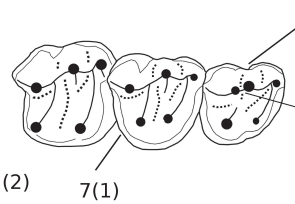
Lophiodon aff. *eygalayense*

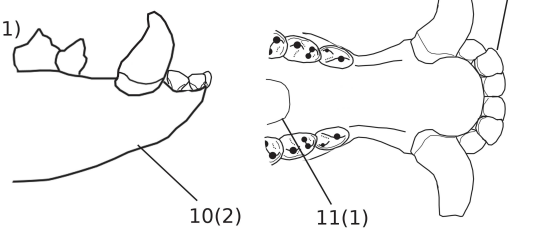




Lophiodon tapirotherium







ANNEXES

ANNEXE – 1 Liste des taxons par localités identifiés avant cette étude

Tableau 1. Liste des espèces de lophiodontidés dans les localités européennes/List of lophiodontids species in european localities

Taxons	Localité	Géographie	Age	Réference
Lophiaspis maurettei	Palette	France, Bouches du Rhône	MP7	Depéret, 1907
	Silveirinha	Portugal	MP7	Estravis, 1992
	Mutigny	France, Marnes	MP8+9	Savage et al., 1966
	Les Saleres	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
Lophiaspis baicherei	Bagnoles	France, Aude	MP8+9-MP10	Depéret, 1910
	El Mas de Montayana	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
Lophiaspis occitanicus	Mas de Piquet	France, Hérault	MP10	Roman & Gennevaux 1907; Depéret, 1910
	Issel	France, Aude	MP11?	Cuvier, 1822; Filhol, 1888
	Conques-sur-Orbiel	France, Aude	MP15?	Depéret, 1921
	Laures de Minervois	France, Aide	MP15?	Depéret, 1921
	La Livinière 1	France, Aude	MP15?	Depéret 1921
Eolophiodon laboriense	La Borie	France, Aude	MP8+9	Robinet et al., 2015
Lophiodon corsaensis	Corsà (0)	Espagne	MP8+9?	Checa Soler, 1997
	Les Saleres	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
	Corsa inferior	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
Lophiodon baroensis	Corsà III	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
	La Roca	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
	Mas de Faro	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
	Corsà inferior	Espagne	MP10	Checa Soler, 1997
	Sant Miquel	Espagne	MP10	Antunes et al., 1997
	Corral de l'andreu sud IV	Espagne	MP10	Antunes et al., 1997
	Costa de baro	Espagne	MP10	Antunes et al., 1997
Lophiodon remense	Grauves	France, Marnes	MP10	Savage et al., 1966
	Mancy	France, Marnes	MP10	Savage et al., 1966
	Cuis	France, Marnes	MP10	Savage et al., 1966
	Chavot	France, Marnes	MP10	Savage et al., 1966

	Monthelon	France, Marnes	MP10	Savage et al., 1966
	Mont Bernon	France, Marnes	MP10	Savage et al., 1966
	Les Echelles	France, Savoie	MP10	Kilian, 1889
	Sablières d'Oosterzele et Balegem	Belgique	MP10	Smith et al., 2004
	Geiseltal unterkohle	Allemagne, Saxe	MP11	Fischer, 1977
	Geiseltal untere mittelkohle	Allemagne, Saxe	MP12	Fischer, 1977
	Geiseltal obere mittelkohle	Allemagne, Saxe	MP13	Fischer, 1977
Lophiodon eygalayense	Eygalaye	France, Drôme	MP10-MP11	Labarrère et Montenat, 2011
Lophiodon medium	Argenton sur creuse	France, Indre	MP11	Cuvier, 1822
Lophiodon tapirotherium	Mas de Piquet	France, Hérault	MP10	Hartenberger et al., 1969
	Issel	France, Aude	MP11?	Cuvier, 1822; Filhol, 1888
	Bouxwiller	France, x	MP13?	Jaeger, 1971
	Trèbes	France, Aude	MP13?	Depéret, 1910
	Carcassonne (Quartier de la cité)	France, Aude	MP13?	Depéret, 1910
	Pech Mary Carcassonne	France, Aude	MP13?	Duranthon et Capéra, 1991
	Chateau Gaja	France, Aude	MP13?	Depéret, 1910
	Villepinte	France, Aude	MP11-MP14?	
	Lissieu	France, Rhône	MP14	Stehlin ,1903
Lophiodon glandicus	Issel	France, Aude	MP11?	Astre, 1960
Lophiodon parisiense	Passy	France,Ile de France	MP13	Stehlin, 1909
	Vaugirard	France,Ile de France	MP13	Stehlin, 1909
	Nanterre	France,Ile de France	MP13	Stehlin, 1909
	Jouy	France, Eure et Loire	MP13	Stehlin, 1909
	Verzenay	France, Marnes	MP13	Stehlin, 1909

	Montchenot	France, Marnes	MP13	Stehlin, 1909
	Pévy	France Marnes	MP13	Stehlin, 1909
	Chérence	France, Val d'Oise	MP13	Stehlin, 1909
	Oulchy-le-château	France, Aisne	MP13	Stehlin, 1909
	Hermonville	France, Marnes	MP13	Stehlin, 1909
	Damery	France, Marnes	MP13	Stehlin, 1909
	Le Bois-Gouët	France, Loire Atlantique	MP13	Stehlin, 1909
	La Défence	France, Ile de France	MP13	Sudre et Ginsburg, 1993
	La Guépelle	France, Seine-et-Oise	MP14	Sudre et Ginsburg, 1993
Lophiodon tapiroides	Bouxwiller	France, Bas-Rhin	MP13	Jaejer, 1971
	Grabels	France, Hérault	MP13	Crochet et al., 1997
	Mas de Gentil	France, Hérault	MP13	Crochet et al., 1997
	Les Matelles	France, Hérault	MP13	Crochet et al., 1997
	Egerkingen a & b	Suisse	MP14	Stehlin, 1903
	Canlong	France, Hérault	MP14	Crochet et al., 1997
	Douzens-Sud	France, Aude	MP14	Depéret, 1910
	Mormont éclépense	Suisse	MP14-MP16?	Crochet et al., 1997
L. cuvieri	Geiseltal obere mittelkohle	Allemagne, Saxe	MP13	Fischer ,1977
	Bouxwiller	France, Bas-Rhin	MP13	Jaeger, 1971
	Jouy	France, Eure et Loire	MP13	Filhol, 1888
	Parny		MP13	
	Sézannes	France, Marnes	MP13	Filhol, 1888, Sthelin, 1909
	Egerkingen a & b	Suisse	MP14	Stehlin, 1903
	Geiseltal oberkhol	Allemage, Saxe	MP14	Fischer, 1977
	Barton clay formation	Angleterre, Hampshire	Fin Lutetien	Hooker, 1996
Lophiodon rhinocerodes	Sézannes	France, Marnes	MP13	Stehlin, 1909
	Provins	France, Seine et Marnes	MP13	Stehlin, 1909
	Le Bois-Gouët	France, Loire-Atlantique	MP13	Stehlin, 1903
	Castre, Roc-de-	France, Tarn	MP13	Noulet, 1851

	Lunel			
	Egerkingen a & b	Suisse	MP14	Stehlin, 1903
	Lissieu	France, Rhône	MP14	Stehlin, 1903
	Capella	Espagne	MP14	Checa Soler, 1997
	Graus	Espagne	MP14	Antunes et al., 1997
	Heindenheim	Allemagne	MP14	Maack, 1856, Depéret, 1910
Lophiodon thomasi	Sergy	France, Aisne	MP16	Depéret, 1906
Lophiodon sanmoralense	San Morales	Espagne	MP16	Cuesta Ruiz Colmares, 1994
Lophiodon lautricense	Lautrec	France, Tarn	MP16	Noulet, 1851
	Robiac	France, Tarn	MP16	Sudre, 1971
	Libourne	France, Gironde	MP16	
	Métairie-Grande	France, Aude	MP16	Depéret, 1910
	Vielmur-sur-Agout	France, Tarn	MP16	
	Jauzions	France, Tarn	MP16	Filhol, 1888
	La Fosse	France, Tarn	MP16	Stehlin, 1903
	Campans	France, Tarn	MP16	
	Braconnac	France, Tarn	MP16	
	Le Mazou	France, Tarn	MP16	Filhol, 1888
	Saïx	France, Tarn	MP16	
	Viviers-les-Montagnes	France, Tarn	MP16	
	Berville	France, Val d'Oise	MP16	Depéret, 1910
Lophiodon sardus	Terras de Colu en Sulcis	Sardaigne	MP10	Bosco, 1902
Lophiodon buchsowillanum	Geiseltal untere mittelkohle	Allemagne, Saxe	MP12	Ficher, 1964; Ficher, 1977
	Bouxwiller	France, Bas-Rhin	MP13	Jaeger, 1971
Lophiodon leptorhynchum	Bouxwiller	France, Bas-Rhin	MP13	Jaeger, 1971
	Trèbes	France, Aude	MP13?	Deperet, 1910
	Cesseras	France, Hérault	MP15?	Filhol, 1888
	Pepieux	France, Aude	MP15?	Filhol, 1888
	La Livinière I	France, Aude	MP15?	Depéret, 1907
	La Livinière II	France, Aude	MP15?	Hartenberger et al., 1969

	Laure-Minervois	France, Aude	MP15?	Depéret, 1921
	Malves	France, Aude	MP15?	Depéret, 1910
	Douzens Nord	France, Aude	MP15?	Depéret, 1910
	Rivoire Cazhilac	France, Aude	MP15?	Depéret, 1910
Lophiodon compactus	Siran	France, Aude	MP15?	Astre, 1960

ANNEXE - 2 Liste des spécimens étudiés par localités

Palette MP7		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiaspis maurettei	AMU200196	P1-P2
Lophiaspis maurettei	AMU70397	P2-P4
Lophiaspis maurettei	AMU13084	I3-M2
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.12	Phalange mediale
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.11	Phalange proximale
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.10	Bassin
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.9	Astragale
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.8	Tibia
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.7	Scapula
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.6	Calcaneum
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.5	Astragale
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.4	M1
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.3	DP4
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.2	P1
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2019.5.1	P2-P4
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2017.6.5	MT III
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2018.26.3	Mandibule juvénile dp2-dp4
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2018.26.1	Canine
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2018.26.2	M1
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2017.6.4	Cranium
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2017.6.1.2	Mandibule p2-m3
Lophiaspis maurettei	MHN.AIX.PV.2017.6.1.1	Cranium P2-M3
Lophiaspis maurettei	FSL 2084	Palais P2-M3/P3-M3 (Holotype)

Bagnoles MP8+9-MP10?		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiaspis baicheri	FSL3099	P4-M3 (Holotype)

La Borie MP8+9		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Eolophiodon laboriense	A.06.SP1-75	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.06.SP1.31	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.06.SP1.43	Atlas
Eolophiodon laboriense	A.06.SP2-02	Ulna
Eolophiodon laboriense	A.06.SP2-16	Tibia

Eolophiodon laboriense	A.06.SP2-26	Magnum
Eolophiodon laboriense	A.06.SP2.03	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.06.SP2.12	Fragment de mandibule avec m3
Eolophiodon laboriense	A.06.SP2.14	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.07.SP1-139	Métapode
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-105	Ulna
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-106	Fémur
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-110	Fémur
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-120	Tibia
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-128	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-144	Phalange
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-163	Métapode
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-171	Scapula
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-172	Tibia
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2-65	Métapode
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.102	Mandibule Dp3-M1
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.103	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.107	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.109	p3
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.119	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.155	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.166	Canine
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.36	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.40	Canine
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.50	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.56	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.71	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.73	Canine
Eolophiodon laboriense	A.07.SP2.74	Atlas
Eolophiodon laboriense	A.08.SP2-188	Calcaneum
Eolophiodon laboriense	A.08.SP2-190	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.08.SP2-192	Calcaneum
Eolophiodon laboriense	A.08.SP2-196	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.08.SP2-199	Scapula
Eolophiodon laboriense	A.08.SP5-03	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.08.SP5-09	Scapula
Eolophiodon laboriense	A.08.SP5-32	Radius
Eolophiodon laboriense	A.08.SP5.04	Mandibule p3-m1
Eolophiodon laboriense	A.08.SP5.15	Mandibule p2-m3
Eolophiodon laboriense	A.09.SP2-206	Radius

Eolophiodon laboriense	A.09.SP2.210	Axis
Eolophiodon laboriense	A.09.SP5.41	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.09.SP5.45	Fragment de crâne
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.09	Unciform
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.10	Lunar
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.3	Axis
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.4	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.5	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.6	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.09.SP6.01.7	Vertèbre thoracique
Eolophiodon laboriense	A.10.SP5-50	Astragale
Eolophiodon laboriense	A.11.SP2-237	Astragale
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-273	Phalange
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-278	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-279	Fémur
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-280	Tibia
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-281	Radius
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-282	Radius
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2-283	Tibia
Eolophiodon laboriense	A.13.SP2.277	Vertèbre cervicale
Eolophiodon laboriense	A.15.SP2-310	Fémur
Eolophiodon laboriense	A.15.SP2.312	Axis
Eolophiodon laboriense	A.15.SP8.02	Vertèbre cervicale
Eolophiodon nov sp B	A.16..SP0-16	M3
Eolophiodon laboriense	A.16.SP0-14	Symphyse mandibulaire
Eolophiodon laboriense	A.16.SP0-15	M3
Eolophiodon laboriense	A.16.SP0.15	M3
Eolophiodon laboriense	A.16.SP8-06	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.17. SP8-45	Canine
Eolophiodon laboriense	A.17.SP8-44	Coxal
Eolophiodon laboriense	A.17.SP8-46	Canine
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-333	Canine
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-334	Ulna
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-335	Radius
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-336	Vertèbre
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-338	Premaxillaire
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-339	Mandibule m2-m3
Eolophiodon laboriense	A.18. SP2-340	Scapula
Eolophiodon laboriense	A.18. SP9-01.2	Mandibule I1-M3
Eolophiodon laboriense	A.18.SP2-330.1	Crâne fragmentaire (P2-M3)

Eolophiodon laboriense	A.18.SP2-330.2	Mandible i1-m3
Eolophiodon laboriense	A.18.SP2-331	Vertèbre
Eolophiodon laboriense	A.18.SP2-332	Femur
Eolophiodon laboriense	A.18.SP7-04	Axis
Eolophiodon laboriense	A.18.SP7.04	Axis
Eolophiodon laboriense	A.18.SP9-01.1	Crâne C-M3
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-346	Humérus
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-347	Radius
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-348	Fémur
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-349	Coxal
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-350.1	Maxillaire droit
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-350.2	Maxillaire gauche
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-351	Vertèbre
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-352	Fragment jugal
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-353	Canine
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-354	Incisive
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-355	MC IV
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-356	MT V
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-357	Phalange
Eolophiodon laboriense	A.19.SP2-358	Coxal
Eolophiodon laboriense	A.SP2.276	Fragment de crâne
Eolophiodon laboriense	MHNT. PAL.2018.22.3	Humérus-Radius-Ulna
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2010.19,3,1	Crâne (Holotype) P2-M3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2010.19,3,2	Mandibule (Holotype) p2-m3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.1	Canine
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.2	Maxillaire M1-M3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.3	Maxillaire P2-M3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.4	Crâne complet et fragment de mandibules
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.5	Crâne fragmentaire
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.6	Mandibule p3-m3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.7	Mandibule p2-m3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.8	Mandibule c-m3
Eolophiodon laboriense	MHNT.PAL.2018.3.9	Mandibule p4-m3
Eolophiodon laboriense	STP-L10	M1
Eolophiodon laboriense	STP-L12	P3
Eolophiodon laboriense	STP-L9	Maxillaire M1-M3
Eolophiodon laboriense	STP-S3	Mandibule c-p4
Eolophiodon laboriense	STP-T13	M2
Eolophiodon laboriense	STP-T18	Rangée dentaire c-m3
Eolophiodon laboriense	STP-V1	Maxillaire P2-M3/P2-M1

Eolophiodon laboriense	STP-V11	P3
Eolophiodon laboriense	STP-V15	Rangée dentaire p4-m3
Eolophiodon laboriense	STP-V16	Mandibule p2-m3
Eolophiodon laboriense	STP-V18	Rangée dentaire p4-m2
Eolophiodon laboriense	STP-V19	Mandibule m1-m2
Eolophiodon laboriense	STP-V21	Rangée dentaire p2-m2
Eolophiodon laboriense	STP-V22	Rangée dentaire p2-m3
Eolophiodon laboriense	STP-V23	Rangée dentaire p2-m3
Eolophiodon laboriense	STP-V24	Rangée dentaire p2-m3
Eolophiodon laboriense	STP-V3	Maxillaire P2-M1
Eolophiodon laboriense	STP-V4	Maxillaire P4-M3
Eolophiodon laboriense	STP-V5	Maxillaire DP2-M1
Eolophiodon laboriense	STP-V7	Maxillaire P4-M3
Eolophiodon laboriense	STP-V8	Maxillaire P2-M3
Eolophiodon nov sp *B*	STP.V.156	Semi-lunaire
Eolophiodon sp	STP.V.41	Femur
Eolophiodon sp	STP.V.44	Bassin
Eolophiodon sp	STP.V.45	Ulna
Eolophiodon sp	STP.V.46	Métapode
Eolophiodon sp	STP.V.50	Métapode
Eolophiodon sp	STP.V.54	Phalange
Eolophiodon sp	STP.V47	Métapode
Eolophiodon laboriense	UM BRI-5	Maxillaire P2-P4
Eolophiodon laboriense	UM BRI-6	Mandibule c-m3
Eolophiodon laboriense	UM BRI-7	Mandibule p4-m3
Eolophiodon nov sp B	UM BRI9	P2-M3

St-Eulalie MP8+9		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-104	Crâne P2-M3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-105	Mandibule p2-m3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-107	Mandibule c-m2
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-108	M2-M3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-109	Mandibule p2 cassé-m3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-110	Fragment mandibule m2-m3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-111	Fragment mandibule p3-m3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-112	P3-M3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-113	Fragment crâne P2-M3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-114	Fragment crâne P2-M3
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-115	M2

Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-116	Mandibule m1-m2
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-117	Metacarpe III
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-118	Métacarpe III
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-42	Partie distale crâne
Eolophiodon nov. sp B	UM-SEL-57	Crâne P2-M2 +P2-P4

Féline Minervois MP8+9		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Eolophiodon nov. sp B	S.L.FM1	P4
Eolophiodon nov. sp B	S.L.FM2	M2
Eolophiodon nov. sp B	S.L.FM3	p2-p4

Tourouzelle MP8+9-MP10		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-28	Maxillaire P3-M3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-29	DP4-M1
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-30	M2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-31	P4
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-32	P3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-33	P2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-34	P2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-36	Mandibule Fragment m1-m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-37	Mandibule Fragment p4-m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-38	Mandibule Fragment p4-m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-39	m2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-40	m2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-41	m1
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-42	p4
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-43	p4
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-44	DP3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-45	P2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-46	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-47	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-48	Throclé Humérus
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-49	Ulna
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-50	Partie distal fémur
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-51	Partie distal fémur
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-53	Cuboïde
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-57	Phalange
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-80	p4

Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-81	Maxillaire P2-M3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-84	Palais P3-M3-P4-M3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-85	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-87	m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-88	Canine
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-89	m2-m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-90	m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-91	m3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-92	m2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-94	p3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-96	P4-M3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-99	P4
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-100	P4
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-101	P3
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-109	Canine
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-110	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-111	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-112	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-113	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-116	Incisive
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-118	p4
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-119	p2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-120	Dp2
Eolophiodon nov. sp A	UM-TOU-121	Fémur

St-Roch MP8+9-MP10		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Eolophiodon laboriense	V. Si1	DP3-M2
Eolophiodon laboriense	V. Si3	M3
Eolophiodon laboriense	StPaI002	DP2-DP4

Mas de Piquet MP10		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiaspis cf. *occitanicus*	UM-MTP02	m2
Lophiaspis cf. *occitanicus*	UM-MTP04	Fragment mandibule m2-m3
Lophiaspis cf. *occitanicus*	FSL3094	M2-M3
Lophiodon sp	UM-MTP03	m1 ou m2

Issel-Vidalenc MP11		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiaspis cf. *occitanicus*	V.IS101	P4

Le Theron MP10		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon cf. *leptorhynchum*	UP.SRT.18.007	M1 + fragment M2

Le lien MP10 ?		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon sp *E*	UM-LLN30	M3

Aumelas MP10-12		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 01	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 02	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 03	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 04	Racine molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 05	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 06	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 07	Fragment prémolaire inf
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 08	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 11	DP2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 14	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 20	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 21	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 22	Fragment canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 23	Fragment dent
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 50	Fragment condyle
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 51	Mandibule p2-m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 52	Mandibule m1-m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 60	P4-M1 brisée
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 66	Débris de dents
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 68	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 72	p2 cassée-p3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 75	m1-m2 comprimées
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 80	p4-m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 81	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 83	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 84	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 85	Molaire fragmentée
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 103	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 104	M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 105	Incisive

Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 109	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 115	P4-M1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 118	m1-m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 119	M1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 120	Symphyse mandibulaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 121	Humérus
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 126	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 132	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 139	p3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 163a	Fragment m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 225-9	Dp2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 239	Fragment mandibule juvénile
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 247	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 248	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 249	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 250	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 251	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 252	m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 253	M2-M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 255	P3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 256	Fragment dent
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 257	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 258	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 260	m3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 262	M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 264	m2-m3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 266	Crâne complet
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 269	p3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 275	P4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 276	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 277	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 278	p2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 280	Mandibule p4-m3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 281	M1-M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 282	Symphyse + canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 285	P3-M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 286	m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 287	p4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 288	Dp4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 289	p3

Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 290	M1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 291	Fragment mandibule + m2-m3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 292	m3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 293	P3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 294	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 401	M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 402	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 403	m1-m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 403	canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 404	P4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 405	Mandibule p4-m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 406	Fragment dents
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 407	Fragment m1-m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 408	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 409	p2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 410	M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 411	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 412	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 413	Frag prémolaires inf
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 414	Mandibule édentée
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 415	DP2-DP4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 416	p2-m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 417	p2-p3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 418	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 420	Dp3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 421	p2-p4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 422	Dp3-Dp4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 423	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 424	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 425	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 426	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 427	Fragment dent
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 429	Mandibule édentée
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 430	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 431	Frag M2-M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 432	M1-frag M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 433	P2-M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 434	Frag Premaxillaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 435	Fragment dents
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 436	Dp2-Dp4 gauche et droite

Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 450	P3-M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 452	P2-M1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 453	P2-M1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 454	P3-M2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 455	m2-m3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 534	Fragment maxillaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 537	p3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 538	Dp3-Dp4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 543	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 553	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 554	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 555	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 556	Fragment molaire inf
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 557	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 558	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 559	Fragment molaire sup
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 560	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 561	p2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 562	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 563	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 673	p4
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 675	p3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 676	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 677	P2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 616 ou 919	P3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1440	Fragment maxillaire
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1441	p4-m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1443	Fragment m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1444	M1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1445	M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1446	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1447	Canine
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1451	Fragment mandibule juvénile + i1-i2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1452	Mandibule Dp3-m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1453	P2-P3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1454	m1
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1455	Fragment M3
Lophiodon leptorhynchum	UM-AUM 1456	Canine

Saint Martin de Londres MP13

Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon sp	UM-SMF 71	P2-P3 fragmentaires
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 72	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 73	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 74	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 75	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 76	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 77	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 78	Incisive
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 79	Incisive
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 80	m3
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 81	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 82	Fragment molaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 83	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 84	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 85	p4
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 86	Canine
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 87	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 88	P2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 89	Incisive
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 90	Fragment os long
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 91	Fragment os long
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 92	Incisive
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 93	Fragment dent
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 94	Fragment dent
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 95	DP2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 96	DP3
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 97	Incisive
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 99	Fragment maxillaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 101	Frag mandibule édentée
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 102	Fragment M1
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 103	Fragment dent
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 104	Fragment canine
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 105	Fragment dent
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 180	Crâne écrasé P2-M3 M2-M3
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 207	M2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 208	M2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 209	M1
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 210	M3
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 211	M3

Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 212	M2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 213	Canine
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 214	Canine
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 215	m3
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 217	p4
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 218	P2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 216	p4
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 219	m1
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 220	p3
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 221	Fragment M2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 223	p2
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 224	Fragment molaire
Lophiodon tapirotherium	UM-SMF 226	M2-M3

Mas de Gimel MP10		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL517	M1
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL518	M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL519	p4
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL521	m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL522	m3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL524	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL527	Incisive
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL530	P2
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL531	P2
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL532	M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL533	P4
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL534	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL535	M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL536	M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	UM-MGL537	M3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	UM-MGL538	M2

Naples MP10		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pail0002	m2-m3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pail0003	P2-M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pail0007	p3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pail0009	M1-M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pail0010	Canine
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pail070	P3

Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal008	p2-p3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal009	Mandibule
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal010	Mandibule p4-m2
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal011	m2-m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal012	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal013	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal015	m3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal016	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal017	m2
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal018	m1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal019	m1
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal020	m1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal022	dp3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal022	Dp4
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal023	p4
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal024	p3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal025	p3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal026	p3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal027	p3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal028	p2
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal029	p2
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal030	p2
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal031	p2
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal032	p2
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal033	Maxillaire P2-M3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal033	Canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal034	Palais P3-M3 P3-M3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal035	Crâne P2-M3 P2-M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal036	M3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal037	M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal039	M1
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal040	M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal040	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal041	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal041	p4
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal042	P3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal043	P3
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal044	P3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal045	P2
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal047	p3

Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal047	Canine
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal048	Canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal049	Canine
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal050	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal050	Canine
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal051	Canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal052	Canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal054	Canine
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal055	Canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal056	Canine
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal057	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal058	Incisive
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal061	Canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Pal065	M1
Lophiodon cf. leptorhynchum 2	Pal214	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum 2*	Specimen non numéroté	Dp3

La Livinière MP10-13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon leptorhynchum	FSL2039	Semi-lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2638	Partie distale crâne P4-M3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2643	P2-M3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2644	M3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2645	M3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2646	P2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2647	P3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2648	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2649	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2650	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2652	P2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2653	p3-m2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2654	p4-m2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2655	Canine
Lophiodon leptorhynchum	FSL2656	P2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2657	P3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2658	Fragment molaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2673	Frag mandibules m1-m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2674	Molaire inférieure
Lophiodon leptorhynchum	FSL2678	

Lophiodon leptorhynchum	FSL2680	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2681	Crâne femelle
Lophiodon leptorhynchum	FSL2682	Crâne femelle
Lophiodon leptorhynchum	FSL2683	Crâne mâle
Lophiodon leptorhynchum	FSL2684	Mandibule p4-m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2686	Métatarse
Lophiodon leptorhynchum	FSL2689	Mandibule mâle
Lophiodon leptorhynchum	FSL2690	Ulna
Lophiodon leptorhynchum	FSL2691	Fémur
Lophiodon leptorhynchum	FSL2692	Mandibule p2-m1 + fragment
Lophiodon leptorhynchum	FSL2693	Humérus
Lophiodon leptorhynchum	FSL2700	Crâne + Mandibule mâle p2-m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2701	Mandibule complète
Lophiodon leptorhynchum	FSL2702	Mandibule mâle complète
Lophiodon leptorhynchum	FSL2713	Scaphoïde
Lophiodon leptorhynchum	FSL2714	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2715	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2726	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2732	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2733	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2734	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2735	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2736	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2737	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2739	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2740	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2741	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2742	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2743	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2744	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2745	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2746	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2747	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2748	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2749	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2763	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2764	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2765	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2767	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2768	Magnum

Lophiodon leptorhynchum	FSL2769	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2770	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2773	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2774	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2775	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2776	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2778	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2779	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2780	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2781	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2782	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2783	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2784	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2785	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2789	Crâne
Lophiodon leptorhynchum	FSL2801	Phalange
Lophiodon leptorhynchum	FSL2806	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2807	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2808	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2809	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2811	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2812	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2814	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2815	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2826	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2827	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2829	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2830	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2831	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2832	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2833	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2834	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2835	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2837	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2838	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2839	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2840	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2850	Radius
Lophiodon leptorhynchum	FSL2856	Humérus
Lophiodon leptorhynchum	FSL2857	Humérus

Lophiodon leptorhynchum	FSL2858	Fémur
Lophiodon leptorhynchum	FSL2860	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2861	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2862	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2863	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2864	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2865	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2866	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2867	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2868	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2870	Calcaneum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2872	Unciforme
Lophiodon leptorhynchum	FSL2873	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2877	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2879	Tarse (cuboïde ?)
Lophiodon leptorhynchum	FSL2880	Scaphoïde
Lophiodon leptorhynchum	FSL2882	Semi-Lunaire
Lophiodon leptorhynchum	FSL2884	Cuboïde ?
Lophiodon leptorhynchum	FSL2885	Magnum
Lophiodon leptorhynchum	FSL2886	Scaphoïde
Lophiodon leptorhynchum	FSL2888	Tarse ?
Lophiodon leptorhynchum	FSL2891	Astragale
Lophiodon leptorhynchum	FSL2921	Métapode
Lophiodon leptorhynchum	FSL2922	Métapode
Lophiodon leptorhynchum	FSL2927	P3-P4
Lophiaspis ? *occitanicus*	FSL2928	m1
Lophiaspis ? *occitanicus*	FSL2929	m2
Lophiaspis ? *occitanicus*	FSL2930	canine
Lophiaspis ? *occitanicus*	FSL2931	p4
Lophiodon leptorhynchum	FSL2933	P3-M2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2934	P3-P4 + M1-M3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2935	p4-m2
Lophiodon leptorhynchum	FSL2936	m2-m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2937	Mandibule p3-m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2938	m2-m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2939	m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2940	m3
Lophiodon leptorhynchum	FSL2994	Radius
Lophiodon leptorhynchum	FSL2995	Radius
Lophiodon leptorhynchum	FSL2996	Radius

Lophiodon leptorhynchum	FSL2997	Tibia
Lophiodon leptorhynchum	FSL2998	Humérus
Lophiodon leptorhynchum	FSL3140	Tibia
Lophiodon leptorhynchum	FSL3141	Tibia
Lophiodon leptorhynchum	FSL3143	Ulna
Lophiodon leptorhynchum	FSL662	Pied (sub-complet)
Lophiodon leptorhynchum	FSL663	Main (sub-complet)
Lophiodon leptorhynchum	FSL664	Pied (sub-complet)
Lophiodon leptorhynchum	FSL707	Main (sub-complet)
Lophiodon leptorhynchum	FSLfrag non num(x9)	-

La Livinière 2 MP10-MP13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon leptorhynchum	UM-LIV21	Incisive
Lophiodon leptorhynchum	UM-LIV23	DP3
Lophiodon leptorhynchum	UM-LIV38	P4
Lophiodon leptorhynchum	UM-LIV39	m1 ou m2
Lophiodon leptorhynchum	UM-LIV55	P3-P4

La Rouviolle 2 MP10-MP13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon sp	RVL2-24	p3 et fragment de mandibule
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-1	Maxillaire P2-M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-2	Maxillaire C-M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-3	C-M2 (moulage)
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-4	M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-5	M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-6	M2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-7	M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-8	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-9	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-10	P2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-11	P3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-12	P2-P3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-13	Mandibule fragmentaire m1
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-14	m1-m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-15	p3 m1, + fragment m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-16	m1
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-17	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-18	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-19	Incisive

Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-20	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-21	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-22	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-23	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-25	Partie proximale du radius
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-47	Fragment mandibule i3-p3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-48	p3-m3 brisées
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-49	m2-m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-50	p3-p4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-51	p3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-52	M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-53	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-54	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-55	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-56	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-57	DP4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-58	DP3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-59	p2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-60	canine
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-61	m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-62	Fragment radius
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-67	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-68	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-69	P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-70	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-71	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-72	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-73	Vertèbre
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-74	Vertèbre
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-75	Vertèbre
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-76	Vertèbre
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-116	P2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-116 bis	Frag M2-M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-117	M1 brisée
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-118	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-119	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-127	Fémur
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-128	m1
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-129	m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-130	M1

Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-131	P3 ou P4
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-132	P3 fragmentaire
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-133	P3 fragmentaire
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-134	m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-135	P2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-136	p3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-137	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-149	Fragment M1 + M2-M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-150	M1
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-151	Incisive
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-171	Fragment prémolaires
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL2-172	Fragment molaire

La Rouviolle 4 MP10-MP13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL4-1	Mandibule p4-m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL4-2	Fragment de mandibule m1-m2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL4-3	M1 ou M2
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL4-4	Fragment mandibule m3

La Rouviolle 6 MP10-MP13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL6-2	M3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL6-3	m3
Lophiodon cf. *leptorhynchum* 1	RVL6-4	p2

Les Mourgues MP10-MP13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon sp	LMG1	Palais P2-M3, P3-M3
Lophiodon sp	LMG2	m3
Lophiodon sp	LMG3	M2
Lophiodon sp	LMG4	P3
Lophiodon sp	LMG5	P2

Les Combes MP10-MP13		
Taxa	N° spécimens	Nature spécimens
Lophiodon sp	LCB1	P3-P4
Lophiodon sp	LCB8	Phalange
Lophiodon sp	LCB9	Incisive inférieure
Lophiodon sp	LCB10	P2

ANNEXE-3 Mesures des spécimens étudiés (en mm)

Specimen	Taxa	Localité	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3
V.Si1	*E. laboriense*	Saint Pierre							21,1	20,2	25,8	23,7		
V.Si3	*E. laboriense*	Saint Pierre											25	26,5
IPS9055 gauche	*E. laboriense*	Moli del Pont	10,7	7,4	11,4	12,8	13,4	16,5					25,2	29,4
IPS9055 ddroite	*E. laboriense*	Moli del Pont									25	25		
A.16.SP0.15	*E. laboriense*	La Borie							18,5	24,1				
A.18 SP2.330.1 gauche	*E. laboriense*	La Borie	8,3	6,7	9,6	10,7	10,8	13,6	14,9	17,5	19,3	21,3	19,4	22,4
A.18.SP2.330.1 droite	*E. laboriense*	La Borie	7,6	6,7	9,5	11,3	11,6	14,2	14,8	17,6	19,3	20,9	18,5	22
A.18.SP9.01 droite	*E. laboriense*	La Borie	9,5	7,3	12,7	14,1	14,8	18,2	20,4	20,5	25,7	25,5	26,3	29,2
A.18.SP9.01 gauche	*E. laboriense*	La Borie	9,6	7,3	12,8	14,9	13,5	18,5	19,7	19,7	20,2	21,3	19,2	23,2
A.19.SP2.350	*E. laboriense*	La Borie									20,7	20,6	19,4	23,9
MHNT.PAL.2010.19,3,1 d	*E. laboriense*	La Borie			12,2	14,2	14,5	17	19,6	22,5	24	24,5	24,6	27,9
MHNT.PAL.2010.19,3,1 g	*E. laboriense*	La Borie	10	6,9	12,8	14,4	14,1	17,4	19,6	20,2	23,8	23,9	24,7	27,8
MHNT.PAL.2018.3.2	*E. laboriense*	La Borie							15,6	17,4	19,2	20,4	19,2	22,9
MHNT.PAL.2018.3.3	*E. laboriense*	La Borie	8,9	5,4	11,4	14,2	12,6	17,8	16,3	18,8	20,2	23,5	22,1	26
MHNT.PAL.2018.3.4 droite	*E. laboriense*	La Borie	9,1	6,4	11,2	13,1	13,5	15,8	19,8	20,3	24,1	24	23,1	26,6
MHNT.PAL.2018.3.4 gauche	*E. laboriense*	La Borie	9,1	6,7	11,6	12,6	13,2	15,2	19,7	20,3	24	24,3	21,9	26,3
MHNT.PAL.2018.3.5 droite	*E. laboriense*	La Borie	9,6	5,9	10,9	14,4	12,5	16,9	18,6	19,8	22,67	24,4	21,5	25,4
MHNT.PAL.2018.3.5 gauche	*E. laboriense*	La Borie											21,8	25,8
SRP.V8	*E. laboriense*	La Borie	10	7,3	11,4	14,1	13,8	17,4	19	20,2	23,3	25	23,1	28
STP.L10	*E. laboriense*	La Borie							18,4	19,9				
STP.L12	*E. laboriense*	La Borie			10,2	14,1								
STP.S3 droite	*E. laboriense*	La Borie	10,1	6,7	11,8	14,9	13,4	17,8	18,6	20,6				
STP.S3 gauche	*E. laboriense*	La Borie			12,7	15,2								
STP.T13	*E. laboriense*	La Borie									23,4	25,3		
STP.V1 droite	*E. laboriense*	La Borie	10	7,8	12,8	15,6	13,3	18,1	18,8	20,3	23,2	24,6	24,1	27,3
STP.V1 gauche	*E. laboriense*	La Borie	10,6	7,6	12,7	15,2	13	18,7	19,9	20,3				
STP.V11	*E. laboriense*	La Borie			10,5	13								
STP.V4	*E. laboriense*	La Borie					11,9	15,6	17,3	19,8	21,4	22,8	21,8	25
STP.V5	*E. laboriense*	La Borie							20,4	20,3				
STP.V9	*E. laboriense*	La Borie									21,8	21,8	21,9	24,7
Stpall002	*E. laboriense*	Saint Pierre												
UM-BRI5	*E. laboriense*	La Borie	9,9	6,7	11,6	13,8	12	16,7						
UM-TOU-100	*E.* nov sp A	Tourouzelle					14,7	18						
UM-TOU-101	*E.* nov sp A	Tourouzelle			12,7	15,5								
UM-TOU-28	*E.* nov sp A	Tourouzelle			12,5	13,7	13	18	15,9	20,4	21	23,6	22,3	27,1
UM-TOU-29	*E.* nov sp A	Tourouzelle							19,5	21,3				
UM-TOU-30	*E.* nov sp A	Tourouzelle									23,9	23,5		
UM-TOU-31	*E.* nov sp A	Tourouzelle					15	16,7	19,5	21,3				
UM-TOU-32	*E.* nov sp A	Tourouzelle			12,4	14,8								
UM-TOU-33	*E.* nov sp A	Tourouzelle	11,2	8										
UM-TOU-34	*E.* nov sp A	Tourouzelle	10,6	8,4										
UM-TOU-45	*E.* nov sp A	Tourouzelle	11,6	8,6										
UM-TOU-49	*E.* nov sp A	Tourouzelle												
UM-TOU-81	*E.* nov sp A	Tourouzelle	10,6	8,4	13	13,2	14	16,2	19,9	19	23,3	22,7	24,8	26,1
UM-TOU-84 droite	*E.* nov sp A	Tourouzelle							18,9	19	25,2	22	25,4	29
UM-TOU-84 gauche	*E.* nov sp A	Tourouzelle					14,1	19,1	18,7	19,6	24,1	23	25,3	28,5
UM-TOU-96	*E.* nov sp A	Tourouzelle					12,8	18,8	18,5	20,8	22,3	21,4	23,84	26,1
UM-TOU-99	*E.* nov sp A	Tourouzelle					13,3	18,8						

Specimen	Taxa	Localité	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3
A.16.SP0.16	*E*. nov sp B	La Borie											19,5	22,5
UM-BRI9	*E*. nov sp B	St-Eulalie	8,2	5,8	10,3	11,5	12,5	14,6	16,3	17,7	20,2	20,8	19,2	23,4
UM-SEL-104 droite	*E*. nov sp B	St-Eulalie	10,2	8,4	11,3	11,8	13,3	14,4	17,1	16,6	21,8	20,2	18,3	21,6
UM-SEL-104 gauche	*E*. nov sp B	St-Eulalie					12,6	13,4						
UM-SEL-112	*E*. nov sp B	St-Eulalie			10,1	9,8	11,3	14,3	16,1	16,8	18,9	19,3	18,7	20,7
UM-SEL-113	*E*. nov sp B	St-Eulalie	9,4	6,8	11,3	12,2	11,6	14	14,4	15,6	19,8	18,6	18,9	20,3
UM-SEL-114	*E*. nov sp B	St-Eulalie	9,4	7,4	10,3	12,6	12,5	14	15,4	16,3	18,8	19,7	19,3	20,6
UM-SEL-115	*E*. nov sp B	St-Eulalie									21,9	21,3		
UM-SEL-57 droite	*E*. nov sp B	St-Eulalie	8,5	8,5	11,1	12,2	12,7	14,3	16,5	16,5	20,3	19,2		
UM-SEL-57 gauche	*E*. nov sp B	St-Eulalie	9	8	11	11,3	11,5	15						
S.L.FM1	*E*. nov sp B	Felines de Minervois					11,6	14,6						
S.L.FM2	*E*. nov sp B	Felines de Minervois									20	19,6		
UP.SRT.18.007	*L*. cf. *Leptorhynchum1*	Le Theron							24,2	22,9	25,3			
UM-MGL517	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel							20	20,7				
UM-MGL518	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel							20,1	20,6				
UM-MGL530	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel	14,9	15,9										
UM-MGL531	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel	12,9	13										
UM-MGL532	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel							21,1	23,2				
UM-MGL533	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel					16,5	19,5						
UM-MGL534	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel					15,7	20,2						
UM-MGL535	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel											26,7	30,9
UM-MGL538	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel									29,8	29,6		
UM-SFM71	*L*. sp. F	St-Martin de Londres	12,6		14,5									
LMG-1 droite	*L*. sp.C	Les Mourges			16,1	19	19,2	22,6	25,2	24,9	31	29,4	30	32,7
LMG-1 gauche	*L*. sp.C	Les Mourges	14,5	16,2	15,2	20,3	19,2	22,8	25,4	26,5	31,2	33,5	24,5	34,3
LMG-3	*L*. sp.C	Les Mourges									30,7	29,3		
LMG-4	*L*. sp.C	Les Mourges			16,6	19,9								
LMG-5	*L*. sp.C	Les Mourges	12,2	13,2										
LCB-1	*L*. sp. B	Les Combes			15,3	17,8	17,2	21,3						
LCB-10	*L*. sp. B	Les Combes	14	14,6										
UM-LLN30	*L*. sp. E	Le Lien											28,8	31,9
UM-SFM102	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres												
UM-SFM103	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres	17,3											
UM-SFM180 droite	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres											32,4	36,3
UM-SFM180 gauche	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres	18,4	22,2	18,6	25,7	19,5	26,3	26,6	26,8	33,7	32,4	31,6	35,9
UM-SFM208	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres									34,7	32,1		
UM-SFM209	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres							28,8	26,5				
UM-SFM210	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres											33,4	33,5
UM-SFM211	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres											29,9	34,5
UM-SFM212	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres									34,7	32,6		
UM-SFM218	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres	18,3	23,3										
UM-SFM221	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres												
UM-SFM93	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres					20,4	27,6						
UM-SMF207	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres									32,5	31,6		
UM-SMF226	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres											30,8	34,8
FSL3094	*Ls.* cf. *occitanicus*	Mas de Piquet									24,4	24,4	24,5	26,3
AMU70397	*Ls. maurettei*	Palette	7,8	5,6	9,2	10,1	10,1	12,1						
AMU13081	*Ls. maurettei*	Palette	7,2	5,7	9,9	10,9	9,8	13,3	13,3	15,5				
AMU200196	*Ls. maurettei*	Palette	7,8	5,3										

Specimen	Taxa	Localité	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3
MHN.AIX.PV.2018.26.2	*Ls. maurettei*	Palette							13,9	14				
MHN.AIX.PV.2019.5.4	*Ls. maurettei*	Palette									14,4			
MHN.AIX.PV.2017.6.1.1	*Ls. maurettei*	Palette			9,5									
MHN.AIX.PV.2017.6.1.1	*Ls. maurettei*	Palette	8	5,3	9	10	9,4	12,4	12,8	13,9	15,3	17,7	15,9	19,7
MHN.AIX.PV.2019.5.1	*Ls. maurettei*	Palette	8,2	4,9	8,8	10,6	9,3	12,5						
FSL 2084	*Ls. maurettei*	Palette			9,4	10,6	9	12,7	13	14,01	15,6	16,7		
FSL 2084	*Ls. maurettei*	Palette	7,4	5,1	9,2	9,8	9,2	11,5	12,9	13,9	15	17,2	17	20,4
V.Is101	*Ls. occitanicus*	Issel			10,2	13,1								
PAIL0070	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			15,3									
Pal033	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			13,1	15,5	14,3	17,1	21,4	22,7	25,8	25,8	23,9	28,2
Pal034 droite	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples					16,1	20	23,5	24,9	26,5	27,5	28,1	32,3
Pal034 gauche	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples					15,9	20,6						
Pal035 droite	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	12,6	13,2	14,2	17,1	15,8	20,6		25,9	26,4	27,7	27,1	29,8
Pal035 gauche	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	12,8	13,8	15,3	17,9	17,3	21	23,1	19			26,9	31,4
Pal044	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			16,8	18,11								
Pal065	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples							23,2	25,8				
Pal36	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples											28,4	33,8
Pal37	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples											25	29,8
Pal39	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples									26,8	25,5		
Pal40	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples							21,7	24				
Pal41	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples					18,2	21,7						
Pal42	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			16,5	19,4								
Pal43	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			16,3	18,5								
Pal45	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	13,5	12,1										
RVL6-2	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 6											25,2	25,4
RVL4-3	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 4							24,9	24,8				
RVL2-01	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2	14	15,8	15,4	20,6	19	21,9			29,6	31,1	28,4	30,6
RVL2-02	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2			13,8		15,4		21,8	21	26,9	25,9	25,8	28,7
RVL2-03	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2	13,2	13,6	16	18,3	18,8	19,7	24,1	24,1	31,2	28,7		
RVL2-04	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2											29,5	31,8
RVL2-05	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2											27,5	36,4
RVL2-06	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2									29,9	29,4		
RVL2-07	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2							25,3	24,1				
RVL2-08	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2					18,7	22,8						
RVL2-09	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2					18,7							
RVL2-10	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2			16,7	18								
RVL2-11	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2			15,1	20,3								
RVL2-116	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2	13,7	12,1										
RVL2-116 bis	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2									27,9		30,8	33,4
RVL2-12	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2	16,6	14,9	17,3	19,6								
RVL2-131	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2			16,6	20,9								
RVL2-135	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2	15,4	14,4										
RVL2-52	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2											28,4	28,2
RVL2-54	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2					18,6	20,7						
RVL2-55	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2	14,2	12,9										
RVL2-61	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2							23,3	23,3				
RVL2-69	*L.* cf. *Leptorhynchum* 1	La Rouviolle 2					18,2	20,9						
UM-AUM015	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM05	*L. leptorhynchum*	Aumelas											29,3	32,4

Specimen	Taxa	Localité	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3
UM-AUM06	*L. leptorhynchum*	Aumelas					17,1	24,1	24					
UM-AUM1	*L. leptorhynchum*	Aumelas											29,3	34,5
UM-AUM104	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM115	*L. leptorhynchum*	Aumelas					18,7	23,6	25,1	26,6				
UM-AUM119	*L. leptorhynchum*	Aumelas							25,7	25,2				
UM-AUM1444	*L. leptorhynchum*	Aumelas							22,5	22,7				
UM-AUM1445	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM1453	*L. leptorhynchum*	Aumelas	15,7	15,1	17,1	20,6								
UM-AUM1455	*L. leptorhynchum*	Aumelas												32,6
UM-AUM251	*L. leptorhynchum*	Aumelas											31,5	33,7
UM-AUM253	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM255	*L. leptorhynchum*	Aumelas			17,3	19,9								
UM-AUM257	*L. leptorhynchum*	Aumelas								25,7				
UM-AUM262	*L. leptorhynchum*	Aumelas									32,9	33,1		
UM-AUM266d	*L. leptorhynchum*	Aumelas	13,8	12,3	15,2	18,3	17,8	22,5	23,6	25	28,9	29,8	32,2	34,6
UM-AUM266g	*L. leptorhynchum*	Aumelas	13,5	13,4	15,4	18,3	17,7	21,2	22,8		29,1	29,9	30,6	32,7
UM-AUM275	*L. leptorhynchum*	Aumelas			19	22,9								
UM-AUM281	*L. leptorhynchum*	Aumelas							25,7		30,7	34,9	30,3	34,8
UM-AUM285	*L. leptorhynchum*	Aumelas			14,2	18,1	15,6	20,6		24,1	27,8	28,8		
UM-AUM293	*L. leptorhynchum*	Aumelas			17,8	19,5								
UM-AUM401	*L. leptorhynchum*	Aumelas					17,2	24,7		25,4				
UM-AUM401	*L. leptorhynchum*	Aumelas									32			
UM-AUM404	*L. leptorhynchum*	Aumelas			20	20,5								
UM-AUM410	*L. leptorhynchum*	Aumelas							31,6	29,3				
UM-AUM412	*L. leptorhynchum*	Aumelas											28,6	31,3
UM-AUM418	*L. leptorhynchum*	Aumelas											25,2	34,8
UM-AUM423	*L. leptorhynchum*	Aumelas											28,6	33,4
UM-AUM431	*L. leptorhynchum*	Aumelas											31,1	34,5
UM-AUM432	*L. leptorhynchum*	Aumelas							31	28,4		31,8		
UM-AUM433	*L. leptorhynchum*	Aumelas	11,4	11,4	14,8	17,4								
UM-AUM450	*L. leptorhynchum*	Aumelas			19,2	22,9	20,4	26,5			33,7	34,5		34,6
UM-AUM452	*L. leptorhynchum*	Aumelas	14	14,7	15,7		17,9		24,6	26,2				
UM-AUM453	*L. leptorhynchum*	Aumelas	15,9	15,9	17,2	20	18,4	23,3						
UM-AUM454	*L. leptorhynchum*	Aumelas			17,6	20,1	18,3	23,5	25,4	25,7	29,9			
UM-AUM558	*L. leptorhynchum*	Aumelas								25				
UM-AUM677	*L. leptorhynchum*	Aumelas	14,6	15,2										
UM-AUM72	*L. leptorhynchum*	Aumelas	16,9		18	21,7								
UM-AUM919	*L. leptorhynchum*	Aumelas			18,1	18,3								
UM-LIV55	*L. leptorhynchum*	La Livinière			16	18,8	16,3	22,6						
UM-LIV38	*L. leptorhynchum*	La Livinière					21	24,6						
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière			17,4	19,7								
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière												
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière				21,1								
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière					19,6	21,8						
FSL2638 droite	*L. leptorhynchum*	La Livinière			17,7	22,9	25,9	25,5	31,8	31,8	30,5	33		
FSL2638 gauche	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,5	9,5	16,9	19,5	18,9	23,7	26,4	26,5	31,2	31,8	30,8	33,7
FSL2643	*L. leptorhynchum*	La Livinière	13,8	10,5	15,4	18,9	17,6	21,5	23,2	25,4	30,1	27,9	30,3	32,7
FSL2644	*L. leptorhynchum*	La Livinière											28,9	33,4

Specimen	Taxa	Localité	LP2	WP2	LP3	WP3	LP4	WP4	LM1	WM1	LM2	WM2	LM3	WM3
FSL2646	*L. leptorhynchum*	La Livinière	17,6	15,7										
FSL2647	*L. leptorhynchum*	La Livinière	19,1	18,8										
FSL2648	*L. leptorhynchum*	La Livinière												
FSL2649	*L. leptorhynchum*	La Livinière							24,4	24,5				
FSL2650	*L. leptorhynchum*	La Livinière												
FSL2652	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,4	9,1										
FSL2656	*L. leptorhynchum*	La Livinière			15,5	20,5								
FSL2657	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,8	13,6										
FSL2681 droite	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,5	9,5	12,7	17,5	14,5		18,7		22,4			
FSL2681 gauche	*L. leptorhynchum*	La Livinière	12,4	11,8	14,3	21,3	15,5	24,2	21,6	27,1	25,6	32,3	23,3	
FSL2682 droite	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,6	11,5	15,2	18,1	16,7	21,1	20,1	23,1	29,2	28,7	29,5	32,5
FSL2682 gauche	*L. leptorhynchum*	La Livinière	13,3	12,3	15,7	19,6	15,8	21,7	21,9	21,9	28,4	27,4	29,4	32,4
FSL2683 droite	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,8	14,5	16,3	17,8	17,6	19,6	23	25,1	30,6	28,6	28,2	30,2
FSL2683 gauche	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,1		18,1	19,4	17,7	21,3	22,7	25,1	30,4	29,4	28,1	31,1
FSL2700 droite	*L. leptorhynchum*	La Livinière	15,7	13,7	18,7	20,2	17,6	21,8	24,1	25,7	28,9	30,6		32,6
FSL2700 gauche	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,4	14,1	18,1	20,5	18,1	23	22,6	27,3	30,3	31,9	30,3	33,9
FSL2927	*L. leptorhynchum*	La Livinière			14,3	19,9	16,6	21,7						
FSL2933	*L. leptorhynchum*	La Livinière			15,7	18,5	18,1	21,3	24,1	23,9	29,8	27,7		
FSL2934 droite	*L. leptorhynchum*	La Livinière	13,8	11,8	15,6	18,3	18	21,6	24,4	25,2	31,2	30,2	28,9	34,7

Specimen	Taxa	Localité	LDP2	WDP2	LDP3	WDP3	LDP4	WDP4	ADP4
A.07.SP2.126	*E. laboriense*	La Borie					15,2	15,5	235,6
A.07.SP2.140	*E. laboriense*	La Borie			11,6	9,8			
STP.T5	*E. laboriense*	La Borie	10,5	9,1	13,1	11,2	16,3	15,2	247,76
Stpall002	*E. laboriense*	Saint Pierre	10,1	7,9	13,1	10,2	16,6	14,7	244,02
UM.Si1	*E. laboriense*	Saint Pierre			13,2	11,5	16,1	16	257,6
UM-TOU29	*E. nov sp A*	Tourouzelle					14,5	16,8	243,6
UM-TOU44	*E. nov sp A*	Tourouzelle			14	14,3			
UM-AUM415	*L. leptorhynchum*	Aumelas	14,1	11,4	18,2	14,6	22,2	19,6	435,12
UM-LIV23	*L. leptorhynchum*	La Livinière			17	14,3			
RVL2-57	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	La Rouviolle 2					21	18,7	392,7
RVL2-58	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	La Rouviolle 2			16,5	13,3			
UM-SFM96	*L. tapirotherium*	St-Martin De Londres			20,6	18,6			
UM-SFM95	*L. tapirotherium*	St-Martin De Londre	17,2	15,8					
MHN.AIX.PV.2019.5.3	*Ls. maurettei*	Palette						11,2	10,6

Specimen	Taxa	Localité	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2	Lm3	Wm3
A.07.SP2.102	*E. laboriense*	La Borie							17,5	10,1				
A.07.SP2.109	*E. laboriense*	La Borie			11,3	7,3								
A.08.SP5.04	*E. laboriense*	La Borie			10,3	6,5	12,1	9						
A.08.SP5.15	*E. laboriense*	La Borie	10,1	4,9	11,8	6,8	12,6	9	14,8	10,8	18,7	12,4	29,3	14,9
A.18.SP2.330.1 droite	*E. laboriense*	La Borie	8,8	4,9	10,3	6,6	12,5	8,8	15,4	10,3	18	12,9	25,2	13,5
A.18.SP2.330.1 gauche	*E. laboriense*	La Borie	8,5	5,2	10,9	6,1	12,5	8,1	14,1	10,5	18,3	12,2	26,4	13,4
A.18.SP2.339	*E. laboriense*	La Borie									18	10,4	26,3	11,9
A.18.SP9.01 droite	*E. laboriense*	La Borie			10,6	6,3	11,9	8,4	15,3	10,9	19	12,6	26,1	13,3
A.18.SP9.01 gauche	*E. laboriense*	La Borie	8,6	5,1	10,2	5,8	12,2	7,9	14,7	10,4	18,5	12,5	26,9	12,6
MHNT.PAL.2018.3.4 droite	*E. laboriense*	La Borie							17,2	11,4	20,9	13,1		
MHNT.PAL.2018.3.4 gauche	*E. laboriense*	La Borie			9,07	5,55	13,6	8	17,2	11,4	20,1	13,8	29,7	15,3
MHNT.PAL.2018.3.6	*E. laboriense*	La Borie			9,6	6,7	12,6	8,6	15,6	10,4	19,3	12,7	27,1	14,5
MHNT.PAL.2018.3.7	*E. laboriense*	La Borie	9,4	5,7	10,7	7,9	12,9		16,9	12,1	18,1	13,6	26,7	14,4
MHNT.PAL.2018.3.8	*E. laboriense*	La Borie	9,02	4,6	9,7	6,5	11,8	8,1	14,6	9,6	18,2	12,3	25,4	13,1
MHNT.PAL.2018.3.9	*E. laboriense*	La Borie					13,7	9,6	17,4	10,8	24	12,8	29,9	14,3
STP.S3	*E. laboriense*	La Borie	9,1	4,9	10,1	6,2	12,4	8,4						
STP.T18	*E. laboriense*	La Borie	8,2	5,1	11,1	7,4	12,5	9,4	16			14	28,5	13,8
STP.V15	*E. laboriense*	La Borie					13,1	8,7	16,3	10,8	24,2	13,9	34,7	14,4
STP.V16	*E. laboriense*	La Borie	10	5,9	11,8	8	12,8	9,7	16,6	11,8	20,5	13,7	30,6	15,1
STP.V18	*E. laboriense*	La Borie					14,1	9,4	16,2	10,5	21,1	13,3		
STP.V19	*E. laboriense*	La Borie							15,3	9,6	17,4	11,2		
STP.V21	*E. laboriense*	La Borie	10,5	5,8	13,4	8,2	14,3	10,8	17,3	11,4	20	13,9		
STP.V22	*E. laboriense*	La Borie			13,4	7,9	14	9,9	17	12	20,4	13,7	30	14,2
STP.V23	*E. laboriense*	La Borie			12,2	6,6	13,2	9,9	16,2	11,3	19,7	13		13,6
STP.V24	*E. laboriense*	La Borie	9,7	5,5	12,1	7,6	13,3	9,3	16,6	10,7	19,9	13,8		
UM-BRI6	*E. laboriense*	La Borie	8,4	4,9	10,3	6,5	11,9	8,9	15,6	10,3	19,7	12,1	28,1	13,2
UM-BRI7	*E. laboriense*	La Borie					13,7	9,3	18,6	11,9	22,1	14,2	30,1	14,6
UM-TOU-118	*E.* nov sp A	Tourouzelle					14,2	9,5						
UM-TOU-36	*E.* nov sp A	Tourouzelle							17,1	13,2	19,5	15,2	28,8	18
UM-TOU-37	*E.* nov sp A	Tourouzelle					14,1	8,7	16,8	11,5	21,3	14,4		
UM-TOU-38	*E.* nov sp A	Tourouzelle					11,7		17,2	12,5	20,9	15,9	28,5	16
UM-TOU-39	*E.* nov sp A	Tourouzelle									23,4	15		
UM-TOU-40	*E.* nov sp A	Tourouzelle									21,2	14		
UM-TOU-41	*E.* nov sp A	Tourouzelle							17	12,2				
UM-TOU-42	*E.* nov sp A	Tourouzelle					14,9	10,2						
UM-TOU-43	*E.* nov sp A	Tourouzelle					15,5	10,2						
UM-TOU-65	*E.* nov sp A	Tourouzelle	9,8											
UM-TOU-80	*E.* nov sp A	Tourouzelle					16,3	11,8						
UM-TOU-87	*E.* nov sp A	Tourouzelle											34,3	17
UM-TOU-89	*E.* nov sp A	Tourouzelle									23,2		33,5	18,1
UM-TOU-90	*E.* nov sp A	Tourouzelle											34,4	16,4
UM-TOU-91	*E.* nov sp A	Tourouzelle											29,8	17,6
UM-TOU-92	*E.* nov sp A	Tourouzelle									22,3	12,6		
UM-TOU-94	*E.* nov sp A	Tourouzelle			13,3	8,2								
UM-SEL-105	*E.* nov sp B	St-Eulalie		4,3	10,6	7,2	12,9	8,2	15,2	9,7	18,5	11,6	26,5	12,2
UM-SEL-107	*E.* nov sp B	St-Eulalie	9,6	4,9	11,2	7,1	12,4	8,9	13,5	11,1	17,6	11,8		
UM-SEL-108	*E.* nov sp B	St-Eulalie									20,2	13,1		13,3
UM-SEL-109	*E.* nov sp B	St-Eulalie				7,1	12,6	8,3	14,7	9,9	17,9	11	27,1	12,4

Specimen	Taxa	Localité	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2	Lm3	Wm3
UM-SEL-110	*E*. nov sp B	St-Eulalie									17,8	10,7	26,1	12,4
UM-SEL-111	*E*. nov sp B	St-Eulalie			9,9	6,1	12	7,8	14	8,6	17,9	10,3		11,2
UM-SEL-116	*E*. nov sp B	St-Eulalie							16	9,6	18,8	11,7		
S.L.FM3	*E*. nov sp B	Féline de Minervois	9,1	4,6	10,4	6,5	12,5	8,6						
CES4224	*L*. aff. *leptorhynchum*	Cesseras							23,5	16,9				
RVL6-3	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 6												15,8
RVL6-4	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 6	14,1	9										
RVL4-1	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 4					18,2	14,6	23,9	17,7	28,6	19,6		
RVL4-2	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 4							22,8	15,3	27,1	17,6		
RVL4-4	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 4											37,2	18,2
RVL-136	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2			14,3	9,2								
RVL2-128	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2									23,2	13,8		
RVL2-129	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2									26,5	16,23		
RVL2-13	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2							21,5					
RVL2-134	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2									25,2	16,4		
RVL2-136	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2			15,1	11,7								
RVL2-14	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2							21,4	13,3	27,4	16,2		
RVL2-149	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2								13,9	23,7	17,2	36,1	16,3
RVL2-15	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2			16,4	11,4	18	13,2	18,8					
RVL2-16	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2							22,7	16,4				
RVL2-17	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2												17,1
RVL2-47	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2	14,3	9,1	14,9	11,2	17,9	13,1						
RVL2-49	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2									24,3		35,3	16,1
RVL2-50	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2			16,2	11,1	17,4	12,7						
RVL2-51	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2			17	12,2								
RVL2-59	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2	13,6	8,9										
RVL2-61	*L*. cf. *leptorhynchum 1*	La Rouviolle 2									27,7	15,8		
PAIL0002	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples									24,5	16,1	31,6	16,5
PAIL0003d	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples								13,4	25,4	15,25	34,24	15,3
PAIL0003g	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples	11,7	6,7	14,5	7,3	16,7	12,1						
Pail0007	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples					15,8	11,6						
Pal008	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples	12,6	9,7	14	11,3	16,7	12,5	16,7	16,1	22	16,8	33,5	18
Pal009d	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples	12,4	8,1	15,1	10,3	16	11,4	19,3	14,4	22,1	16,3	32,6	15,7
Pal009g	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples	12,2	8,1	14,8	10,4	16	11,4	19	14,1	22,7	15,5	32,6	16
Pal010d	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples						8,8	20,9	13,4	24,8	14,6		
Pal010g	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples					15,7		21,4	13,7	25,4	15,3		
Pal011	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples									22,2	16,2	35,7	17,25
Pal012	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples											34,11	15,7
Pal013	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples												17,1
Pal015	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples												17,1
Pal016	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples												16,5
Pal017	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples									25,6	15,3		
Pal018	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples							24,2	14,5				
Pal019	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples							21,1	14,3				
Pal020	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples							21,2	14,1				
Pal023	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples			18	12,1								
Pal024	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples			16,8									
Pal025	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples			15,3	10,9								
Pal026	*L*. cf. *leptorhynchum 2*	Naples			15,6	9,5								

Specimen	Taxa	Localité	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2	Lm3	Wm3
Pal027	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			15	10,9								
Pal028	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	13,2	8,5										
Pal029	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	14,3	9,7										
Pal030	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	13,45											
Pal031	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	13,6	8,1										
Pal032	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples	12,7	9,3										
Pal040	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples											32,7	16,4
Pal041	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples					18,3	13,8						
Pal047	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples			15	10,3								
Pal214	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Naples											33,9	16
UM-MGL521	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel									25,8	16,6		
UM-MGL522	*L.* cf. *leptorhynchum 2*	Mas de Gimel												12,6
UM-AUM052	*L. leptorhynchum*	Aumelas							24,8	16,6				
UM-AUM075	*L. leptorhynchum*	Aumelas								16,7		18,2		
UM-AUM080	*L. leptorhynchum*	Aumelas					16,8	11,7	20	15,6	28,1			
UM-AUM118	*L. leptorhynchum*	Aumelas							20,2	16,2	26,9	18,7		
UM-AUM139	*L. leptorhynchum*	Aumelas			17,6	13,8								
UM-AUM1441	*L. leptorhynchum*	Aumelas						12,8	22,3	15,2				
UM-AUM1443	*L. leptorhynchum*	Aumelas										16,7		
UM-AUM1452	*L. leptorhynchum*	Aumelas							19,9	13,2	22,6			
UM-AUM1454	*L. leptorhynchum*	Aumelas									25,6	16,2		
UM-AUM163	*L. leptorhynchum*	Aumelas								15,9				
UM-AUM179	*L. leptorhynchum*	Aumelas	16	10,9										
UM-AUM229	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM239	*L. leptorhynchum*	Aumelas							17,3		24,2	14,4		
UM-AUM252	*L. leptorhynchum*	Aumelas									27,4	17,7		
UM-AUM260	*L. leptorhynchum*	Aumelas											37,5	18,4
UM-AUM264	*L. leptorhynchum*	Aumelas										15,5	38	16,2
UM-AUM269	*L. leptorhynchum*	Aumelas			18,4	13,7								
UM-AUM280	*L. leptorhynchum*	Aumelas						12,9	24,1	16,7	30,4	18,1	37,3	17,1
UM-AUM286	*L. leptorhynchum*	Aumelas							23,4	15,1				
UM-AUM287	*L. leptorhynchum*	Aumelas					19,1	12,2						
UM-AUM289	*L. leptorhynchum*	Aumelas					17,7	14						
UM-AUM291	*L. leptorhynchum*	Aumelas									22,5	14,8		18,8
UM-AUM292	*L. leptorhynchum*	Aumelas											39,6	17,4
UM-AUM400	*L. leptorhynchum*	Aumelas											35,8	17,1
UM-AUM403	*L. leptorhynchum*	Aumelas							20,6	15,9	25,8	17,9		
UM-AUM405	*L. leptorhynchum*	Aumelas					18,5	12,6	23	15,9	27,3	17,3		
UM-AUM409	*L. leptorhynchum*	Aumelas	16,3	10										
UM-AUM416	*L. leptorhynchum*	Aumelas	14,3		16,2		17,3			15,6				
UM-AUM417	*L. leptorhynchum*	Aumelas	14,7	10,7										
UM-AUM420	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM421	*L. leptorhynchum*	Aumelas	14,6		15,6	12								
UM-AUM422	*L. leptorhynchum*	Aumelas							26,1	14,5				
UM-AUM425	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM436d	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM436g	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM455	*L. leptorhynchum*	Aumelas										16,7	36,8	17,8
UM-AUM51	*L. leptorhynchum*	Aumelas	18	11,8	19,4	14,3	20	15,4	24,1	16,1				

Specimen	Taxa	Localité	Lp2	Wp2	Lp3	Wp3	Lp4	Wp4	Lm1	Wm1	Lm2	Wm2	Lm3	Wm3
UM-AUM537	*L. leptorhynchum*	Aumelas			20,1	14,1								
UM-AUM538	*L. leptorhynchum*	Aumelas												
UM-AUM561	*L. leptorhynchum*	Aumelas	16,1	10,3										
UM-AUM673	*L. leptorhynchum*	Aumelas					19,4	13,1						
UM-AUM675	*L. leptorhynchum*	Aumelas			16,9	12,4								
UM-LIV39	*L. leptorhynchum*	La Livinière 2									27,6	16,4		
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière	15,5	9,7										
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière			15,3	11								
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière			17,2	12,2								
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière							23,2	13,8				
?	*L. leptorhynchum*	La Livinière									27,5	17,1		
FSL2576	*L. leptorhynchum*	La Livinière												
FSL2648	*L. leptorhynchum*	La Livinière					18,1	12	18,6	13,2	25,9	16,8	35,6	16,7
FSL2653	*L. leptorhynchum*	La Livinière			17,1	12,8	17,9	12,9	21,9	13,3	26,1	16		
FSL2654	*L. leptorhynchum*	La Livinière							22,5	13,5	26,7	16		
FSL2658	*L. leptorhynchum*	La Livinière					18,1	14,3						
FSL2673	*L. leptorhynchum*	La Livinière							23	15,2	26,2	17		18,9
FSL2673	*L. leptorhynchum*	La Livinière			16,3	10,9								
FSL2674	*L. leptorhynchum*	La Livinière									29,6	16,6		
FSL2678	*L. leptorhynchum*	La Livinière				11,4								
FSL2689	*L. leptorhynchum*	La Livinière	12	6,5	15,1	9,7	17,5	11,9	21,9	14	26,8	15,6	37,1	17,2
FSL2692	*L. leptorhynchum*	La Livinière	10,9	8,6	13,9	10,7	16,7	11,4		12,3				
FSL2700 d	*L. leptorhynchum*	La Livinière	15,5	12,5	18,2	13,6	19,7	13,6	22,1	17,8				
FSL2700 g	*L. leptorhynchum*	La Livinière			16,7	14,1	19,1	14,9	21,2	15,2	26,9	17,8	34,6	18,4
FSL2701 d	*L. leptorhynchum*	La Livinière			14	10,6	16,6	12	22,7	15,3	24,2	16,3	36,2	16,6
FSL2701 g	*L. leptorhynchum*	La Livinière	13,2	8	13,9	9,9	15,7	11,4	21,5	14,9	26	16,4	36,3	16,4
FSL2702 d	*L. leptorhynchum*	La Livinière	14,3	9,1	18,3	12,2	18,8	13,6	23,7	13,1	27	17,1		
FSL2702 g	*L. leptorhynchum*	La Livinière			18,4	12,6	18,3	14,8	24,5	15,3	26,2	16,5	35,9	15,8
FSL2932	*L. leptorhynchum*	La Livinière											37,1	16,8
FSL2935	*L. leptorhynchum*	La Livinière					19,4	13,9	21,7	14,8	27,8	17,9		
FSL2936	*L. leptorhynchum*	La Livinière									29,3	16,7	35,5	17,6
FSL2937	*L. leptorhynchum*	La Livinière			18,6	11,3	18,9	13,2	21,4	14,1		16,35	34,9	17,1
FSL2938	*L. leptorhynchum*	La Livinière										17,4	35,6	17
FSL2939	*L. leptorhynchum*	La Livinière												16,6
FSL2940	*L. leptorhynchum*	La Livinière											31,4	13,7
RVL2-24	*L.* sp. A	La Rouviolle 2					19,5	15,2						
UM-MTP03	*L.* sp. D	Mas de Piquet									22,7	15,4		
LMG-1	*L.* sp.C	Les Mourges											38	17,9
UM-SFM215	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres												20,1
UM-SFM216	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres					24	16,5						
UM-SFM217	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres					24,5	18,2						
UM-SFM219	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres							25,6	17,7				
UM-SFM220	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres			19,6	15,1								
UM-SFM223	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres		12,6										
UM-SFM80	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres												19,5
UM-SFM85	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres					22,5	17,2						
UM-SFM88	*L. tapirotherium*	St-Martin de Londres	16,9	13										
FSL2928	*Ls. ? occitanicus*	La Livinière							18,9	11,2				
FSL2931	*Ls. ? occitanicus*	La Livinière									21,5	12,6		
UM-MPT02	*Ls.* cf. *occitanicus*	Mas de Piquet									19	12,9		
UM-MPT04	*Ls.* cf. *occitanicus*	Mas de Piquet									21,1	12,6		13,1
MNHT.ISS-57	*Ls.* cf. *occitanicus*	Issel					13,1	9,8	17	11,9	20,6	14,1	31,5	14,9
MHN.AIX.PV.2017.6.1.2	*Ls. maurettei*	Palette	7,4		8,1	6			12	7,9	14,4	9,3	18,2	9,7
MHN.AIX.PV.2017.6.1.2	*Ls. maurettei*	Palette			8,1		8,9							

ANNEXE 4 - Supplematary data : Phylogénie

1. Matrice Principale

```
A=0+1, B=1+2,
Phenacodus intermedius
Cambaytherium spp.
Hallensia spp.
Radinskya yupingae
Lophiaspis mauretteï
Lophiaspis cf occitanicus (Mas de Piquet)
Lophiaspis occitanicus (Issel)
Lophiodon baroensis
Lophiodon remense (Paris basin)
Lophiodon remense (Geiseltal)
Lophiodon leptorhynchum (La Livinière)
Lophiodon tapirotherium
Lophiodon tapiroides
Lophiodon buchsowillanum
Lophiodon cuvieri (Paris Basin)
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
Lophiodon medium
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodon lautricense
Lophiodon parisiense
Lophiaspis baicheri
Eolophiodon laborierense
Eolophiodon nov sp B
Eolophiodon nov sp A
Lophiodon eygalayense
Lophiodon aff eygalayense
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
Litolophus gobiensis
Paleomoropus jepsensi
Protomoropus gabuniai
Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)
Lophiodon cf leptorhynchum (La Rouviolle 2)
Lophiodon tapirotherium (Saint Martin de Londres)
Lophiodon cf leptorhynchum (Naples)
Lophiodon sp (Les Mourgues)
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps
Hyrachyus minimus
Homogalax protapirinus
Heptodon calciculus
Chasmotherium depereti
Chasmotherium cartieri
Cardiolophus radinsky
Arenahippus grangeri
Pachynolophus eulaliensis
Eurohippus messelensis
Pliolophus quesnoyensis
Cymbalophus hookeri
Propalaeotherium isselanum
Chowlia europea
Isectolophus latidens

          10        20        30        40        50        60        70        80        90       100
0110100100 -0-----001 0---00101 -0011110-01 0011001100 0001010--- 0-10001001 -001020--- 00?0?0?0-0 ?3010--101
??1?100100 -A1001-000 ----00101 -0000100--0 0000100000 0001010--- 0-00001001 10B1110--- 00?10AA0-0 1000---000
000?100101 00-----00? ----010111 -0-0001-?1 0100-0000- 0001010--- 0-00011000 -0111110--- 0110011??? ?300---?00
???0100100 -0-----000 ----0?1?1? ??????-?1 0100000100 0000010--- 0-00010000 1120110--- 00?0?????? ??????????
0010111011A 0A00000001 0A-0100A01 -10111AA-10 A1011111101 0110000A10? 0-10011110 1120000--- 01011--0-0 ?0010011100
???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0??
???????0?? ???????0?? ???????0?? -1011101-1? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0??
???????0?? ???????0?? ???????0?? 0A0007010? 0100?011?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0?? ???????0??
??1A111--1 0A1101A1A1 A10A1AA111 0A0011A100- 0A100A11A0 A011--011A 11B00B10A0 A1?11--A10 0A0A1011A0
A01A1A1--1 0AAA0111A1 0A0012AA111 -AA111AA00A A10A1110A- 011A0AAAA0 A011--0110 11BA0BAAA0 A1011--A10 0A0AA011A0
001A111--1 011101AAA1 A10A1AAA11 -A1A1A?0AA A1AA1111A?A 0110001IA0 A01A1101111 11B00B11AA A1011--A10 010AA01100
0?1?111--1 011101111A1 11101AA111 -A1A1A000A 11AA1111A00 1010A1100 A01A1101111 11B10BA1A0 A1011--110 010A1001AA
???1111--1 0111111201 1110111111 -1111000-1 110A111100- A0100111110 101A110101 1121020--- 01?11--111 0100-00100
?-1?0-1--1 0110011101 A?201111001 -A011110-1A 1111111110A 0010001001 0-11--0110 11200B1001 010-1--0-1 010A001100
??1?1?1--1 0111011201 011A111111 -A11110-0A 110A111100- 0010014110 1011--0100 1120011110 11011--111 0100-01100
??1?111--1 0101011201 0111011111 -011100--1 1100111100- 0010011110 1011--0110 1120AAAA10 A1111--A11 010A100110
????????? ?????????? ?????1?001 -101111-11 1101111A01 0?10?0110? 0-10011110 11?0?1?01? ?1?0?????? ??????????
0010111--1 00---0001 A10A10A001 -A0A1AA-AA 1101111A1A1 01100AA1A0 A01001A110 11200AA1A0 A1011--A10 010A101100
001?111--1 0A1000001 0100111A1A 010111A001A 110A1111AA1 0110AAA110 A01011101? 11200AAA01 A1011--A10 010A1011A0
??10?????1 0A1000000A A1001010?1 -A011A0-11 110A111A01 0110AAA110 0-1001A110 112000A010 02?????0-0 1101101100
????1?????1 0A1101111? 0100111011 -001100--1 1100111100- 00100114A?? 1011--0110 1120010--- 01?11--??? ??????????
1-11111--1 0111011101 A1AA111A11 -A0111A0-A1 A1AA1111A00 0A100AAAA0 A011--0110 11B00BAAA0 A1?11--A10 01A-001100
????11???0 -1000100000 10-1111101 -101110-11 1101111101 0100110--- 1110011?0? 0110110--- 11?0?????? ??????????
????1?????1 0100010001 1101111111 -101110-11 1101111101 0100110--- 1110011?0? 0110110--- 11?0?????? ??????????
0-11111--1 0A1101111? 01A01AA11A 0A111A0001 1101111101 0110100--- 0-10011A110 1120010--- 11?0?????? ??????????
??111111--1 011A011101 010A11A111 -1111AA-11 A10A111A00 0110000A1A0 A01AA10110 11B001A110 A1011--0-0 010A101100
??11?????1 0111A11201 A110111111 -A11100--1 1100111100- 11100A11A0 A011--0110 11200BA011 01?????0-0 0111000100
??1A1?????1 0111011111 0100111A11 -0111AA001 1101A111A01 0110000A1A0 A01A11A110 11200B1100 A1?11--A10 01A0-011A0
????1?????1 0111011A01 0100111111 -01110A--1 1100111100- 0110000101 1011--0110 1120011001 11?0?????? ??????????
1-001100-? ?110001101 0100?10111 -101100--1 1111111100- 00?0?0110? 0-11--0100 1010011021 0100?0-0-0 ?200-00100
1-??1100-1 ?110110101 0100111111 -101100--1 1111111100- 00?1011000 0-11--0101 1010111000 01?100-110 0100-00100
1-001100-1 0110001101 0100?00101 -001100--0 0100?1?101 00?0010--- 0-10110110 1110110--- 01100?0-0 0000-01000
001?1000-1 0110010001 0100?00101 -001100--0 0100?1?101 00?0010--- 0-10110110 1110110--- 01100?0-0 0000-01000
001?1100-1 0110011101 0100?1010A 01111110-10 0001111101 0110010--- 0-11--0110 1110110--- 01?0?0-0 ?200-00100
1-010-00-1 0111011211 01?0110110 111111001-? ?????????? 1?0?0????0 0-11--01?? 11?0010--- 020-00-??1 0?10-101?0
1-010-00-1 0111011211 0100110110 111111001-1 0101111100- 1110?A0--- 0-11--0110 1121A10--- 01?0?????1 0100-1111?
0000100100 -0----0001 00-0110101 -101100--1 0011010101 0110010--- 0-10010110 1110010--- 01?101?0-0 ?101100100
01101100-0 -1110100000 0100?010101 -100110-01 0001000A10 0100010--- 0-00010110 1110110--- 01?1010??? ???1101001
????1100-1 0100000001 0100110111 -00AAA0-11 0000100A01 0000010--- 0-A0010010 0120110--- 00?1010100 1101002001
01101100-0 -1110111101 0100?10101 -0000100--1 0000010000- 0000010--- 1110?A0A10 0110110--- 111100-??? ????????0
Pliolophus quesnoyensis 0111011001 0100010101 -0?0100--1 000010A1A0 0000010--- 0-00010A00 1120110--- 00?100-0-0 ?3010000?1
Cymbalophus hookeri ????1?00-0 -1000111001 0100010101 -000100--1 0000010101- 0000010--- 0-00011100 1011110--- 01?1010100 ?101001101
Propalaeotherium isselanum 01101100-0 -0----0001 00-0?11?1 -001100--1 0000000000- 0110010--- 1100010?10 1110?A0--- 110100-0-0 1100-02000
Chowlia europea ?????????0 -0----0000 -1001101?1 -010010-01 0001101110 0?17010--- 0-10110110 11BAA10--- 0-?3010??? ???1102000
Isectolophus latidens ??0?0-0--1 0111011011 1100110100 10A1110011 0000011?A01 0010000--- 0-11--0110 1110110--- 01?-00-0-0 100??02000
```

A=0+1, B=1+2,	110	120	130	140	150	160	170	180	190	200	
Phenacodus intermedius	1010111101	1?00000000	0111110000	1001010110	10102-0000	0??1100?0?	0110?0?01?	0?0000?0??	??????????	??????0000	?0?
Cambaytherium spp.	-00-001AA1	0-----0110	???1??0100	?010?????0	??102-0??0	1??1110?00	?01?11?11?	??0100?0??	??????????	??????-000	?01
Hallensia spp.	-01??11110	0110000111	?1001?1000	1001?????0	???1020?00	1?0???1?10	1????1?11?	?11???0101	000???????	????120010	??1
Radinskya yupingae	??????????	??????????	????1??000?	?1???00??0	????????0?	1?????????	??????????	??????????	??????????	?????????0	???
Lophiaspis maurettei	-011101101	1110000000	?0?1?00010	0?11100111	0?110010?1	??0??????0	?????????1	0112000??0	1A00100010	0000??11-1	?10
Lophiaspis cf occitanicus (Mas de Piquet)	??????10-1	A11?010???	??????????	??????????	???????1???	??????????	??????????	??????????	??????????	??????11-?	???
Lophiaspis occitanicus (Issel)	-1111010-1	A110000110	??????????	??????????	??11??1???	??????????	??????????	??????????	??????????	???????1-?	???
Lophiodon baroensis	-1111010-1	A110010110	??????????	??????????	??2???11??	??????????	??????????	??????????	??????????	??????11-1	?11
Lophiodon remense (Paris basin)	-1111A1A01	A110AA0110	??????????	????100???	??210211??	???0?1?1?1	???????1???	011??00?A1	11111??101	10111211-1	?00
Lophiodon remense (Geiseltal)	-1111A1A01	A1100A0110	2001000110	1011100010	0?21021A11	1?10111??1	1000001???	?11???0???	??????????	??????11-1	0AA
Lophiodon leptorhynchum (La Livinière)	-111101A01	AA100A011A	?001A00110	1010100010	00211211?1	1??0111111	?000001-01	0112000201	11????????	??????11-1	110
Lophiodon tapirotherium	?111?A1101	1110000110	??111?011?	00??100010	0021A111?1	1?????????	??????????	??????1?11	111???????	????12A1-1	0A1
Lophiodon tapiroides	-1101010-1	11101101??	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	???110??0?	???????11-1	??1
Lophiodon buchsowillanum	-1111010-1	A010000110	?001100110	1011?00010	0?21??11?1	1?????????	??????????	??????????	??????????	??????11-?	001
Lophiodon cuvieri (Paris Basin)	-1101A1101	1-B1110110	??1?0?0?1?	?010?????0	0?21001??1	1?????????	??????????	??????????	??????????	??????11-1	001
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)	-1101A1A01	A111AA0110	?011?0?11?	???????0??	0?210?11?1	1110111???	?000001??1	0112001???	??????????	??????11-1	001
Lophiodon medium	-110111A01	1110110110	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????11-1	???
Lophiodon rhinocerodes	-1101A1A01	1110000?1?	??????????	??????????	??????????	??????????	?????????1	??????????	0112001?11	1111100101	10121211-1	???
Lophiodon lautricense	-110111A01	1-11110110	2?1?1?0110	?01??01010	?0210011??	???01112?1	?000001-01	0?1200?111	1111100101	1A111211-1	001
Lophiodon parisiense	-111111101	A11001011A	??????????	??????????	??2???11??	?????????1	??????????	??????????	??????????	??????11-1	001
Lophiaspis baicheri	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????A???	???
Eolophiodon laboriense	-111101A01	A1100A0110	?001100010	01110A0110	0011011A?1	1100011110	?0A0001??1	0112000200	1A0??????1	00010B11-1	0AA
Eolophiodon nov sp B	-1111A1101	11100A0110	?00110?010	011110011?	0?1100111?	??????????	??????????	??????????	??????????	??????11-1	010
Eolophiodon nov sp A	-111101A01	A1100A0110	??????????	??????????	??????????	?????1????	?000001???	????????1?	10?110??1?	???????11-1	???
Lophiodon eygalayense	-11??01?0?	?11?00011?	??0???????	??????????	??2???11??	??????????	??????????	??????????	??????????	??????11-1	?01
Lophiodon aff eygalayense	-1111010-1	1110AA0AA0	?001100110	0010100?10	00210111?1	1???????1?1	??????????	01?2??????	????????1??	????1??11-1	001
Eomoropus pawnyunti	??????????	??????????	??????????	?????00???	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	???????1??1	???
Eomoropus amarorum	-10111111?	1010000101	???0??1000	11?1?00111	00????1?10	1??????01?	?????1?111	101200?2??	??????????	??????01-1	???
Litolophus gobiensis	-102101111	1000000001	?0001?0?01	1?111010?1	01101-101?	1??????010	???2?11?111	0111????2??	??????????	??????01-1	0?0
Paleomoropus jepsensi	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	???????0???	???
Protomoropus gabuniai	??????1111	1110000111	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	?????????0	100???????	??????001?	???
Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)	-1111A1A01	A1100A0110	?00?1??110	???0100010	0?210?111?	??????????	??????????	????????01	1111001101	11-11211-1	110
Lophiodon cf leptorhynchum (La Rouviolle 2)	-1111A1A01	1110AA0110	??????????	??????????	???2???1???	??????????	???0?0?????	????????01	111????1??	?1-???11-1	???
Lophiodon tapirotherium (Saint Martin de Londres)	-A11111101	1110?00110	???????110	??1?100010	00??????1?	??????????	??????????	????????11	111???????	??????11-1	???
Lophiodon cf leptorhynchum (Naples)	-1111A1A01	1110AA011A	????????1?	??1????11?	??210211??	??????????	??????????	??????????	???????11?1	11-1??11-1	?10
Lophiodon sp (Les Mourgues)	??????1101	1?1??10110	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	???????1??1	???
Hyrachyus modestus	-110?010-1	1120001---	1010000011	0000100100	?111010000	1101021010	2121110110	0112110211	1010011111	01-2??11-1	000
Hyrachyus princeps	-1101010-1	1120001---	?01010?0??	0000?00??0	??210100?0	1?????????	??????????	??????????	??????????	??????01-1	100
Hyrachyus minimus	-1100010-1	1120001---	?01?1??0??	???????1?0	011???11??	??01021???	?11?110???	??1???????	??10011111	01-2??11-1	100
Homogalax protapirinus	-?100010-1	1120000110	0??0??0000	?010??0110	????????0?	1??1021?10	212?11?110	011101?200	00?????????	??????0001	???
Heptodon calciculus	-1A01A10-1	1?20010000	2011100011	0110100000	0101001000	11?1021010	1121110111	101211020?	????1???1?	??????0011	100
Chasmotherium depereti	-1101110-1	1120001---	??????????	??????????	???????1???	??????????	??????????	??????????	??????????	??????11-1	101
Chasmotherium cartieri	??1???10?1	112?001---	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	????????11	1000101111	01-21201-1	???
Cardiolophus radinsky	-0A1100101	0120000110	00001?0000	0011010010	010???1?0?	1?????????	?????????0	0?1101????	??????????	???????001	10?
Arenahippus grangeri	1111001010	1110010001	?01010?00?	0?01?????0	?101010000	2001?11010	212111?111	?1120?02??	??????????	??????0010	000
Pachynolophus eulaliensis	0001011011	A100000111	?010110000	0101110110	10000-0100	1?????????	??????????	????????00	000??011?1	00?1??1011	?1?
Eurohippus messelensis	??????????	??????011?	??1?1????0	0?01?????0	0??10200?0	2?0102??10	2121?1001?	1112????2??	??????????	???????1-1	000
Pliolophus quesnoyensis	0110A11110	1110000111	??????????	??????????	??01001???	?????11???	???????111	?1?20???00	A00???00?1	0001110011	???
Cymbalophus hookeri	0011011110	1110000111	??????????	???????0???	??????????	??????????	??????????	????????00	1000100110	0001000011	???
Propalaeotherium isselanum	-112001110	0100000111	0010100000	0001101000	0111010000	1001011010	2110110111	?112????2??	????????1?	?000??11-1	000
Chowlia europea	-111100111	112?000111	??????????	??????????	??1???0???	??????????	??????????	??????????	??????????	????12A001	???
Isectolophus latidens	-111101101	1120000111	00?0??0010	0000?0?100	??1?????00	????????11	212?11????	??????????	??????????	??????0011	???

2. Liste des spécimens codés

Taxa	Nombre spécimens	N° Specimen	Direct observations	Additional references
Lophiodontidés				
Lophiaspis maurettei	23	FSL 2084, MHN.AIX.PV.2017.6.1.1, MHN.AIX.PV.2017.6.1.2, MHN.AIX.PV.2017.6.4, MHN.AIX.PV.2018.26.2, MHN.AIX.PV.2018.26.1, MHN.AIX.PV.2018.26.3, MHN.AIX.PV.2017.6.5, MHN.AIX.PV.2019.5.1, MHN.AIX.PV.2019.5.2, MHN.AIX.PV.2019.5.3, MHN.AIX.PV.2019.5.4, MHN.AIX.PV.2019.5.5, MHN.AIX.PV.2019.5.6, MHN.AIX.PV.2019.5.7, MHN.AIX.PV.2019.5.8, MHN.AIX.PV.2019.5.9, MHN.AIX.PV.2019.5.10, MHN.AIX.PV.2019.5.11, MHN.AIX.PV.2019.5.12, AMU13084, AMU70397, AMU200196	FSL, MNHN,UM	Repelin 1930
Lophiaspis baicheri	2	FSL3099, IPS-3747	FSL, ICP	
Lophiaspis cf *occitanicus* (Mas de Piquet)	3	UM-MPT02, UM-MPT04, FSL3094	UM, FSL	
Lophiaspis occitanicus (Issel)	5	MNHT- ISS-57,NHB ISS68, NHB ISS69, NHB ISS70, NHB ISS76	NMB, MHNT	
Eolophiodon laboriense	141	MHNT.PAL.2010.19,3,1, MHNT.PAL.2010.19,3,2, MHNT.PAL.2018.3.1, MHNT.PAL.2018.3.2, MHNT.PAL.2018.3.3, MHNT.PAL.2018.3.4, MHNT.PAL.2018.3.5, MHNT.PAL.2018.3.6, MHNT.PAL.2018.3.7,MHNT.PAL.2018.3.8, MHNT.PAL.2018.3.9, A.SP2.276, A.06.SP2.12, A.07.SP2.102, A.07.SP2.73, A.07.SP2.40, A.07.SP2.166, A.07.SP2.109, A.08.SP5.15, A.08.SP5.04, A.09.SP5.45, A.16.SP0.15, UM BRI-5, UM BRI-6, UM BRI-7, STP-S3, STP-V1, STP-V3, STP-V4, STP-V5, STP-V7, STP-V8, STP-L9, STP-L10, STP-V11, STP-L12, STP-T13, STP-V15, STP-V16, STP-V18, STP-V19, STP-V21, STP-V22, STP-V23, STP-V24, STP-T18, A.07.SP2-171, A.08.SP2-199, A.08.SP5-09, A.08.SP2-196, A.07.SP2-128, A.08.SP5-03, A.13.SP2-278, A.08.SP2-190, A.06.SP1-75, A.08.SP5-32, A.13.SP2-281, A.13.SP2-282, A.09.SP2-206, A.07.SP2-105, A.06.SP2-02, A.13.SP2-279, A.15.SP2-310, A.07.SP2-110, A.07.SP2-106, A.06.SP2-16, A.13.SP2-283, A.13.SP2-280, A.07.SP2-120, A.07.SP2-172, A.08.SP2-188, A.08.SP2-192, A.10.SP5-50, A.11.SP2-237, A.06.SP2-26, A.09.SP6.01.10, A.09.SP6.01.09, A.07.SP2-163, A.07.SP2-65, A.07.SP1-139, A.07.SP2-144, A.13.SP2-273, A.16.SP0-14, A.16.SP0-15, A.16.SP8-06, A.17.SP8-44, A. 17.SP8-45, A. 17.SP8-46, A.18.SP2-330.1, A.18.SP2-330.2, A.18.SP2-331, A.18.SP2-332, A.18. SP2-333, A.18. SP2-334,A.18.SP2-335, A.18.SP2-336, A.18.SP2-338, A.18.SP2-339, A.18.SP2-340, A.18.SP7-04, A.18.SP9-01.1, A.18. SP9-01.2, A.19.SP2-346, A.19.SP2-347, A.19.SP2-348, A.19.SP2-349, A.19.SP2-350.1, A.19.SP2-350.2, A.19.SP2-351, A.19.SP2-352, A.19.SP2-353, A.19.SP2-354, A.19.SP2-355, A.19.SP2-356, A.19.SP2-357, A.19.SP2-358, MHNT.	UM, MHNT	

		PAL.2018.22.3, A.07.SP2.74, A.06.SP1.43, A.09.SP2.210, A.15.SP2.312, A.18.SP7.04, A.09.SP6.01.3, A.09.SP6.01.4, A.07.SP2.36, A.13.SP2.277, A.09.SP5.41, A.07.SP2.71, A.07.SP2.155, A.06.SP1.31, A.15.SP8.02, A.09.SP6.01.6, A.09.SP6.01.5, A.07.SP2.107, A.09.SP6.01.7, A.07.SP2.119, A.07.SP2.50, A.06.SP2.03, A.06.SP2.14, A.07.SP2.103, A.07.SP2.56, V.Si1, V.Si3, STPaI002		
Eolophiodon nov sp A	50	UM-TOU-28, UM-TOU-29, UM-TOU-30, UM-TOU-31, UM-TOU-32, UM-TOU-33, UM-TOU-34, UM-TOU-35, UM-TOU-36, UM-TOU-37, UM-TOU-38, UM-TOU-39, UM-TOU-40, UM-TOU-41, UM-TOU-42, UM-TOU-43, UM-TOU-44, UM-TOU-45, UM-TOU-46, UM-TOU-47, UM-TOU-48, UM-TOU-49, UM-TOU-50, UM-TOU-51, UM-TOU-53, UM-TOU-57, UM-TOU-80, UM-TOU-81, UM-TOU-84, UM-TOU-85, UM-TOU-87, UM-TOU-88, UM-TOU-89, UM-TOU-90, UM-TOU-91, UM-TOU-92, UM-TOU-94, UM-TOU-94, UM-TOU-96, UM-TOU-99, UM-TOU-100, UM-TOU-101, UM-TOU-109, UM-TOU-110, UM-TOU-111, UM-TOU-112, UM-TOU-113, UM-TOU-116, UM-TOU-118, UM-TOU-119, UM-TOU-120, UM-TOU-121	UM	
Eolophiodon nov sp B	20	UM-SEL-112, UM-SEL-104, UM-SEL-113, UM-SEL-114, UM-SEL-42, UM-SEL-57, UM-SEL-115, UM-SEL-111, UM-SEL-110, UM-SEL-107, UM-SEL-116, UM-SEL-109, UM-SEL-105, UM-SEL-108, UM-SEL-117, UM-SEL-118, STP.V.156, STP.T2, A.16.SP0-16	UM	
Lophiodon baroensis	4	IPS-3399, IPS-9060, IPS-32601, IPS3244	ICP	
Lophiodon remense (Paris Basin)	130	FSL1929, FSL1948, FSL1936, FSL1937, FSL1939, FSL1938, FSL1930, FSL1956, FSL1957, FSL1926, FSL2080, FSL1959, FSL1931, FSL1927, FSL2030, FSL1952, FSL1954, FSL1955, FSL1950, FSL1949, FSL2081, FSL1934, FSL1935, FSL1932, FSL1958, FSL2640, FSL2039, FSL3038, FSL2036, FSL2034, FSL2035, NMB TS497, NMB TS795, NMB TS796, NMB TS667, NMB TS799, NMB TS44, NMB TS977, NMB TS797, NMB TS798, NMB TS97, NMB TS738, NMB TS9, NMB TS665, NMB TS96, NMB TS250, NMB TS440, NMB TS663, NMB TS2, NMB TS3, NMB TS14, NMB TS101, NMB TS103, NMB TS107, NMB TS106, NMB TS104, NMB TS423, NMB TS465, NMB TS477, NMB TS475, NMB TS474, NMB TS476, NMB TS472, NMB TS471, NMB TS486, NMB TS485, NMB TS484, NMB TS642, NMB TS643, NMB TS483, NMB TS425, NMB TS644, NMB TS646, NMB TS648, NMB TS647, NMB TS645, NMB TS735, NMB TS773, NMB TS774, NMB TS775, NMB TS772, NMB TS771, NMB TS891, NMB TS829, NMB TS831, NMB TS833, NMB TS832, NMB TS870	FSL, NMB	Savage et al., 1966
Lophiodon remense (Geiseltal)	194	GMH XIV2980, GMH VI 8 39, GMH Cecile3676, GMH XIV 1000, GMH 3850, GMH VII 338 1951,GMH XXXVI305 1963,GMH 10509b,GMH XXXIII 24a 1962,GMH XXXV 103 1962,GMH XXXV-82d 1962,GMH XXXVIII 69 1964,GMH VI 10556 1950,GMH XIV 702, GMH XIV 753 1956, GMH VI 10 245a,GMH XIV 2227 1954, GMH XV 611, GMH XIV	GM	

		2464, GMH Leo4431, GMH ?/18, GMH VI 10245, GMH LH 3677, GMH LH/9 4435, GMH Cecile IV 3213, GMH XIV 239 1956, GMH CN 19 7452, GMH Cecile ?, GMH 3857 od1?, GMH XIV 3699 1956, GMH XVIII457 1958, GMH XXXV103 1962, GMH XXXV444 1963, GMH XVIII 277 1959, GMH 4439, GMH VI 106, GMH Leo 5913, GMH Leo 4429, GMH L 4428, GMH XIV 2072, GMH Leo 4440, GMH XVIII 1959, GMH Leo 4441, GMH VI 49 10447, GMH VI 49 10447, GMH XIV 2469 1954, GMH XIV 2426 1954, GMH ?2386, GMH VI 32 1950, GMH VI 252 1951, GMH VI 10273, GMH CN 53679, GMH XXII 602 1965, GMH LII 1 71, GMH VI 12 10542, GMH CN 11 3069, GMH LH 3855, GMH XIV 2892 1955, GMH ?10288, GMH VI 10578a, GMH CN/2 3208, GMH XIV15, GMH 3473, GMH 4444, GMH 3857, GMH LEOIII 3681, GMH XIV184**, GMH XXXV219 1967, GMH XXXV 537b 1964, GMH 3853, GMH XXXVI305 1963, GMH XI 146 1954, GMH XIV 3004 1954,GMH XXXVIII69 1964, GMH 4436, GMH CN 17, GMH N XVIII, GMH VI 10289, GMH XIV 697 1954, GMH 3696, GMH LH/17,CUS/5 7459, GMH VI 20, GMH XVIII 1431, GMH VI 10309, GMH VI 466, GMH 4445, GMH Cecilie 3602, GMH 10304,GMH 10295, GMH Leo 3864,GMH XIV6, GMH Leo 3866,GMH VI 139, GMH XXXIII 46 1962, GMH XIV 22, GMH XXXV-47, GMH XXXV 442 1963, GMH XXII 601, GMH XVIII-65a-1990, GMH 42 LII 1971, GMH XVIII 1356 1960, GMH XXXV106, GMH XXXIII 6, GMH VI 12a, GMH VI 1949, GMH ?10219, GMH VI 49 10447, GMH VII 54 1950, GMH 10277, GMH XIV 2972, GMH Cecilie I 3674, GMH VI 471 1951, GMH XVIII 539 1960, GMH VI 12 10542, GMH XIV 1420 1956,GMH VI 113 10309a, GMH VI 22 10279, GMH N VI 22 fischer 1962,GMH 10540,GMH VIII 109, GMH VI 437,VI 9 10539,XIV 824 1954,XVIII 714 1960,XIV 1765,VI 10574 1950,GMH XVIII 1331 1956,106 GMH VIII 10506, GMH XIV 4774-4776 1956, GMH VI 10295, GMH XIV 1546 1954, GMH NVI 21,8022, GMH XIV 4433, GMH XIV 4663,GMH 7465, GMH XIV 1307, GMH XIV 3407, GMH XIV 847, GMH XIV 590, GMH VI 119, GMH XIV 66, GMH XIV 99, GMH VI 106, GMH 3694, GMH XIV 3039, GMH 7453, GMH XIV 2682, GMH VII 3684, GMH VI 10, GMH Celilie 3676, GMH XIV H34, GMH XXII 61, GMH XIV 2990 1955, GMH XXXVI 130, GMH XIV 92 1956, GMH XXII 591, GMH XIV 1956 39790, GMH XIV 2681 1955, GMH VI 10544, GMH VI 38, GMH VI 36 10561, GMH XI 145b 1954, GMH XXII 689 1965, GMH XXII 689 1965, GMH XXII 61, GMH XXXVII?, GMH XXII591, GMH XIV 4774 4776 1956, crane vitrine, Fragnonum, mandibule exposée sans numero		
Lophiodon tapirotherium	61	MNHN EBA2, MNHN EBA32, MNHN EBA371, MNHN EBA629, MNHN EBA966, MNHN EBA11547, Holotype, NMB Iss1, NMB Iss3, NMB Iss4, NMB Iss5, NMB Iss6, NMB Iss7, NMB Iss8, NMB Iss9, NMB Iss10, NMB Iss13, NMB Iss14, NMB Iss15, NMB Iss19, NMB Iss20, NMB Iss57, NMB Iss58, NMB Iss59, NMB Iss60, NMB Iss61, NMB Iss62, NMB Iss63, NMB Iss64, NMB Iss65, NMB Iss66, NMB Iss77, NMB Iss80, NMB	MNHN, NMB	

		Iss81, NMB Iss82, NMB Iss83, NMB Iss84, NMB Iss85, NMB Iss86, NMB Iss87, NMB Iss89, NMB Iss90, NMB Iss91, NMB Iss92, NMB Iss93, NMB Iss94, NMB Iss95, NMB Iss96, NMB Iss97, NMB Iss98, NMB Iss17, NMB Iss18, NMB Iss21, NMB Iss24, NMB Iss67, NMB Iss99, NMB Iss112, NMB Iss113, NMB Iss114, NMB Iss116, NMB Iss117		
Lophiodon medium	39	MNHNARG2, MNHNAGT162, MNHNAGT163, MNHNAGT167, MNHNAGT172, MNHNAGT173, MNHNAGT193, MNHNAGT168, MNHNAGT177, MNHNAGT179, MNHNAGT180, MNHNAGT184, MNHNAGT185, MNHNAGT186, MNHNAGT187, MNHNAGT178, MNHNAGT190, MNHNAGT188, MNHNAGT194, MNHNAGT232, MNHNAGT233, MNHNAGT235, MNHNAGT231, MNHNAGT234, MNHNAGT236, MNHNAGT237, MNHNAGT238, MNHNAGT239, MNHNAGT240, MNHNAGT245, MNHNAGT241, MNHNAGT243, MNHNAGT244, MNHNAGT246, MNHNAGT249, MNHNAGT250, MNHNAGT181, MNHNAGT182, MNHNAGT536	MNHN	
Lophiodon tapiroides	29	UM-GRA03, MNHNCAL156, MNHNCAL157, MNHNCAL158, MNHNCAL159, MNHNCAL162, NMB Ea106, NMB Ea157, NMB Ea109, NMB Ea113, NMB Ea110, NMB Ea111, NMB Ea143, NMB Ea117, NMB Ea126, NMB Ea159, NMB Ea161, NMB Ea160, NMB Ea146, NMB Ea152, NMB Ea169, NMB Ea170, NMB Ea172, NMB Ea214, NMB Ea177, NMB Ea218, NMB Ea175, NMB Ea195, NMB Ea205	MNHN, NMB, UM	
Lophiodon cuvieri (Pars Basin)	36	MNHNCGR29, MNHNCGR30, MNHNCGR31, MNHNCGR32, MNHNCGR33, MNHNCGR34, MNHNCGR35, MNHNCGR37, MNHNCGR39, MNHNCGR41, MNHNCGR48, MNHNCGR49, MNHNCGR51, MNHNCGR52, MNHNCGR53, MNHNCGR54, MNHNCGR55, MNHNCGR60, MNHNCGR97, MNHNCGR98, FSL2089, NMB Jy1, NMB Jy2, NMB Jy3, NMB Jy4, NMB Jy5, NMB Jy8, NMB Jy9, NMB Jy10, NMB Jy14, NMB Jy15, NMB Jy17, NMB Jy18, NMB Jy19, NMB Jy20, NMB Jy22	MNHN, NMB	Filhol 1888
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)	19	GMH 3471, GMH Cecile 3803, GMH XLI 10, GMH CUS/11 3695, GMH 4437, GMH 3858,GMH LII/2 1971, GMH XXXV 30 1962, GMH ?7478, GMH CN 14 3230, GMH Cecile VII SP3613, GMH XXXV 537, GMH XXXV 40, GMH XXXV 187, GMH XXXVII 113, GMH XXXV 541 1963, GMH XXXV 4 1962, GMH XXXV 28 1962,GMH XXXV 87,	GM	
Lophiodon rhinocerodes	72	NMB Ea103, NMB Ea139, NMB Ea461, NMB Ef1003d, NMB Ef1004a, NMB Eh3, NMB Eh2, NMB Eh4, NMB Eh5, NMB Eh6, NMB Eh7, NMB Eh10, NMB Eh11, NMB Eh12, NMB Eh15, NMB Eh801, NMB Ea140, NMB Ea141, NMB Ea155, NMB Eh1, NMB Ed461, NMB Ea101, NMB Eh9, NMB Ea239, NMB Eh8, NMB Ek142, NMB Ef1005a, NMB Eh164, NMB Eh14, NMB Eh16, NMB Eh17, NMB Eh18, NMB Eh19, NMB Eh782, NMB Eh785, NMB Ea166, NMB Ea168, NMB Ea185, NMB Ea186, NMB Ea188, NMB Ea191, NMB Ea192, NMB Ea196, NMB Ea199, NMB Ea240, NMB Ea244, NMB Ea203, NMB Ea162, NMB Ea163, NMB	NMB	Butler 1952

		Ea167, NMB Ea189, NMB Ea197, NMB Ea215, NMB Ea217, NMB Ek316, NMB Ek327, NMB Ea245, NMB Ea231, NMB Eh19, NMB Ea246, NMB Ea247, NMB Ea248, NMB Eh661, NMB Eh658, NMB Eh660, NMB Eh659, NMB Eh657, NMB Eh665, NMB Eh662, NMB Eh663		
Lophiodon lautricense	304	UM-RBN312, UM-RBAC3, UM-RBAC5, UM-RBAC7, UM-RBAC8, UM-RBAC9, UM-RBAC11, UM-RBAC13, UM-RBAC14, UM-RBAC15, UM-RBAC16, UM-RBAC17, UM-RBAC18, UM-RABC19, UM-RBAC20, UM-RBAC21, UM-RBAC22, UM-RBAC23, UM-RBAC24, UM-RBAC27, UM-RBAC28, UM-RBAC29, UM-RBAC30, UM-RBAC31, UM-RBAC34, UM-RBAC35, UM-RBAC37, UM-RBAC40, UM-RBAC41, UM-RBAC42, UM-RBAC44, UM-RBAC45, UM-RBAC52, UM-RBAC54, UM-RBAC55, UM-RBAC57, UM-RBAC58, UM-RBAC59, UM-RBAC60, UM-RBAC61, UM-RBAC62, UM-RBAC63, UM-RBAC64, UM-RBAC65, UM-RBAC66, UM-RBAC67, UM-RBAC68,UM-RBAC69, UM-RBAC70, UM-RBAC71, UM-RBAC72, UM-RBAC73, UM-RBAC74, UM-RBAC75, UM-RBAC76, UM-RBAC77, UM-RBAC78, UM-RBAC79, UM-RBAC80, UM-RBAC81, UM-RBAC82, UM-RBAC83, UM-RBAC84, UM-RBAC85, UM-RBAC86, UM-RBAC88, UM-RBAC89, UM-RBAC90, UM-RBAC91, UM-RBAC92, UM-RBAC94, UM-RBAC95, UM-RBAC96, UM-RBAC97, UM-RBAC98, UM-RBAC99, UM-RBAC101, UM-RBAC103, UM-RBAC104, UM-RBAC105, UM-RBAC106, UM-RBAC107, RBAC110,UM-RBAC111, UM-RBAC114, UM-RBAC115, UM-RBAC116, UM-RBAC118, UM-RBAC119, UM-RBAC120, UM-RBAC121, UM-RBAC124, UM-RBAC125, UM-RBAC127, UM-RBAC128, UM-RBAC129, UM-RBAC130, UM-RBAC132, UM-RBAC133, UM-RBAC135, UM-RBAC136, UM-RBAC137, UM-RBAC138, UM-RBAC139, UM-RBAC140, UM-RBAC141, UM-RBAC142, UM-RBAC143, UM-RBAC145, UM-RBAC146, UM-RBAC148, UM-RBAC149, UM-RBAC151, UM-RBAC152, UM-RBAC153, UM-RBAC154, UM-RBAC156, UM-RBAC158, UM-RBAC159, UM-RBAC229, UM-RBAC302, UM-RBAC326, UM-RBN201, UM-RBN202, UM-RBN203, UM-RBN205, UM-RBN207, UM-RBN209, UM-RBN210, UM-RBN211, UM-RBN212, UM-RBN213, UM-RBN214, UM-RBN215, UM-RBN216, UM-RBN218, UM-RBN220, UM-RBN222, UM-RBN223, UM-RBN227, UM-RBN228, UM-RBN230, UM-RBN235, UM-RBN278, UM-RBN301, UM-RBN304,UM-RBN305, UM-RBN308, UM-RBN309, UM-RBN310, UM-RBN311, UM-RBN313, UM-RBN314, UM-RBN315, UM-RBN316, UM-RBN317, UM-RBN318, UM-RBN319, UM-RBN320, UM-RBN321, UM-RBN322, UM-RBN323, UM-RBN325, UM-RBN327, UM-RBN328, UM-RBN329, UM-RBN331, UM-RBN334, UM-RBN335, UM-RBN342, UM-RBN344, UM-RBN346, UM-RBN347, UM-RBN348, UM-RBN349, UM-RBN350, UM-RBN366, UM-RBN401, UM-RBN403, UM-RBN404,	UM	

		UM-RBN405, UM-RBN406, UM-RBN408, UM-RBN410, UM-RBN451, UM-RBN452, UM-RBN454, UM-RBN456, UM-RBN457, UM-RBN458, UM-RBN460, UM-RBN461, UM-RBN462, UM-RBN463, UM-RBN466, UM-RBN468, UM-RBN469, UM-RBN617, UM-RBN702, UM-RBN703, UM-RBN704, UM-RBN705, UM-RBN706, UM-RBN707, UM-RBN708, UM-RBN710, UM-RBN711, UM-RBN714, UM-RBN716, UM-RBN717, UM-RBN719, UM-RBN720, UM-RBN721, UM-RBN722, UM-RBN723, UM-RBN724, UM-RBN725, UM-RBN726, UM-RBN729, UM-RBN730, UM-RBN734, UM-RBN736, UM-RBN740, UM-RBN741, UM-RBN742, UM-RBN743, UM-RBN744, UM-RBN745, UM-RBN747, UM-RBN751, UM-RBN752, UM-RBN754, UM-RBN755, UM-RBN757, UM-RBN758, RBN760,UM-RBN761, UM-RBN770, UM-RBN772, UM-RBN773, UM-RBN1002, UM-RBN1010, UM-RBN1053, UM-RBN1054, UM-RBN1056, UM-RBN1057, UM-RBN1063, UM-RBN1065, UM-RBN2507, UM-RBN2508, UM-RBN2510, UM-RBN2540, UM-RBN3015, UM-RBN3018, UM-RBN3201, UM-RBN3203, UM-RBN3204, UM-RBN3206, UM-RBN3207, UM-RBN3252, UM-RBN3253, UM-RBN3256, UM-RBN3257, UM-RBN3259, UM-RBN3260, UM-RBN3264, UM-RBN3303, UM-RBN3334, UM-RBN3336, UM-RBN3337, UM-RBS642, UM-RBS1109, UM-RBS1118, UM-RBS1120, UM-RBS1135, UM-RBS1166, UM-RBS1178, UM-RBS1195, UM-RBS1218, UM-RBS1221, UM-RBS1228, UM-RBS1230, UM-RBS1234, UM-RBS1242, UM-RBS1244, UM-RBS1273, UM-RBS1275, UM-RBS1374, UM-RBS1375, UM-RBS1379, UM-RBS1381, UM-RBS1383, UM-RBS1384, UM-RBS1388, UM-RBS1390,UM-RBS1391, UM-RBS1396, UM-RBS1606, UM-RBS1610, UM-RBS1621, UM-RBS1622,UM-RBS7376, Moulage des collection d'Utretch		
Lophiodon buchsowillanum	9	GMH VI 43 1949, GMH XXXV 82c 1962, GMH XXXVIII 16a 1964, GMH 8006, GMH VI 10257, GMH 10584, GMH VI 45, GMH VI 52 1954, GMH LII 1 1971	GM	
Lophiodon leptorhynchum (La Livinière)	155	FSL2039, FSL2576, FSL2638, FSL2643, FSL2644, FSL2645, FSL2646, FSL2647, FSL2648, FSL2649, FSL2650, FSL2652, FSL2653, FSL2654, FSL2656, FSL2657, FSL2658, FSL2673, FSL2674, FSL2678, FSL2681, FSL2682, FSL2683, FSL2689, FSL2692, FSL2700, FSL2701, FSL2702, FSL2927, FSL2932, FSL2933, FSL2934, FSL2935, FSL2937, FSL2938, FSLfrag non num(x9), FSL662, FSL663, FSL664 FSL707, FSL2714, FSL2826, FSL2827, FSL2829, FSL2830, FSL2831, FSL2832, FSL2833, FSL2834, FSL2835, FSL2837, FSL2838, FSL2839, FSL2840, FSL2873, FSL2877, FSL2882, FSL2764, FSL2763, FSL2767, FSL2770, FSL2768, FSL2765, FSL2769, FSL2885, FSL2806, FSL2811, FSL2808, FSL2807, FSL2815, FSL2812, FSL2814, FSL2809, FSL2872, FSL2715, FSL2713, FSL2880, FSL2886, FSL2773, FSL2774, FSL2775, FSL2776, FSL2778, FSL2779, FSL2780, FSL2781, FSL2782, FSL2783, FSL2784, FSL2785, FSL2860, FSL2891, FSL2680, FSL2861,	FSL, UM	

		FSL2862, FSL2863, FSL2864, FSL2865, FSL2866, FSL2867, FSL2868, FSL2732, FSL2733, FSL2734, FSL2735, FSL2736, FSL2737, FSL2739, FSL2740, FSL2741, FSL2742, FSL2743, FSL2744, FSL2745, FSL2746, FSL2747, FSL2748, FSL2749, FSL2801, FSL2686, FSL2921, FSL2922, FSL2690, FSL2691, FSL2693, FSL2850, FSL2856, FSL2857, FSL2858, FSL2994, FSL2995, FSL2996, FSL2997, FSL2998, FSL3140, FSL3141, FSL3143		
Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)	142	UM-AUM 01,UM-AUM 02, UM-AUM 03, UM-AUM 04, UM-AUM 05, UM-AUM 06, UM-AUM 07, UM-AUM 08, UM-AUM 14, UM-AUM 20, UM-AUM 21, UM-AUM 22, UM-AUM 23, UM-AUM 50, UM-AUM 51, UM-AUM 52, UM-AUM 60, UM-AUM 66, UM-AUM 68, UM-AUM 72, UM-AUM 75, UM-AUM 80, UM-AUM 81, UM-AUM 83, UM-AUM 84, UM-AUM 85, UM-AUM 103, UM-AUM 104, UM-AUM 105, UM-AUM 109, UM-AUM 115, UM-AUM 118, UM-AUM 119, UM-AUM 120, UM-AUM 121, UM-AUM 126, UM-AUM 132, UM-AUM 139, UM-AUM 163, UM-AUM 225, UM-AUM 229, UM-AUM 239, UM-AUM 247, UM-AUM 248, UM-AUM 250, UM-AUM 251, UM-AUM 252, UM-AUM 253, UM-AUM 255, UM-AUM 256, UM-AUM 257, UM-AUM 258, UM-AUM 260, UM-AUM 262, UM-AUM 264, UM-AUM 266, UM-AUM 269, UM-AUM 275, UM-AUM 276, UM-AUM 277, UM-AUM 278, UM-AUM 280, UM-AUM 281, UM-AUM 282, UM-AUM 285, UM-AUM 286, UM-AUM 287, UM-AUM 288, UM-AUM 289, UM-AUM 290, UM-AUM 291, UM-AUM 292, UM-AUM 293, UM-AUM 294, UM-AUM 401, UM-AUM 402, UM-AUM 403, UM-AUM 404, UM-AUM 405, UM-AUM 406, UM-AUM 407, UM-AUM 408, UM-AUM 409, UM-AUM 410, UM-AUM 411, UM-AUM 412, UM-AUM 413, UM-AUM 414, UM-AUM 415, UM-AUM 416, UM-AUM 417, UM-AUM 418, UM-AUM 419, UM-AUM 420, UM-AUM 421, UM-AUM 422, UM-AUM 423, UM-AUM 424, UM-AUM 425, UM-AUM 426, UM-AUM 427, UM-AUM 429, UM-AUM 436, UM-AUM 450, UM-AUM 452, UM-AUM 453, UM-AUM 454, UM-AUM 455, UM-AUM 534, UM-AUM 537, UM-AUM 538, UM-AUM 543, UM-AUM 553, UM-AUM 554, UM-AUM 555, UM-AUM 556, UM-AUM 557, UM-AUM 558, UM-AUM 559, UM-AUM 560, UM-AUM 561, UM-AUM 562, UM-AUM 563, UM-AUM 673, UM-AUM 675, UM-AUM 676, UM-AUM 677, UM-AUM 1440, UM-AUM 1441, UM-AUM 1443, UM-AUM 1444, UM-AUM 1445, UM-AUM 1446, UM-AUM 1447, UM-AUM 1451, UM-AUM 1452, UM-AUM 1453, UM-AUM 1454, UM-AUM 1455, UM-AUM 1456	UM	
Lophiodon tapirotherium (St Martin de Londres)	52	UM-SMF 72, UM-SMF 73, UM-SMF 74, UM-SMF 75, UM-SMF 76, UM-SMF 77, UM-SMF 78, UM-SMF 79, UM-SMF 80, UM-SMF 81, UM-SMF 82, UM-SMF 83, UM-SMF 84, UM-SMF 85, UM-SMF 86, UM-SMF 87, UM-SMF 88, UM-SMF 89, UM-SMF 90, UM-SMF 91, UM-SMF 92, UM-SMF 93, UM-SMF 94, UM-SMF 95, UM-SMF 96, UM-SMF 97, UM-SMF 99, UM-SMF 101, UM-SMF 102, UM-SMF 103, UM-SMF 104, UM-SMF	UM	

		105, UM-SMF 180, UM-SMF 207, UM-SMF 208, UM-SMF 209, UM-SMF 210, UM-SMF 211, UM-SMF 212, UM-SMF 213, UM-SMF 214, UM-SMF 215, UM-SMF 217, UM-SMF 218, UM-SMF 216, UM-SMF 219, UM-SMF 220, UM-SMF 221, UM-SMF 222, UM-SMF 223, UM-SMF 224, UM-SMF 226		
Lophiodon cf *leptorhynchum* (Naples)	44	Pal035, Pal033, Pal037, Pal036, Pal039, Pal040, Pal044, Pal041, Pal042, Pal045, Pal043, Pail070, Pal009, Pal010, Pail0009, Pail0003, Pal011, Pal028, Pal025, Pal026, Pal027, Pal041, Pal026, Pal030, Pal029, Pal032, Pal022, Pal023, Pal031, Pal024, Pail0007, Pal016, Pal017, Pal015, Pal019, Pal013, Pal012, Pal042, Pal214, Pal020, Pal018, Pail0002, Pal008	UM	
Lophiodon aff. *eygalayense*	54	MNHNRZ036, MNHNRZ032, MNHNRZ052, MNHNRZ203, MNHNRZ100, MNHNRZ103, MNHNRZ172, MNHNRZ095, MNHNRZ086, MNHNRZ046, MNHNRZ212, MNHNRZ033, MNHNRZ044, MNHNRZ055, MNHNRZ058, MNHNRZ062, MNHNRZ271, MNHNRZ266, MNHNRZ205, MNHNRZ037, MNHNRZ054, MNHNRZ250, MNHNRZ214, MNHNRZ068, MNHNRZ215, MNHNRZ048, MNHNRZ047, MNHNRZ106, MNHNRZ097, MNHNRZ254, MNHNRZ050, MNHNRZ041, MNHNRZ035, MNHNRZ034, MNHNRZ041, MNHNRZ220, MNHNRZ059, MNHNRZ060, MNHNRZ061, MNHNRZ211, MNHNRZ071, MNHNRZ045, MNHNRZ269, MNHNRZ043, MNHNRZ249, MNHNRZ168, MNHNRZ167, MNHNRZ210, MNHNRZ218, MNHNRZ209, MNHNRZ270, MNHNRZ104, MNHNRZ110, MNHNRZ109	MNHN	Godinot et al., 2018
Lophiodon parisiense	9	MNHNCGR44, MNHNCGR46, MNHNCGR47, MNHNCGR88, NMB Fe22, NMB Fe23, NMB Fe25, NMB Fe26, NMB Fe27	MNHN, NMB	Gervais 1854, Sudre 1991
Lophiodon sp (Les Mourgues)	5	LMG1,LMG2,LMG3,LMG4,LMG5	UM	
Lophiodon cf. *leptorhynchum* (La Rouviolle 2)	72	UM-RVL2-1, UM-RVL2-2, UM-RVL2-3, UM-RVL2-4, UM-RVL2-5, UM-RVL2-6, UM-RVL2-7, UM-RVL2-8, UM-RVL2-9, UM-RVL2-10, UM-RVL2-11, UM-RVL2-12, UM-RVL2-13, UM-RVL2-14, UM-RVL2-15, UM-RVL2-16, UM-RVL2-17, UM-RVL2-18, UM-RVL2-19, UM-RVL2-20, UM-RVL2-21, UM-RVL2-22, UM-RVL2-23 UM-RVL2-25, UM-RVL2-47, UM-RVL2-48, UM-RVL2-49, UM-RVL2-50 UM-RVL2-51, UM-RVL2-52, UM-RVL2-53, UM-RVL2-54, UM-RVL2-54, UM-RVL2-55, UM-RVL2-56, UM-RVL2-57, UM-RVL2-58, UM-RVL2-59, UM-RVL2-60, UM-RVL2-61, UM-RVL2-62,UM-RVL2-67,UM-RVL2-68,UM-RVL2-69, UM-RVL2-70, UM-RVL2-71, UM-RVL2-72, UM-RVL2-73, UM-RVL2-74, UM-RVL2-75, UM-RVL2-76, UM-RVL2-116, UM-RVL2-116 bis, UM-RVL2-117, UM-RVL2-118, UM-RVL2-119, UM-RVL2-127, UM-RVL2-128, UM-RVL2-129, UM-RVL2-130, UM-RVL2-131, UM-RVL2-132, UM-RVL2-133, UM-RVL2-134, UM-RVL2-135, UM-RVL2-136, UM-RVL2-137, UM-RVL2-149, UM-RVL2-150, UM-RVL2-151, UM-RVL2-171, UM-RVL2-172	UM	

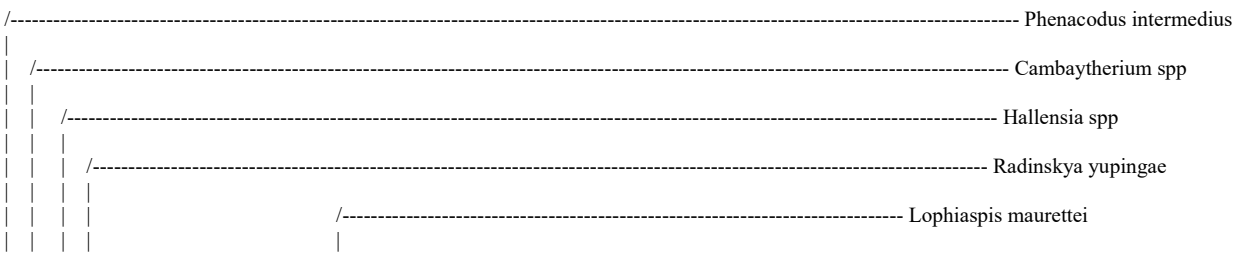
Eomoropidés				
Eomoropus amarorum	2	AMNH 5096, CM 3109		Radinsky 1964, Holbrook 2001
Eomoropus pawnnyunti	1	UM-NPL35	UM	Rémy et al., 2005
Litolophus gobiensis	9	IVPPV16190.4, IVPPV6139, IVPPV641-1, IPPV6149, IVPPV6140, AM 26645, AM26654, AM 26657-8, AM 2655-6		Colbert 1934, Radinsky 1964, Bai et al., 2010, Bai et al., 2011
Paleomoropus jepseni	1	YPM-PU13254		Radinsky 1964, Hooker & Dashzeveg 2004
Protomoropus gabunai	4	PIN,3104-323; PSS20-9 ; PIN,3104-480; PIN,3104-481		Hooker & Dashzeveg, 2004
Cératomorphes				
Hyrachyus modestus	5	AMNH FM 12664, AMNH FM 91775, AMNH FM 11662, AMNH 1643c, AMNH 12667,		Woods 1934, Radinsky 1967, Bai et al., 2017
Hyrachyus princeps	1	AMNH 12364		Woods 1934
Hyrachyus minimus	49	GMH I-55-1949, GMH XIV-5039-1956, GMH XXXV-37-1962, GMH XXXV-326-1963, GMH XXXV-121-1963, GMH XXXVI-272-1962, GMH Y-1-?, GMH XIV-170-1956, GMH VI-305-(?)1949, GMH XXII-401a-1961, GMH XIV-2355-1954, GMH XXXVI-52-1962, GMH XXII-654-1965, GMH XXII-600-1965, GMH XV-1098-1957, GMH XXXVI-265-1962, GMH XXXVI-244-1962, GMH XXII-439c-1961, GMH XIV-411-1955, GMH XIV 2893 1956, GMH XIV 4629 1956, GMH XIV 2131 1954, GMH XIV 2000 1956, GMH ohne Nummer, GMH LVIII 30 1981, GMH XIV 2774 1954, GMH XIV 2913 1956, GMH XIV 2389 1956, GMH XIV 526 1956, GMH XIV 2500 1956, GMH XIV 2532 1956, GMH XIV 4979 1956, GMH XIV 3151a1956, GMH XIV 2795-2796, GMH XIV 2681, GMH XIV 3151 1956, GMH XIV 223 1954, GMH XIV 460, GMH XIV 2774, GMH XIV 2924 1954, GMH XIV 3193 1954, GMH XIV 2708 1954, GMH XIV 53 1956, GMH XIV 1561 1956, GMH XIV 780 1955, GMH XIV 2379 1956, GMH XIV 878 1956, GMH XIV 1233 1954, GMH XIV 2183 1954	GM	Hellmund 2016
Chasmotherium depereti	6	RbS-7374, FSL4906, FSL4908, UM-RbS-7375, UM-RbS-1801, FSL4907		Rémy 2015
Chasmotherium cartieri	14	Ea53, Ea65, Ea56, Ea57, Ea76, Ea1, Ea5, Ef1006, Eh180, Eh181, Eh182, Eh183, Eh184, Eh185,	NMB	
Heptodon	2	MCZ17670, AMH 294		Radinsky

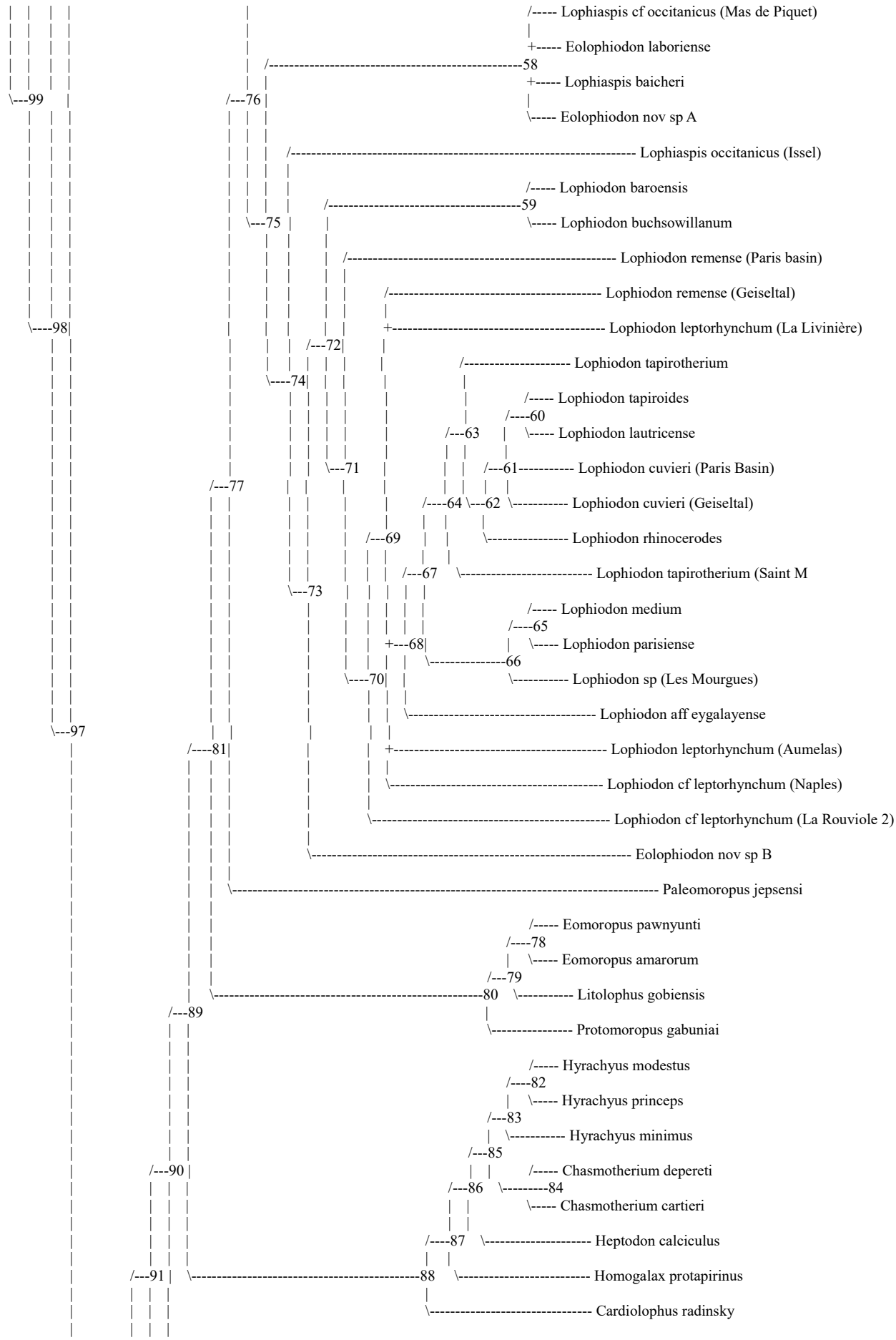
posticus				1963, Radinsky 1965, Holbrook 2001
Isectolophidés				
Homogalax protapirinus	6	USGS 205032, UM87027, UM90987, USGS 21958, UM87027, YMP(PU) 16168		Radinsky 1963, Gingerich 1991, Rose 1996, Holbrook et al., 2004
Isectolophus latidens	8	Kan K69/1, KAN 69/2, KAN35, AMNH 1222, AMNH 1221, Radinsky 1963 Planche 1(2-4,6),		Radinsky 1963, Holbrook et al., 2004
Cardiolophus radinsky	2	UMMP 68548, UM 78915 SC2		Gingerich 1991, Hooker & Dashzeveg 2004
Chowlia europea	50	QNYI-304, QNY1-300, QNY1-307, QNY2-2661, QNY2-2926, QNY2-2732, QNY2-3023, QNY2-2896, QNY2-2898, QNY2-2891, QNY2-2892, QNY1-378, QNY1-379, QNY2-2820, QNY1-371, QNY1-374, QNY1-375, QNY1-1330, QNY2-2749, QNY2-2786, QNY2-2944, QNY1-373, QNY1-376, QNY2-2756, QNY2-2759, QNY2-2950, QNY2-3031, TRY-029, QNY1-301, QNY1-372, QNY2-2927, QNY2-3035, QNY2-2666, QNY2-2952, QNY1-520, QNY2-3058, QNY2-2868, QNY2-2870, QNY1-381, QNY2-2887, QNY2-2823, QNY2-2814, QNY2-2818, QNY2-2703, QNY2-2812, QNY2-2813, QNY2-3038, QNY1-383, QNY1-425, QNY2-2702		Bronnert et al., 2018b
Hippomorphes				
Arenahippus grangeri	2	UM 11554, UM11547		Gingerich 1991, Woods et al., 2011
Pachynolophus eulaliensis	50	UM-SEL-101, UM-SEL-10, UM-SEL-25, UM-SEL-43, UM-SEL-03, UM-SEL-11, UM-SEL-13, UM-SEL-15, UM-SEL-45, UM-SEL-46, UM-SEL-47, UM-SEL-48, UM-SEL-53, UM-SEL-56, UM-SEL-87, UM-SEL-88, UM-SEL-89, UM-SEL-102, UM-SEL-01, UM-SEL-02, UM-SEL-04, UM-SEL-05, UM-SEL-06, UM-SEL-07, UM-SEL-08, UM-SEL-09, UM-SEL-12, UM-SEL-17, UM-SEL-23, UM-SEL-24, UM-SEL-26, UM-SEL-27, UM-SEL-28, UM-SEL-29, UM-SEL-30, UM-SEL-31, UM-SEL-32, UM-SEL-33, UM-SEL-44, UM-SEL-50, UM-SEL-51, UM-SEL-52, UM-SEL-73, UM-SEL-74, UM-SEL-75, UM-SEL-83, UM-SEL-84, UM-SEL-85, UM-SEL-86, UM-SEL-103	UM	Danilo et al., 2013
Pliolophus quesnoyensis	40	QNY2-2801, QNY2-2741, QNY2-2696, QNY2-2775, QNY2-2777, QNY2-2768; QNY2-2779, QNY2-2893, QNY2-2895, QNY2-2889, QNY2-2804, QNY2-2890,		Bronnert et al., 2018a

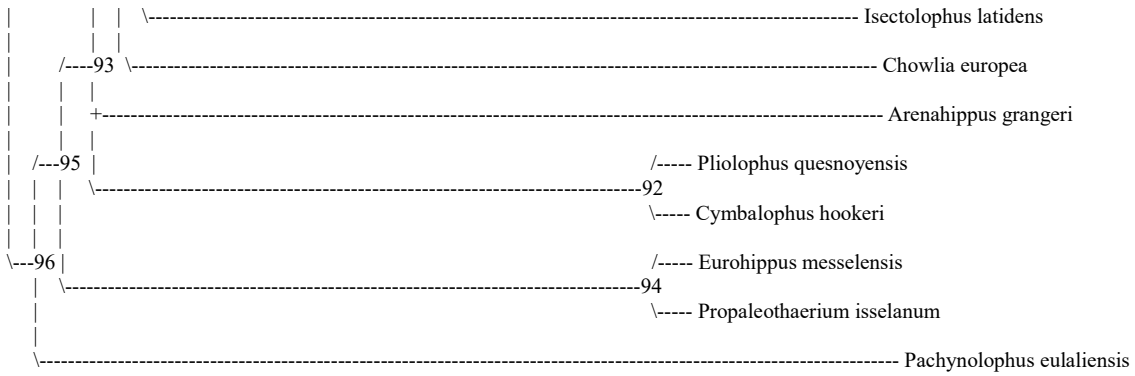
		QNY2-2771, QNY2-2922, QNY2-2916, QNY2-2949,QNY2-2924, QNY2-3022, QNY2-3026, QNY2-2700, QNY2-2867, QNY2-2869, QNY1-382, QNY2-2900, QNY2-2705, QNY2-2854, QNY2-2707, QNY2-2815, QNY2-2808, QNY2-2709, QNY2-2720, QNY2-2735, QNY2-2671, QNY2-2652, QNY2-2669, QNY2-2672, QNY2-2714, QNY2-2716, QNY2-2721, QNY2-2711		
Cymbalophus hookeri	5	UM-PAT12, UM-PAT13, UM-PAT14, UM-PAT15, UM-PAT16	UM	
Groupe externe				
Phenacodus intermedius	5	UM93237, PU14864, UM83619, UM69947, UM73721		Gingerich 1989, Thewissen 1990, Rose et al., 2014
Cambaytherium spp		GU 402, GU 403, GU 404, GU 7004, GU 809 GU 834,GU 274, GU 7005,GU 198,GU 735,WIF/A-1190,GU 780,GU 7006, à rajouter	UM	Rose et al., 2014
Hallensia spp	22	XXXVI/285, XIV/3106, XIV/2310, XIV/1731, MNHN.CB-1529, MNHN.CB-1562, MNHN.STA-623, MNHN.CB-1557, MNHN.STA-625, NMB-TS-631, NMB-TS-367, P4-M3 (coll. Lhomme), MNHN.CB-1574, MNHN.MU-218-L, MNHN.MU-221-L, MNHN.CB-1560, MNHN.AV-5672, MNHN.CB-224, MNHN.GR-7574, MNHN.CB-1568, AV-841-Ph, coll. Phélizon, MNHN.MU-12303)	GM	Franzen& Haubold 1986, Franzen 1990, Rose et al., 2014, Bai et al., 2018; Bronnert 2018
Radinskya yupingae	1	IVPPV5255		McKenna et al 1989, Holbrook 2014

Buffer Matrice principale

Tree length = 1126
Consistency index (CI) = 0.5888
Homoplasy index (HI) = 0.8020
Retention index (RI) = 0.6236
Rescaled consistency index (RC) = 0.3672




Lophiaspis cf occitanicus (Mas de Piquet)
Eolophiodon laboriense
58
Lophiaspis baicheri
99
76
Eolophiodon nov sp A
Lophiaspis occitanicus (Issel)
Lophiodon baroensis
59
75
Lophiodon buchsowillanum
Lophiodon remense (Paris basin)
Lophiodon remense (Geiseltal)
98
Lophiodon leptorhynchum (La Livinière)
72
Lophiodon tapirotherium
74
Lophiodon tapiroides
60
63
Lophiodon lautricense
71
61
Lophiodon cuvieri (Paris Basin)
77
64
62
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
69
Lophiodon rhinocerodes
67
Lophiodon tapirotherium (Saint M
73
Lophiodon medium
65
68
Lophiodon parisiense
66
70
Lophiodon sp (Les Mourgues)
Lophiodon aff eygalayense
97
81
Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)
Lophiodon cf leptorhynchum (Naples)
Lophiodon cf leptorhynchum (La Rouviole 2)
Eolophiodon nov sp B
Paleomoropus jepsensi
Eomoropus pawnyunti
78
Eomoropus amarorum
79
80
Litolophus gobiensis
89
Protomoropus gabuniai
Hyrachyus modestus
82
Hyrachyus princeps
83
Hyrachyus minimus
85
90
Chasmotherium depereti
86
84
Chasmotherium cartieri
87
Heptodon calciculus
91
88
Homogalax protapirinus
Cardiolophus radinsky



Branch	Character	Steps	CI	Change
node_99 <-> Phenacodus	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	0 <=> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 <=> 1
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0 <=> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 <=> 1
	47 (Metaconule on P4)	1	0.600	0 <=> 1
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	1	0.500	0 <=> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1 <=> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	1 <=> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 <=> 2
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.200	0 <=> 1
	105 (Posthypocristid on p4)	1	0.400	0 <=> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	0 <=> 1
	118 (hypoconulid height)	1	0.333	1 <=> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.333	1 <=> 0
	151 (Supraorbital process)	1	0.667	1 <=> 0
	156 (Capitulum humerus)	1	0.667	1 <=> 0
	166 (Third trochanter)	1	0.500	1 <=> 0
	168 (Entocuneiform)	1	0.500	1 <=> 0
node_99 --> Cambaytherium spp	12 (Metacone on P2)	1	0.692	0 --> (01)
	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1 --> 0
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 ==> 0
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	0 --> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1 --> (12)
	86 (p1-p2 diastema)	1	0.400	1 --> (01)
	87 (Length p1-p2 diastema)	1	0.667	1 --> 0
	100 (Paraconid on p4)	1	0.400	1 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.600	1 ==> 0
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 --> (01)
	109 (Postectometacristid strenth)	1	0.500	0 --> (01)
	128 (postglenoid foramen)	1	0.500	0 ==> 1
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.333	0 ==> 1
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.200	1 ==> 0
	162 (Fovea capitis)	1	0.500	1 ==> 0
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view)	1	0.400	0 --> 1
node_99 --> node_98	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	0 ==> 1
	66 (Connection Paraconule-Preprotocrista on molars)	1	1.000	0 ==> 1
	70 (Postparacristule on M2)	1	0.400	1 ==> 0
	109 (Postectometacristid strenth)	1	0.500	0 --> 1
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.667	0 ==> 1
	145 (anterior position of the foramen mentale)	1	0.750	2 ==> 0
	157 (Entepicondylar foramen)	1	1.000	0 ==> 1

	159 (Number of manuel digit)	1	1.000	0	==> 1
	173 (Astragalar foramen or canal)	1	1.000	0	==> 1
	178 (nombre digit pes)	1	0.667	0	==> 1
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	0	==> 1
node_98 --> Hallensia spp.	2 (size incisor canine diastema)	1	0.333	1	==> 0
	3 (Size canine)	1	0.200	1	==> 0
	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	0	==> 1
	29 (Form of P3)	1	0.143	0	--> 1
	35 (Metaconule on P3)	1	0.667	1	==> 0
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0	==> 1
	42 (Form of P4)	1	0.200	0	--> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1	--> 0
	82 (M3 size)	1	0.333	0	==> 1
	84 (Length of the diastema between the lower canine-premolars)	1	0.333	1	==> 0
	87 (Length p1-p2 diastema)	1	0.667	0	--> 1
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1	--> 0
	100 (Paraconid on p4)	1	0.400	1	--> 0
	110 (Entoconid position on molars)	1	0.333	1	--> 0
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.500	0	==> 1
	123 (nasal notch)	1	0.250	1	==> 0
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	1	--> 0
	127 (supraorbital foramen)	1	0.500	0	==> 1
	144 (foramen mentale)	1	0.333	0	--> 1
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	0	--> 1
	180 (Paraconule on DP3-DP4)	1	0.333	0	--> 1
node_98 --> node_97	54 (Postparacristule on M1)	1	0.500	1	==> 0
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	1	==> 0
	72 (Parastyle extention on M3)	1	0.333	0	==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	1	==> 0
node_97 --> Radinskya	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1	--> 0
	42 (Form of P4)	1	0.200	0	--> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1	--> 2
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0	--> 1
	136 (ridge delimiting the choanae)	1	0.500	1	--> 0
node_97 --> node_96	6 (Length canine-premolars diastema)	1	0.500	0	==> 1
	8 (P1-P2 diastema)	1	0.333	1	==> 0
	12 (Metacone on P2)	1	0.692	0	==> 1
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	0	--> 1
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	0	==> 1
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	0	--> 1
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	0	--> 1
	122 (nasal)	1	1.000	1	--> 0
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	1	--> 0
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	1	--> 0
	135 (posterior palatine foramina)	1	0.333	0	--> 1
	200 (Protocone on P2)	1	0.500	0	==> 1
node_96 --> node_95	14 (Size of the metacone)	1	0.429	0	==> 1
	82 (M3 size)	1	0.333	0	==> 1
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	1	0.400	0	==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1	==> 0
	110 (Entoconid position on molars)	1	0.333	1	--> 0
	126 (preorbital fossa)	1	1.000	1	==> 0
	136 (ridge delimiting the choanae)	1	0.500	1	--> 0
	141 (jugular process orientation)	1	1.000	1	==> 0
	142 (basioccipital)	1	0.333	0	==> 1
	144 (foramen mentale)	1	0.333	0	--> 1
	155 (deltopectoral crest of the humerus)	1	0.500	1	--> 0
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	0	--> 2
	174 (Orientation of astragalar				

	facet of calcaneum in lateral view)	1	0.400	0 --> 2
	178 (nombre digit pes)	1	0.667	1 --> 2
	203 (Symphysis size)	1	0.500	1 --> 0
node_95 --> node_93	47 (Metaconule on P4)	1	0.600	0 ==> 1
	68 (Metaconule on molars)	1	1.000	0 --> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	0 ==> 1
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.500	0 ==> 1
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	2 ==> 0
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.500	1 --> 2
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.667	0 --> 1
node_93 --> node_91	25 (Parastyle size in P3-P4)	1	0.500	0 ==> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 --> 1
	53 (Parastyle height on M1-M2)	1	0.333	0 ==> 1
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	1	0.500	0 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	0 --> 1
	100 (Paraconid on p4)	1	0.400	1 --> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	1	0.400	0 ==> 1
	110 (Entoconid position on molars)	1	0.333	0 ==> 1
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.500	1 ==> 2
node_91 --> node_90	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	0 ==> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	0 ==> 1
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ ectoloph on P3)	1	0.714	0 ==> 1
	46 (Paraconule on P4)	1	1.000	0 ==> 1
	50 (Connection postprotocrista -endometacrista/ectoloph on P4)	1	0.500	0 ==> 1
	109 (Postectometacristid strenth)	1	0.500	1 ==> 0
node_90 --> node_89	14 (Size of the metacone)	1	0.429	1 ==> 0
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 ==> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> 1
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	0 ==> 1
	89 (Paraconid size on p2)	1	0.667	0 --> 1
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.333	1 ==> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	2 --> 1
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.200	0 ==> 1
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.333	0 ==> 1
	147 (height of the corpus mandibulae)	1	0.333	0 --> 1
	152 (Tuber spinae)	1	1.000	0 --> 1
node_89 --> node_81	8 (P1-P2 diastema)	1	0.333	0 --> 1
	9 (Length P1-P2 diastema)	1	1.000	0 ==> 1
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	0 ==> 1
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	0 ==> 1
	42 (Form of P4)	1	0.200	0 --> 1
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	0 ==> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1 ==> 2
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	1 --> 0
	85 (p1)	1	1.000	0 ==> 1
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.500	2 ==> 1
	123 (nasal notch)	1	0.250	1 --> 0
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 ==> 1
	149 (Ectotympanic)	1	1.000	0 ==> 1
node_81 --> node_77	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	1 --> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 ==> 0
node_77 --> node_76	2 (size incisor canine diastema)	1	0.333	1 --> 0
	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 --> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> 0
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	1 --> 0
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.667	1 --> 0
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	0 --> 1
	129 (postglenoid process)	1	0.333	0 --> 1

	150 (Domeforhead, angle between the rostrum and the braincase)	1	1.000	0	--> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0	==> 1
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	0	--> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	0	--> 1
node_76 --> Lophiaspis maurettei	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	1	--> (01)
	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1	--> (01)
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1	==> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.600	1	--> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1	--> (01)
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1	--> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1	--> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0	--> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1	==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1	--> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	0	--> (01)
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	1	==> 0
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	1	==> 0
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	1	0.400	1	==> 0
	118 (hypoconulid height)	1	0.333	1	==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.333	1	==> 0
	140 (Posttympanic process relative to postglenoid process)	1	0.500	0	--> 1
	182 (Ectostyle on DPs)	1	1.000	0	--> (01)
	187 (Postprotocristid dp3)	1	0.333	1	==> 0
	188 (Postprotocristid dp4)	1	0.500	1	==> 0
	190 (Metaconid and protoconid in dp3)	1	0.500	1	==> 0
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1	==> 0
node_76 --> node_75	7 (P1)	1	1.000	0	==> 1
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	0	--> 1
	62 (Labial style size on molars)	1	1.000	1	--> 0
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	0	==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1	==> 0
	142 (basioccipital)	1	0.333	1	--> 0
	154 (Lateral articular helf of distal humerus)	1	1.000	1	--> 0
	158 (Distal apophyse of the magnum)	1	1.000	0	--> 1
	162 (Fovea capitis)	1	0.500	1	--> 0
	163 (Greater trochanter of femur)	2	0.500	2	--> 0
	165 (Small trochanter)	1	1.000	1	--> 0
	166 (Third trochanter)	1	0.500	1	--> 0
	167 (sulcus tuberosititas tibia)	1	1.000	0	--> 1
	184 (Size paraconid dp2)	1	1.000	0	==> 1
node_75 --> node_58	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1	==> 0
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0	==> 1
node_58 --> Lophiaspis cf occitanicus (Mas de Piquet)	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0	--> 1
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0	==> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1	--> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0	--> 1
node_58 --> Eolophiodon laboriense	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1	--> 0
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0	--> (01)
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0	--> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1	--> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	1	--> (01)
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	1	--> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1	--> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0	--> (01)
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3)	1	0.714	1	--> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1	--> (01)

	46 (Paraconule on P4)	1	1.000	1 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> (01)
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0 --> (01)
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	1 --> (01)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	0 --> (01)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	0 ==> 1
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	1 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	135 (posterior palatine foramina)	1	0.333	1 --> 0
	136 (ridge delimiting the choanae)	1	0.500	0 --> (01)
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 --> 1
	148 (Mandibular angle)	1	0.600	0 --> (01)
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.500	0 --> (01)
	182 (Ectostyle on DPs)	1	1.000	0 --> (01)
	195 (Number of labial cusp on DP2)	1	0.500	1 --> 0
	196 (Number of lingual cusp on DP2)	1	1.000	2 --> (12)
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	1 --> (01)
	203 (Symphysis size)	1	0.500	0 --> (01)
node_58 --> Lophiaspis baicheri	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0 ==> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> (01)
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	1 --> (01)
node_58 --> Eolophiodon nov sp A	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1 --> (01)
	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1 --> (01)
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> 1
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	1 --> (01)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 2
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.333	0 ==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	179 (DP3 form)	1	0.500	0 ==> 1
node_75 --> node_74	29 (Form of P3)	1	0.143	0 ==> 1
node_74 --> Lophiaspis occitanicus	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 ==> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
node_74 --> node_73	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	0 ==> 1
	65 (Paraconule distinct)	1	0.600	0 --> 1
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	1 --> 0
	148 (Mandibular angle)	1	0.600	0 --> 1
node_73 --> node_72	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	0 ==> 1
	18 (Form of P2)	1	0.444	0 ==> 1
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	0 ==> 1

	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	0 --> 1
	128 (postglenoid foramen)	1	0.500	0 ==> 1
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	0 ==> 1
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	1 ==> 0
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 ==> 2
node_72 --> node_59	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 ==> 0
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	1 ==> 0
	203 (Symphysis size)	1	0.500	0 ==> 1
node_59 --> Lophiodon baroensis	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1 --> (01)
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1 ==> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 ==> 0
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	0 ==> 1
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 ==> 1
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 ==> 1
	89 (Paraconid size on p2)	1	0.667	1 --> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	1 ==> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1 ==> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 ==> 1
node_59 --> Lophiodon buchsowillanum	5 (Canine-Premolars diastema)	1	0.333	1 ==> 0
	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0 --> 1
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1 ==> 0
	29 (Form of P3)	1	0.143	1 ==> 0
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	1 --> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0 ==> 1
	50 (Connection postprotocrista -endometacrista/ectoloph on P4)	1	0.500	1 --> (01)
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.667	1 ==> 0
	60 (Origin of the endoparacrista of M1-M2)	1	0.500	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.333	0 ==> 1
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.250	0 ==> 1
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	112 (Prehypocristid contact)	1	0.667	1 ==> 0
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	1 ==> 0
node_72 --> node_71	14 (Size of the metacone)	1	0.429	0 ==> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 ==> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 --> 2
	160 (proximal phalanx size)	1	0.500	0 --> 1
	180 (Paraconule on DP3-DP4)	1	0.333	0 --> 1
	182 (Ectostyle on DPs)	1	1.000	0 --> 1
	183 (Endoparacrista on DPS)	1	0.500	0 --> 1
	189 (Entoconid on dp2)	1	1.000	1 --> 0
	191 (Paraconid on dp3)	1	1.000	0 --> 1
	193 (Strength metastylid dps)	1	1.000	0 --> 1
node_71 --> Lophiodon remense (Paris basin)	4 (Canine cingulum)	1	0.833	0 --> (01)
	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1 --> (01)
	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0 --> (01)
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 --> (01)
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> (01)

	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0 --> (01)
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3)	1	0.714	1 --> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	46 (Paraconule on P4)	1	1.000	1 --> (01)
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 --> (01)
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	70 (Postparacristule on M2)	1	0.400	0 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	1 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	0 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	179 (DP3 form)	1	0.500	0 --> (01)
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	1 ==> 0
node_71 --> node_70	4 (Canine cingulum)	1	0.833	0 --> 1
	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0 --> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	0 ==> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	0 ==> 1
	192 (Metastylid on dps)	1	0.500	0 ==> 1
node_70 --> node_69	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	1 ==> 0
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3)	1	0.714	1 ==> 0
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	1 --> 0
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> 0
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	1 ==> 0
	121 (HSB orientation)	1	0.667	0 --> 2
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.200	1 --> 0
	153 (infraspinous fossa size)	1	1.000	0 --> 1
	155 (deltopectoral crest of the humerus)	1	0.500	0 --> 1
	169 (Presence entocuneiform)	1	1.000	1 --> 0
node_69 --> Lophiodon remense (Geiseltal)	1 (Incisor Canine diastema)	1	0.667	0 --> (01)
	4 (Canine cingulum)	1	0.833	1 --> (01)
	6 (Length canine-premolars diastema)	1	0.500	1 --> (01)
	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1 --> (01)
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1 --> (01)
	14 (Size of the metacone)	1	0.429	1 --> (01)
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 --> (01)
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.600	1 --> (01)
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0 --> (01)

	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0 --> (01)
	54 (Postparacristule on M1)	1	0.500	0 --> (01)
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.667	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 --> (01)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	1 --> (01)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	1 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	0 --> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	125 (premaxilla-maxilla suture)	1	0.500	1 ==> 0
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.200	0 ==> 1
	148 (Mandibular angle)	1	0.600	1 --> (01)
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	2 --> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	1 --> (01)
	203 (Symphysis size)	1	0.500	0 --> (01)
node_69 --> Lophiodon leptorhynchum (La Livinière)	4 (Canine cingulum)	1	0.833	1 --> (01)
	17 (Position of the protocone)	1	0.333	1 --> (01)
	18 (Form of P2)	1	0.444	1 --> (01)
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 --> (01)
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3)	1	0.714	0 --> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0 --> (01)
	50 (Connection postprotocrista -endometacrista/ectoloph on P4)	1	0.500	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	1 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 --> (01)

	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.333	0 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	112 (Prehypocristid contact)	1	0.667	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.667	0 --> (01)
	125 (premaxilla-maxilla suture)	1	0.500	1 --> (01)
	145 (anterior position of the foramen mentale)	1	0.750	0 ==> 1
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	0 ==> 1
node_69 --> node_68	50 (Connection postprotocrista -endometacrista/ectoloph on P4)	1	0.500	1 --> 0
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	1 ==> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	2 ==> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	1 ==> 0
	203 (Symphysis size)	1	0.500	0 ==> 1
node_68 --> node_67	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> 0
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 ==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 ==> 1
node_67 --> node_64	23 (Connection mesial loph-ectoloph on P2)	1	1.000	0 ==> 1
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1 --> 0
	179 (DP3 form)	1	0.500	0 --> 1
node_64 --> node_63	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 ==> 0
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	0 ==> 1
	123 (nasal notch)	1	0.250	0 --> 1
	177 (angle between the cuboid and calcaneum facet)	1	1.000	0 --> 1
node_63 --> Lophiodon tapirotherium	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 --> (01)
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 ==> 1
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 --> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0 --> (01)
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0 --> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	1 --> (01)
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	1 --> (01)
	70 (Postparacristule on M2)	1	0.400	0 ==> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	1 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	100 (Paraconid on p4)	1	0.400	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1 --> (01)
	145 (anterior position of the foramen mentale)	1	0.750	0 --> (01)

	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	1	--> (01)
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	0	--> (01)
node_63 --> node_62	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.250	0	==> 1
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	1	==> 0
	187 (Postprotocristid dp3)	1	0.333	1	--> 0
node_62 --> node_61	18 (Form of P2)	1	0.444	1	--> 2
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0	==> 1
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0	--> 1
	114 (Connection prehypocristid-protolophid on m1)	1	0.500	0	==> 1
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	0	==> 1
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0	==> 1
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	1	--> 0
node_61 --> node_60	15 (Position of the metacone)	1	0.500	0	==> 1
	70 (Postparacristule on M2)	1	0.400	0	==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0	==> 1
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1	==> 0
node_60 --> Lophiodon tapiroides	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0	--> 1
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0	--> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0	--> (01)
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0	--> (01)
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	1	--> (01)
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1	--> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1	==> 2
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1	==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1	--> 0
	114 (Connection prehypocristid-protolophid on m1)	1	0.500	1	==> 0
node_60 --> Lophiodon lautricense	11 (Parastyle size in P2)	1	0.500	0	==> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0	--> (01)
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0	--> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1	--> (01)
	30 (hypocone P3P4)	1	1.000	1	--> (01)
	31 (Protocone and hypocone on P3P4)	1	0.667	0	--> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0	--> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0	--> (01)
	38 (Prehypocrista on premolars)	1	1.000	0	--> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1	--> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1	--> (01)
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0	--> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0	--> (01)
	46 (Paraconule on P4)	1	1.000	1	--> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0	--> (01)
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0	--> (01)
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0	--> (01)
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	0	==> 1
	54 (Postparacristule on M1)	1	0.500	0	==> 1
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1	--> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	1	--> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2	==> 1
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0	--> (01)
	93 (entoconid on p2)	1	0.800	0	--> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0	--> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0	==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1	--> (01)
	137 (choanal opening)	1	0.333	0	--> 1
	158 (Distal apophyse of the magnum)	1	1.000	1	--> 2
	178 (nombre digit pes)	1	0.667	2	--> 1
	192 (Metastylid on dps)	1	0.500	1	--> (01)
node_61 --> Lophiodon cuvieri (Paris Basin)	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0	--> (01)

	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 ==> 1
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 --> 0
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1 --> (01)
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.500	1 --> (12)
	125 (premaxilla-maxilla suture)	1	0.500	1 ==> 0
node_61 --> Lophiodon cuvieri (Geiseltal)	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1 ==> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (01)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	1 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	0 ==> 1
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	1 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 ==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	1 --> (01)
node_62 --> Lophiodon rhinocerodes	11 (Parastyle size in P2)	1	0.500	0 ==> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 --> (01)
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	1 --> (01)
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 --> 0
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	1 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 --> (01)
	192 (Metastylid on dps)	1	0.500	1 --> 0
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 ==> 2
node_64 --> Lophiodon tapirotherium (Saint Martin de Lo	15 (Position of the metacone)	1	0.500	0 --> (01)
	18 (Form of P2)	1	0.444	1 --> 2
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0 --> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	1 --> (01)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	1 ==> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.333	0 ==> 1
	93 (entoconid on p2)	1	0.800	0 ==> 1
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0 ==> 1
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	1	0.400	1 --> (01)

node_67 --> node_66	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 ==> 1
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 ==> 1
node_66 --> node_65	18 (Form of P2)	1	0.444	1 --> 2
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 ==> 2
node_65 --> Lophiodon medium	15 (Position of the metacone)	1	0.500	0 ==> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 ==> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.667	1 --> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 ==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 --> (01)
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1 --> 0
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 ==> 1
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 --> (01)
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	0 ==> 1
node_65 --> Lophiodon parisiense	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 ==> 0
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.667	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 --> 1
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.250	0 ==> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.667	0 --> (01)
node_66 --> Lophiodon sp (Les Mourgues)	18 (Form of P2)	1	0.444	1 --> (12)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0 --> (01)
	60 (Origin of the endoparacrista of M1-M2)	1	0.500	0 ==> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	1 ==> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.333	0 ==> 1
node_68 --> Lophiodon aff eygalayense	1 (Incisor Canine diastema)	1	0.667	0 ==> 1
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 --> (01)
	23 (Connection mesial loph-ectoloph on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	1 ==> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3)	1	0.714	0 --> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0 --> (01)
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 --> (01)
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.667	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	1 --> (01)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	93 (entoconid on p2)	1	0.800	0 --> (01)

	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	0 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	118 (hypoconulid height)	1	0.333	1 --> (01)
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.333	1 --> (01)
node_69 --> Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1 --> (01)
	23 (Connection mesial loph-ectoloph on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	30 (hypocone P3P4)	1	1.000	1 --> (01)
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0 --> (01)
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	1 --> (01)
	65 (Paraconule distinct)	1	0.600	1 --> (01)
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	0 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 --> (01)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	89 (Paraconid size on p2)	1	0.667	1 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	185 (Metaconid dp2)	1	0.500	1 ==> 0
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	0 ==> 1
node_69 --> Lophiodon cf leptorhynchum 2 (Naples)	4 (Canine cingulum)	1	0.833	1 --> (01)
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 --> (01)
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	1 --> (01)
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	0 --> (01)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (12)
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	93 (entoconid on p2)	1	0.800	0 --> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	0 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.667	0 --> (01)
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	0 ==> 1
node_70 --> Paralophiodon cf leptorhynchum 1 (La Rouviole 2)	14 (Size of the metacone)	1	0.429	1 --> (01)

	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.900	0 --> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	0 --> (01)
	50 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P4)	1	0.500	1 --> 0
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> (01)
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	1 --> (01)
	65 (Paraconule distinct)	1	0.600	1 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 --> (12)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.727	0 ==> 1
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 --> (01)
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.857	0 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
node_73 --> Eolophiodon nov sp B12	(Metacone on P2)	1	0.692	1 --> (01)
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1 --> (01)
	30 (hypocone P3P4)	1	1.000	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> (01)
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	1 --> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> (01)
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0 --> (01)
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	0 --> (01)
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	1 --> (01)
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.750	0 --> 1
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 --> (01)
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	0 --> (01)
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	1 --> (01)
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.333	0 ==> 1
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> (01)
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> (01)
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	0 ==> 1
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 --> (01)
node_81 --> node_80	55 (Labial surface of paracone on molars)	1	1.000	0 ==> 1
	109 (Postectometacristid strenth)	1	0.500	0 ==> 1
node_80 --> node_79	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.600	1 --> 0
	112 (Prehypocristid contact)	1	0.667	1 ==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.333	1 ==> 0
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	0 --> 1
	140 (Posttympanic process relative to postglenoid process)	1	0.500	0 --> 1
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	0 --> 1
node_79 --> node_78	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1 ==> 0
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0 ==> 1
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> 1
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 ==> 1
	71 (Centrocrista M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	2 ==> 1

	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 ==> 1
node_78 --> Eomoropus pawnyunti	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	1 ==> 0
	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1 --> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.600	1 ==> 0
	53 (Parastyle height on M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	0 ==> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0 ==> 1
node_78 --> Eomoropus amarorum	29 (Form of P3)	1	0.143	0 --> 1
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1 --> 0
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> 1
	127 (supraorbital foramen)	1	0.500	0 --> 1
	142 (basioccipital)	1	0.333	1 --> 0
	171 (calcanonaviculaire contact)	1	0.333	0 --> 1
	172 (contact astragal-cuboid)	1	0.500	1 --> 0
node_79 --> Litolophus gobiensis	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1 --> 0
	24 (Postprotocrista on P2)	1	1.000	0 --> (01)
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 --> 0
	29 (Form of P3)	1	0.143	0 --> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	1 --> (01)
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	1 ==> 0
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 2
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	1 ==> 2
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.500	1 ==> 0
	118 (hypoconulid height)	1	0.333	1 ==> 0
	130 (posterior extension of the jugal)	1	0.500	0 ==> 1
	137 (choanal opening)	1	0.333	0 ==> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	139 (articular surface)	1	0.250	1 ==> 0
	144 (foramen mentale)	1	0.333	1 --> 0
	145 (anterior position of the foramen mentale)	1	0.750	0 --> 1
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view)	1	0.400	2 ==> 1
node_80 --> Protomoropus gabuniai	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.714	1 ==> 0
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	1 --> 0
	68 (Metaconule on molars)	1	1.000	1 --> (01)
node_89 --> node_88	2 (size incisor canine diastema)	1	0.333	1 --> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	1 ==> 0
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.667	1 --> 0
	170 (peroneal tubercle)	1	0.500	1 ==> 0
	176 (Orientation of distal edge of calcaneum between sustentaculum and cuboid facet)	1	1.000	0 ==> 1
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	0 ==> 1
node_88 --> node_87	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 ==> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 ==> 0
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.200	1 ==> 0
	156 (Capitulum humerus)	1	0.667	1 --> 2
node_87 --> node_86	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0 ==> 1
	18 (Form of P2)	1	0.444	0 ==> 1
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1 --> 0
	129 (postglenoid process)	1	0.333	0 ==> 1
	130 (posterior extension of the jugal)	1	0.500	0 ==> 1
	139 (articular surface)	1	0.250	1 ==> 0
	164 (Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle))	1	0.333	0 --> 1
	175 (Shape of facet of sustentaculum of calcaneum)	1	1.000	0 ==> 1

node_86 --> node_85	1 (Incisor Canine diastema)	1	0.667	0 ==> 1
	3 (Size canine)	1	0.200	1 ==> 0
	29 (Form of P3)	1	0.143	0 ==> 1
	42 (Form of P4)	1	0.200	0 --> 1
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	1 --> 0
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	1 --> 0
	86 (p1-p2 diastema)	1	0.400	1 --> 0
	117 (Hypoconulid on m3)	1	1.000	0 ==> 1
	179 (DP3 form)	1	0.500	0 ==> 1
	180 (Paraconule on DP3-DP4)	1	0.333	0 --> 1
	192 (Metastylid on dps)	1	0.500	0 --> 1
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 --> 2
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	0 ==> 1
node_85 --> node_83	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 ==> 0
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.923	0 ==> 1
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.846	0 ==> 1
	183 (Endoparacrista on DPS)	1	0.500	0 ==> 1
	185 (Metaconid dp2)	1	0.500	1 ==> 0
	186 (Postprotocristid dp2)	1	1.000	0 ==> 1
node_83 --> node_82	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.750	0 ==> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> 0
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.667	1 ==> 0
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 ==> 0
	72 (Parastyle extention on M3)	1	0.333	1 ==> 0
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.333	1 --> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 --> 1
	147 (height of the corpus mandibulae)	1	0.333	1 ==> 0
node_82 --> Hyrachyus modestus	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 --> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.333	0 ==> 1
	84 (Length of the diastema between the lower canine-premolars)	1	0.333	1 ==> 0
	121 (HSB orientation)	1	0.667	0 --> 1
	125 (premaxilla-maxilla suture)	1	0.500	1 ==> 0
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0 --> 1
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	1 ==> 0
node_82 --> Hyrachyus princeps	15 (Position of the metacone)	1	0.500	0 ==> 1
	17 (Position of the protocone)	1	0.333	1 ==> 0
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	0 --> 1
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0 ==> 1
	54 (Postparacristule on M1)	1	0.500	0 --> 1
	70 (Postparacristule on M2)	1	0.400	0 ==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 ==> 1
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 ==> 1
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 ==> 2
node_83 --> Hyrachyus minimus	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 --> 0
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	0 --> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 ==> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	1 ==> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (01)
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.444	0 ==> 1
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.333	0 ==> 1
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.200	1 ==> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	1	0.400	1 ==> 0
	148 (Mandibular angle)	1	0.600	0 ==> 1
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.500	2 ==> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0 --> 1
node_85 --> node_84	4 (Canine cingulum)	1	0.833	0 ==> 1
	5 (Canine-Premolars diastema)	1	0.333	1 ==> 0
	14 (Size of the metacone)	1	0.429	0 ==> 1
	18 (Form of P2)	1	0.444	1 ==> 2

	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0 ==> 1
	30 (hypocone P3P4)	1	1.000	1 ==> 0
	31 (Protocone and hypocone on P3P4)	1	0.667	0 --> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	0 --> 1
	38 (Prehypocrista on premolars)	1	1.000	0 --> 1
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.571	0 ==> 1
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.250	0 ==> 1
	96 (Metaconid and paraconid on p3)	1	1.000	0 ==> 1
node_84 --> Chasmotherium depereti	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 2
	93 (entoconid on p2)	1	0.800	0 ==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0 --> 1
	203 (Symphysis size)	1	0.500	0 --> 1
node_84 --> Chasmotherium cartieri	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> 0
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	1 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1 --> 2
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 ==> 1
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	0 --> (01)
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 --> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	99 (Entoconid on p3)	1	0.667	0 --> 1
node_86 --> Heptodon calciculus	30 (hypocone P3P4)	1	1.000	1 --> (01)
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	0 --> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 ==> 1
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.600	1 --> (01)
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 --> (01)
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 ==> 1
	118 (hypoconulid height)	1	0.333	1 --> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.333	1 --> 0
	121 (HSB orientation)	1	0.667	0 --> 2
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	0 ==> 1
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 ==> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	2 ==> 1
	170 (peroneal tubercle)	1	0.500	0 ==> 1
	171 (calcanonaviculaire contact)	1	0.333	0 ==> 1
	172 (contact astragal-cuboid)	1	0.500	1 ==> 0
node_87 --> Homogalax protapirinus	6 (Length canine-premolars diastema)	1	0.500	1 --> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.545	1 ==> 0
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	1 ==> 0
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.769	1 --> 0
	42 (Form of P4)	1	0.200	0 --> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	1 ==> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	1 ==> 0
	65 (Paraconule distinct)	1	0.600	0 --> 1
	84 (Length of the diastema between the lower canine-premolars)	1	0.333	1 ==> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	1 ==> 0
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.200	1 ==> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	1	0.400	1 ==> 0
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view)	1	0.400	2 --> 1
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.667	1 ==> 0
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	1 --> 0
node_88 --> Cardiolophus				

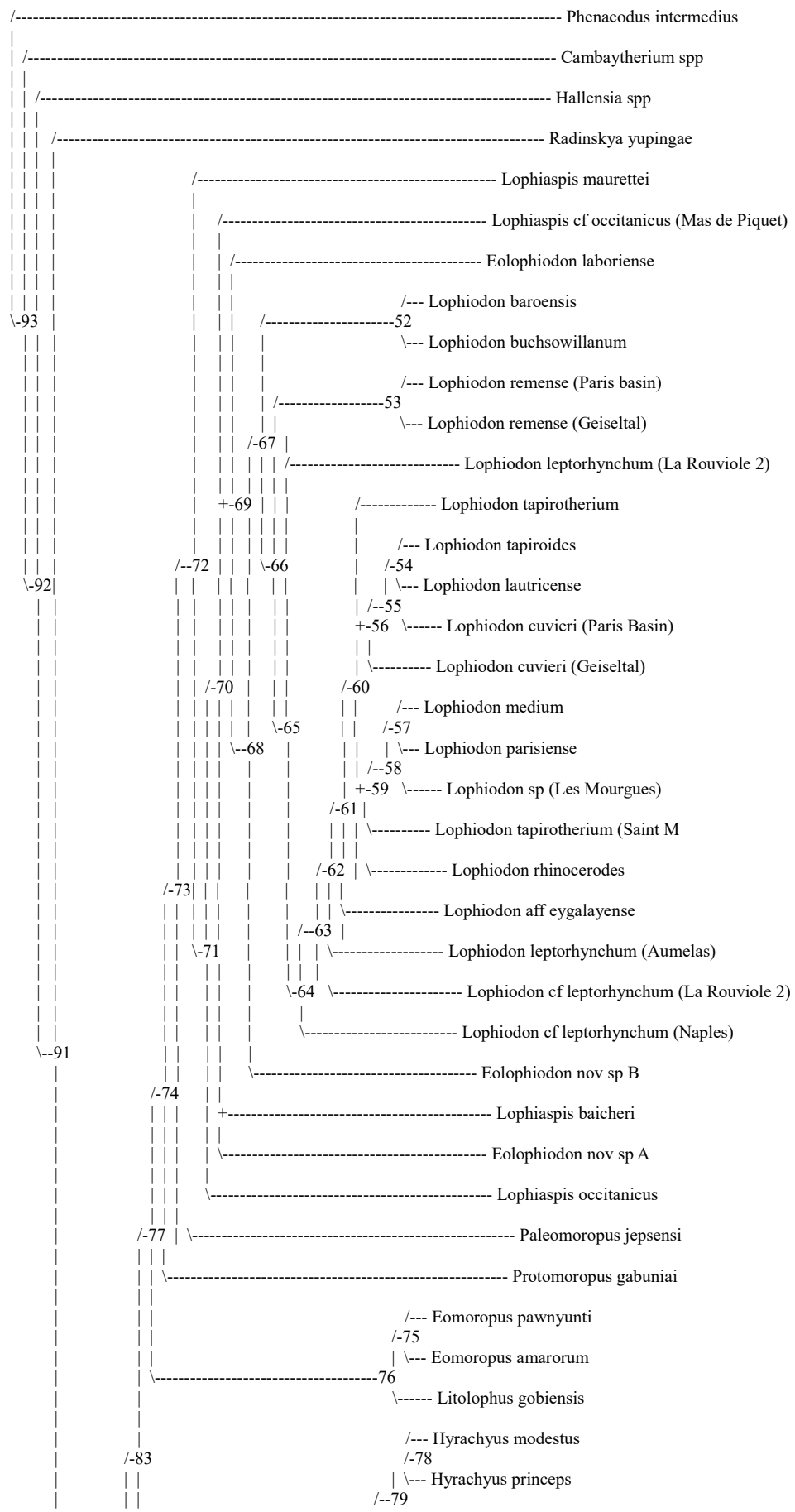
radinsky	3 (Size canine)	1	0.200	1	==> 0
	6 (Length canine-premolars diastema)	1	0.500	1	--> 0
	8 (P1-P2 diastema)	1	0.333	0	--> 1
	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	1	==> 0
	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1	==> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.600	1	==> 0
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.625	0	==> 1
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	1	==> 0
	47 (Metaconule on P4)	1	0.600	1	==> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	1	--> 0
	87 (Length p1-p2 diastema)	1	0.667	0	--> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1	--> 0
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	1	0.400	1	==> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.600	1	--> (01)
	107 (mesial cingulum on molars)	1	0.500	1	==> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	1	==> 0
	123 (nasal notch)	1	0.250	1	--> 0
	135 (posterior palatine foramina)	1	0.333	1	==> 0
	136 (ridge delimiting the choanae)	1	0.500	0	==> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1	==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1	--> 0
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view)	1	0.400	2	--> 1
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	1	--> 0
node_90 --> Isectolophus latidens	3 (Size canine)	1	0.200	1	==> 0
	5 (Canine-Premolars diastema)	1	0.333	1	==> 0
	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0	==> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.800	0	==> 1
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.769	0	==> 1
	30 (hypocone P3P4)	1	1.000	1	--> (01)
	31 (Protocone and hypocone on P3P4)	1	0.667	0	--> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	0	--> (01)
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1	--> (01)
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.643	1	--> 0
	64 (Paraconule on molars)	1	0.778	0	==> 1
	86 (p1-p2 diastema)	1	0.400	1	--> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.429	1	==> 0
	129 (postglenoid process)	1	0.333	0	==> 1
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.200	1	==> 0
	139 (articular surface)	1	0.250	1	--> 0
	160 (proximale phalanx size)	1	0.500	0	==> 1
node_91 --> Chowlia europea	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1	==> 0
	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1	==> 0
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.429	0	==> 1
	35 (Metaconule on P3)	1	0.667	1	==> 0
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0	--> 1
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0	--> 1
	65 (Paraconule distinct)	1	0.600	0	==> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1	--> (12)
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0	--> (01)
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.429	1	--> (01)
	107 (mesial cingulum on molars)	1	0.500	1	==> 0
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0	--> (01)
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	1	==> 0
node_93 --> Arenahippus grangeri	20 (Preparacrista on P2)	1	0.286	1	==> 0
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.778	0	==> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0	--> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.750	0	--> 1
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	1	==> 0
	47 (Metaconule on P4)	1	0.600	1	--> (01)

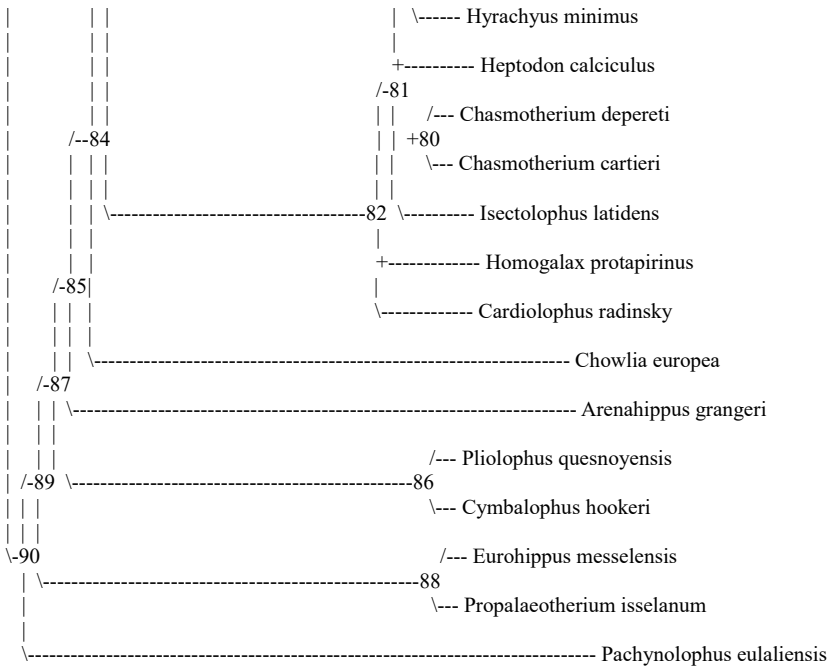
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0 --> (01)
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	0 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.375	0 --> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	2 --> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 ==> 0
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.706	0 ==> 1
	118 (hypoconulid height)	1	0.333	1 ==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.333	1 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 ==> 1
	151 (Supraorbital process)	1	0.667	1 ==> 2
	164 (Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle))	1	0.333	0 --> 1
	200 (Protocone on P2)	1	0.500	1 ==> 0
node_93 --> node_92	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0 ==> 1
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 ==> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	2 --> 1
	101 (Paraconid size in p4)	1	0.500	1 --> 0
	106 (Entoconid on p4)	1	0.667	0 ==> 1
	187 (Postprotocristid dp3)	1	0.333	1 ==> 0
	196 (Number of lingual cusp on DP2)	1	1.000	2 ==> 1
node_92 --> Pliolophus quesnoyensis	3 (Size canine)	1	0.200	1 --> 0
	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	0 ==> 1
	47 (Metaconule on P4)	1	0.600	1 --> (01)
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0 --> (01)
	68 (Metaconule on molars)	1	1.000	1 --> (01)
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1 ==> 2
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 0
	86 (p1-p2 diastema)	1	0.400	1 ==> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.167	1 ==> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	1 ==> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	1	0.400	0 --> (01)
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	147 (height of the corpus mandibulae)	1	0.333	0 --> 1
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.667	1 --> (01)
	188 (Postprotocristid dp4)	1	0.500	1 ==> 0
node_92 --> Cymbalophus hookeri	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1 ==> 0
	14 (Size of the metacone)	1	0.429	1 ==> 0
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 ==> 0
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.875	0 --> 1
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.625	0 ==> 1
	72 (Parastyle extention on M3)	1	0.333	1 ==> 0
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.400	0 ==> 1
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 ==> 1
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.200	0 ==> 1
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	1	0.400	1 ==> 0
	190 (Metaconid and protoconid in dp3)	1	0.500	1 ==> 0
	195 (Number of labial cusp on DP2)	1	0.500	1 ==> 0
	196 (Number of lingual cusp on DP2)	1	1.000	1 ==> 0
node_95 --> node_94	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> 0
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.824	0 ==> 1
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.824	0 ==> 1
	86 (p1-p2 diastema)	1	0.400	1 ==> 0
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	0 ==> 1
node_94 --> Eurohippus messelensis	17 (Position of the protocone)	1	0.333	0 ==> 1
	18 (Form of P2)	1	0.444	0 ==> 1
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	1	0.500	0 ==> 1
	66 (Connection Paraconule-Preprotocrista on molars)	1	1.000	1 --> (01)
	68 (Metaconule on molars)	1	1.000	0 --> (01)

	71 (Centrocrista M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	151 (Supraorbital process)	1	0.667	1 ==> 2
	156 (Capitulum humerus)	1	0.667	1 ==> 2
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.500	1 --> 2
	164 (Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle))	1	0.333	0 --> 1
	168 (Entocuneiform)	1	0.500	1 ==> 0
	171 (calcanonaviculaire contact)	1	0.333	0 --> 1
node_94 --> Propaleotherium isselanum				
	12 (Metacone on P2)	1	0.692	1 ==> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.600	1 ==> 0
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.706	0 ==> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	0 ==> 1
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	1 ==> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.333	0 ==> 1
	53 (Parastyle height on M1-M2)	1	0.333	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.842	1 --> (01)
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	1 ==> 0
	94 (Paraconid on p3)	1	0.667	1 --> 0
	100 (Paraconid on p4)	1	0.400	1 --> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.286	1 --> 2
	137 (choanal opening)	1	0.333	0 --> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 --> 0
	139 (articular surface)	1	0.250	1 --> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	2 ==> 1
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 --> 0
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0 --> 1
node_96 --> Pachynolophus eulaliensis				
	10 (Parastyle on P2)	1	0.286	0 ==> 1
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.286	1 ==> 0
	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 ==> 0
	25 (Parastyle size in P3-P4)	1	0.500	0 ==> 1
	29 (Form of P3)	1	0.143	0 --> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.750	0 --> (01)
	35 (Metaconule on P3)	1	0.667	1 --> (01)
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.667	0 --> (01)
	39 (Connection postprotocrista -endometacrista/ectoloph on P3)	1	0.714	0 ==> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.700	1 --> (01)
	50 (Connection postprotocrista -endometacrista/ectoloph on P4)	1	0.500	0 ==> 1
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	1	0.500	0 --> (01)
	71 (Centrocrista M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.611	1 --> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.667	0 ==> 1
	101 (Paraconid size in p4)	1	0.500	1 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.600	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.700	1 ==> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.875	0 --> (01)
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 --> 1
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	148 (Mandibular angle)	1	0.600	0 ==> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.400	0 --> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.500	0 ==> 1

Buffer analyse additive

Tree length = 1344
Consistency index (CI) = 0.2411
Homoplasy index (HI) = 0.7589
Retention index (RI) = 0.5493
Rescaled consistency index (RC) = 0.1324


Phenacodus intermedius
Cambaytherium spp
Hallensia spp
Radinskya yupingae
Lophiaspis maurettei
Lophiaspis cf occitanicus (Mas de Piquet)
Eolophiodon laboriense
Lophiodon baroensis
Lophiodon buchsowillanum
Lophiodon remense (Paris basin)
Lophiodon remense (Geiseltal)
Lophiodon leptorhynchum (La Rouviole 2)
Lophiodon tapirotherium
Lophiodon tapiroides
Lophiodon lautricense
Lophiodon cuvieri (Paris Basin)
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
Lophiodon medium
Lophiodon parisiense
Lophiodon sp (Les Mourgues)
Lophiodon tapirotherium (Saint M
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodon aff eygalayense
Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)
Lophiodon cf leptorhynchum (La Rouviole 2)
Lophiodon cf leptorhynchum (Naples)
Eolophiodon nov sp B
Lophiaspis baicheri
Eolophiodon nov sp A
Lophiaspis occitanicus
Paleomoropus jepsensi
Protomoropus gabuniai
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
Litolophus gobiensis
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps



Branch	Character	Steps	CI	Change
node_93 <-> Phenacodus intermedius	34 (Paraconule on P3)	2	0.182	0 <=> 2
	36 (Postprotocrista on P3)	2	0.095	0 <=> 2
	43 (Endoparacrista on P4)	2	0.167	0 <=> 2
	44 (Endometacrista on P4)	2	0.133	0 <=> 2
	47 (Metaconule on P4)	2	0.286	0 <=> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 <=> 2
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	2	0.286	0 <=> 2
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	1 <=> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	2	0.167	2 <=> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	2	0.222	2 <=> 4
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.167	0 <=> 1
	105 (Posthypocristid on p4)	2	0.222	0 <=> 2
	109 (Postectometacristid strenth)	1	0.333	1 <=> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 <=> 2
	118 (hypoconulid height)	2	0.182	2 <=> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	2	0.182	2 <=> 0
	151 (Supraorbital process)	1	0.667	1 <=> 0
	156 (Capitulum humerus)	1	0.667	1 <=> 0
	166 (Third trochanter)	1	0.500	1 <=> 0
	168 (Entocuneiform)	1	0.500	1 <=> 0
node_93 --> Cambaytherium spp.	12 (Metacone on P2)	1	0.143	0 ==> 1
	20 (Preparacrista on P2)	2	0.154	2 --> 0
	40 (Size of the metacone on P4)	2	0.143	2 ==> 0
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	0 --> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 --> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	1 --> 2
	94 (Paraconid on p3)	2	0.100	2 --> 0
	100 (Paraconid on p4)	2	0.222	2 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	2	0.250	2 ==> 0
	106 (Entoconid on p4)	2	0.111	2 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	2 ==> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 --> 0
	128 (postglenoid foramen)	1	0.500	0 ==> 1
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.250	0 ==> 1

	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.250	1 ==> 0
	162 (Fovea capitis)	1	0.500	1 ==> 0
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lat)	1	0.400	0 --> 1
node_93 --> node_92	26 (Size of the metacone on P3)	2	0.133	0 ==> 2
	66 (Connection Paraconule-Preprotocrista on molars)	2	0.667	0 ==> 2
	70 (Postparacristule on M2)	2	0.222	2 ==> 0
	86 (p1-p2 diastema)	1	0.286	1 --> 2
	109 (Postectometacristid strenth)	1	0.333	1 ==> 2
	120 (Prehypocristidulid)	2	0.182	0 ==> 2
	145 (anterior position of the foramen mentale)	3	0.375	3 ==> 0
	157 (Entepicondylar foramen)	1	1.000	0 ==> 1
	159 (Number of manuel digit)	1	1.000	0 ==> 1
	173 (Astragalar foramen or canal)	1	1.000	0 ==> 1
	178 (nombre digit pes)	1	0.667	0 ==> 1
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	0 ==> 1
node_92 --> Hallensia spp.	2 (size incisor canine diastema)	1	0.333	1 ==> 0
	3 (Size canine)	1	0.200	1 ==> 0
	10 (Parastyle on P2)	2	0.154	0 ==> 2
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 --> 1
	35 (Metaconule on P3)	2	0.400	2 ==> 0
	37 (Endoprotocrista on P3)	2	0.200	0 ==> 2
	42 (Form of P4)	1	0.167	0 --> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 --> 0
	82 (M3 size)	1	0.333	0 ==> 1
	84 (Length of the diastema between the lower canine-prem)	1	0.333	1 ==> 0
	87 (Length p1-p2 diastema)	1	0.500	1 ==> 2
	94 (Paraconid on p3)	2	0.100	2 --> 0
	100 (Paraconid on p4)	2	0.222	2 --> 0
	110 (Entoconid position on molars)	1	0.333	1 --> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 --> 0
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.375	0 ==> 1
	123 (nasal notch)	1	0.250	1 ==> 0
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	1 --> 0
	127 (supraorbital foramen)	1	0.500	0 ==> 1
	144 (foramen mentale)	1	0.333	0 --> 1
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	0 --> 1
	180 (Paraconule on DP3-DP4)	1	0.333	0 --> 1
node_92 --> node_91	54 (Postparacristule on M1)	2	0.286	2 ==> 0
	67 (Molar preprotocrista)	2	0.182	2 ==> 0
	72 (Parastyle extention on M3)	1	0.333	0 ==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	2	0.125	2 ==> 0
node_91 --> Radinskya ypuingae	20 (Preparacrista on P2)	2	0.154	2 --> 0
	42 (Form of P4)	1	0.167	0 --> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 2
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	1 --> 3
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 --> 1
	136 (ridge delimiting the choanae)	2	0.286	2 --> 0
node_91 --> node_90	6 (Length canine-premolars diastema)	2	0.286	0 ==> 2
	8 (P1-P2 diastema)	1	0.333	1 ==> 0
	12 (Metacone on P2)	2	0.143	0 ==> 2
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	0 --> 1
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	0 ==> 1
	87 (Length p1-p2 diastema)	1	0.500	1 --> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	2	0.182	0 --> 2
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	0 --> 1
	122 (nasal)	1	1.000	1 --> 0
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	1 --> 0
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	1 --> 0
	135 (posterior palatine foramina)	1	0.333	0 --> 1

	200 (Protocone on P2)	1	0.500	0 ==> 1
node_90 --> node_89	68 (Metaconule on molars)	1	0.500	0 ==> 1
	82 (M3 size)	1	0.333	0 ==> 1
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	2	0.222	0 ==> 2
	110 (Entoconid position on molars)	1	0.333	1 --> 0
	126 (preorbital fossa)	1	1.000	1 ==> 0
	136 (ridge delimiting the choanae)	2	0.286	2 --> 0
	141 (jugular process orientation)	1	1.000	1 ==> 0
	142 (basioccipital)	1	0.333	0 ==> 1
	144 (foramen mentale)	1	0.333	0 --> 1
	155 (deltopectoral crest of the humerus)	1	0.500	1 --> 0
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	0 --> 2
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lat)	1	0.400	0 --> 2
	178 (nombre digit pes)	1	0.667	1 --> 2
	203 (Symphysis size)	1	0.333	2 --> 0
node_89 --> node_87	47 (Metaconule on P4)	1	0.286	0 ==> 1
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	2 ==> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 ==> 2
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.375	0 ==> 1
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	2 ==> 0
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.400	0 --> 1
node_87 --> node_85	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	0 ==> 1
	44 (Endometacrista on P4)	2	0.133	0 ==> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 --> 2
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	0 ==> 2
	68 (Metaconule on molars)	1	0.500	1 --> 2
	95 (Paraconid size in p3)	2	0.154	0 ==> 2
	106 (Entoconid on p4)	2	0.111	2 --> 0
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.429	2 --> 3
node_85 --> node_84	25 (Parastyle size in P3-P4)	1	0.500	0 ==> 1
	47 (Metaconule on P4)	1	0.286	1 ==> 2
	53 (Parastyle height on M1-M2)	1	0.333	0 ==> 1
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	2	0.286	0 ==> 2
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	2 ==> 1
	100 (Paraconid on p4)	2	0.222	2 --> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	2	0.222	0 ==> 2
	110 (Entoconid position on molars)	1	0.333	0 ==> 1
node_84 --> node_83	10 (Parastyle on P2)	2	0.154	0 ==> 2
	32 (Endometacrista on P3)	2	0.125	0 --> 2
	34 (Paraconule on P3)	2	0.182	0 ==> 2
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	2	0.182	0 ==> 2
	46 (Paraconule on P4)	2	0.400	0 ==> 2
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	1 ==> 0
	50 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	2	0.250	0 ==> 2
	89 (Paraconid size on p2)	2	0.400	0 --> 2
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.250	1 --> 0
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.250	0 --> 1
	147 (height of the corpus mandibulae)	1	0.333	0 ==> 1
	152 (Tuber spinae)	1	1.000	0 --> 1
node_83 --> node_77	8 (P1-P2 diastema)	1	0.333	0 ==> 1
	9 (Length P1-P2 diastema)	1	1.000	0 ==> 1
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	0 ==> 1
	42 (Form of P4)	1	0.167	0 --> 1
	67 (Molar preprotocrista)	2	0.182	0 ==> 2
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	85 (p1)	1	1.000	0 ==> 1
	123 (nasal notch)	1	0.250	1 --> 0
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 --> 1

	149 (Ectotympanic)	1	1.000	0 ==> 1
node_77 --> node_74	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	2 ==> 1
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	0 --> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	2	0.133	2 ==> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	1 --> 3
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.400	1 --> 2
node_74 --> node_73	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	2	0.222	2 ==> 0
node_73 --> node_72	2 (size incisor canine diastema)	1	0.333	1 --> 0
	12 (Metacone on P2)	1	0.143	2 --> 1
	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 --> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	2	0.133	2 --> 0
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	0 ==> 1
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	1 --> 0
	109 (Postectometacristid strenth)	2	0.333	2 --> 0
	120 (Prehypocristidulid)	2	0.182	2 --> 0
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	0 --> 1
	129 (postglenoid process)	1	0.500	0 --> 1
	150 (Domeforhead, angle between the rostrum and the brai)	1	1.000	0 --> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 ==> 2
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.200	0 --> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	0 --> 1
node_72 --> Lophiaspis maurettei	10 (Parastyle on P2)	1	0.154	2 ==> 1
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	2	0.154	2 ==> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.250	2 ==> 1
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.200	0 ==> 1
	40 (Size of the metacone on P4)	2	0.143	2 ==> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	2	0.182	2 ==> 0
	95 (Paraconid size in p3)	2	0.154	2 ==> 0
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	2	0.222	2 ==> 0
	118 (hypoconulid height)	2	0.182	2 ==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	2	0.182	2 ==> 0
	140 (Posttympanic process relative to postglenoid proces)	1	0.500	0 --> 1
	182 (Ectostyle on DPs)	1	0.667	0 --> 1
	187 (Postprotocristid dp3)	1	0.333	1 ==> 0
	188 (Postprotocristid dp4)	1	0.500	1 ==> 0
	190 (Metaconid and protoconid in dp3)	1	0.500	1 ==> 0
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 ==> 0
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	1 --> 2
node_72 --> node_71	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	2 ==> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	2 ==> 1
node_71 --> node_70	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	1 ==> 2
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	1 --> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	2 --> 1
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	0 --> 1
	62 (Labial style size on molars)	1	1.000	1 --> 0
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	0 --> 1
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	0 --> 1
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	0 ==> 1
	162 (Fovea capitis)	1	0.500	1 --> 0
	163 (Greater trochanter of femur)	2	0.429	3 --> 1
	165 (Small trochanter)	1	1.000	1 --> 0
	166 (Third trochanter)	1	0.500	1 --> 0
	167 (sulcus tuberosititas tibia)	1	1.000	0 --> 1
	184 (Size paraconid dp2)	1	1.000	0 --> 1
node_70 --> Lophiaspis cf occitanicus (Mas de Piquet)	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	2	0.182	0 ==> 2

	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 0
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 ==> 2
node_70 --> node_69	7 (P1)	1	1.000	0 --> 1
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.143	2 ==> 1
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.182	0 ==> 1
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.182	2 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	0 ==> 1
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.200	0 ==> 1
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	0 ==> 1
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	2 --> 1
	142 (basioccipital)	1	0.333	1 --> 0
	148 (Mandibular angle)	1	0.286	0 --> 1
	154 (Lateral articular helf of distal humerus)	1	1.000	1 --> 0
	158 (Distal apophyse of the magnum)	1	1.000	0 --> 1
	182 (Ectostyle on DPs)	1	0.667	0 --> 1
node_69 --> Eolophiodon laboriense	12 (Metacone on P2)	1	0.143	1 ==> 0
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	0 --> 1
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	2 ==> 1
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	2 --> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.182	2 ==> 1
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.200	0 ==> 1
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	2 ==> 1
	46 (Paraconule on P4)	1	0.400	2 ==> 1
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	0 --> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	0 --> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	2	0.133	0 ==> 2
	135 (posterior palatine foramina)	1	0.333	1 ==> 0
	136 (ridge delimiting the choanae)	1	0.286	0 ==> 1
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 ==> 1
	195 (Number of labial cusp on DP2)	1	0.500	1 ==> 0
	196 (Number of lingual cusp on DP2)	1	0.750	3 ==> 2
	203 (Symphysis size)	1	0.333	0 ==> 1
node_69 --> node_68	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	0 ==> 1
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	0 ==> 1
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 ==> 1
	65 (Paraconule distinct)	2	0.250	0 ==> 2
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.182	1 ==> 0
	148 (Mandibular angle)	1	0.286	1 ==> 2
node_68 --> node_67	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	0 ==> 1
	18 (Form of P2)	2	0.250	0 ==> 2
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	2 --> 1
	64 (Paraconule on molars)	1	0.250	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	1 ==> 2
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	1 ==> 2
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	2 ==> 1
	128 (postglenoid foramen)	1	0.500	0 ==> 1
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	0 ==> 1
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	1 ==> 0
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 ==> 2
node_67 --> node_52	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 2
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	2 ==> 0
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	1 --> 2
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.182	1 ==> 0
	64 (Paraconule on molars)	1	0.250	1 --> 2
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.200	1 ==> 0
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 0

	203 (Symphysis size)	1	0.333	0 ==> 2
node_52 --> Lophiodon baroensis	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	2	0.154	2 ==> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	1 ==> 0
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 2
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.143	1 ==> 2
	41 (Position of the metacone on P4)	2	0.125	2 ==> 0
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	78 (Endoparacrista length on M3)	2	0.133	0 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 ==> 2
	89 (Paraconid size on p2)	2	0.400	2 --> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	2	0.182	2 ==> 0
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 ==> 2
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 ==> 0
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 ==> 2
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	1 --> 2
node_52 --> Lophiodon buchsowillanum	5 (Canine-Premolars diastema)	1	0.333	1 ==> 0
	12 (Metacone on P2)	1	0.143	1 ==> 2
	17 (Position of the protocone)	2	0.154	0 ==> 2
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	0 --> 1
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	1 ==> 2
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 0
	29 (Form of P3)	1	0.111	1 ==> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	43 (Endoparacrista on P4)	2	0.167	0 ==> 2
	50 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.250	2 --> 1
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	2	0.250	2 ==> 0
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 0
	60 (Origin of the endoparacrista of M1-M2)	1	0.500	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	2 --> 3
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	2	0.182	0 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 ==> 0
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.200	0 ==> 1
	112 (Prehypocristid contact)	2	0.400	2 ==> 0
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 ==> 0
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	1 ==> 0
node_67 --> node_66	4 (Canine cingulum)	1	0.500	0 --> 1
	14 (Size of the metacone)	1	0.143	0 ==> 1
	17 (Position of the protocone)	1	0.154	0 --> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.182	0 ==> 1
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	2 ==> 1
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.200	0 ==> 1
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	2 ==> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	2 --> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	3 ==> 2
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	2 --> 3
	121 (HSB orientation)	1	0.667	0 --> 2
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 --> 2
	153 (infraspinous fossa size)	1	1.000	0 --> 1
	155 (deltopectoral crest of the humerus)	1	0.500	0 --> 1
	160 (proximale phalanx size)	1	0.500	0 --> 1
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.429	1 --> 0
	180 (Paraconule on DP3-DP4)	1	0.333	0 --> 1
	182 (Ectostyle on DPs)	1	0.667	1 --> 2
	183 (Endoparacrista on DPS)	1	0.500	0 --> 1
	189 (Entoconid on dp2)	1	1.000	1 --> 0
	191 (Paraconid on dp3)	1	1.000	0 --> 1

	193 (Strength metastylid dps)	1	1.000	0 --> 1
node_66 --> node_53	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 0
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	0 --> 1
	64 (Paraconule on molars)	1	0.250	1 --> 2
	92 (Postprotocristid on p2)	1	0.182	2 ==> 1
	99 (Entoconid on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	0 --> 1
node_53 --> Lophiodon remense (Paris basin)	14 (Size of the metacone)	1	0.143	1 --> 2
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	0 --> 1
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	46 (Paraconule on P4)	1	0.400	2 ==> 1
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.095	2 ==> 1
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	1 --> 2
	70 (Postparacristule on M2)	1	0.222	0 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 ==> 2
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.250	0 ==> 1
	179 (DP3 form)	1	0.222	0 --> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	1 ==> 0
node_53 --> Lophiodon remense (Geiseltal)	1 (Incisor Canine diastema)	1	0.286	0 --> 1
	6 (Length canine-premolars diastema)	1	0.286	2 ==> 1
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	1	0.154	2 ==> 1
	17 (Position of the protocone)	1	0.154	1 ==> 2
	22 (Preprotocrista on P2)	1	0.250	2 ==> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.182	0 --> 1
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	1 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	0 ==> 1
	54 (Postparacristule on M1)	1	0.286	0 ==> 1
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.250	2 ==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.125	0 ==> 1
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	2 ==> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.133	0 --> 1
	125 (premaxilla-maxilla suture)	2	0.286	2 --> 0
	148 (Mandibular angle)	1	0.286	2 ==> 1
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	2 --> 1
	203 (Symphysis size)	1	0.333	0 ==> 1
node_66 --> node_65	12 (Metacone on P2)	1	0.143	1 ==> 2
	14 (Size of the metacone)	1	0.143	1 --> 2
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	2	0.182	0 ==> 2
	78 (Endoparacrista length on M3)	2	0.133	0 ==> 2
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.250	1 ==> 0
	169 (Presence entocuneiform)	1	1.000	1 --> 0
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	1 --> 2
node_65 --> Lophiodon leptorhynchum (La Livinière	18 (Form of P2)	1	0.250	2 ==> 1
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	0 --> 1
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.182	2 ==> 1
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.167	0 ==> 1
	50 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.250	2 --> 1
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	1 --> 2
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	1	0.182	0 ==> 1
	112 (Prehypocristid contact)	1	0.400	2 ==> 1
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.182	0 --> 1
	125 (premaxilla-maxilla suture)	1	0.286	2 --> 1
	145 (anterior position of the foramen mentale)	2	0.375	0 ==> 2

	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	0 --> 1
node_65 --> node_64	17 (Position of the protocone)	1	0.154	1 ==> 2
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	1 ==> 2
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.143	1 ==> 2
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	0 --> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 ==> 2
	192 (Metastylid on dps)	2	0.333	0 --> 2
node_64 --> node_63	4 (Canine cingulum)	1	0.500	1 ==> 2
	19 (hypocone on the P2)	1	0.182	1 ==> 0
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 2
	50 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	2	0.250	2 ==> 0
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	2 ==> 1
node_63 --> node_62	23 (Connection mesial loph-ectoloph on P2)	1	0.500	0 ==> 1
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.200	1 ==> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.095	2 ==> 1
node_62 --> node_61	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	0 ==> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	0 ==> 1
	64 (Paraconule on molars)	1	0.250	1 ==> 2
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	1 --> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	2 --> 1
	202 (constriction of the symphysis)	2	0.167	2 ==> 0
	203 (Symphysis size)	1	0.333	0 ==> 2
node_61 --> node_60	23 (Connection mesial loph-ectoloph on P2)	1	0.500	1 ==> 2
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 ==> 0
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	1 --> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	1	0.095	1 ==> 0
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	2 ==> 3
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 ==> 0
	123 (nasal notch)	1	0.250	0 ==> 1
	177 (angle between the cuboid and calcaneum facet)	1	1.000	0 --> 1
	179 (DP3 form)	2	0.222	0 --> 2
	187 (Postprotocristid dp3)	1	0.333	1 --> 0
	192 (Metastylid on dps)	1	0.333	2 --> 1
node_60 --> Lophiodon tapirotherium	19 (hypocone on the P2)	1	0.182	0 ==> 1
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	1 ==> 2
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	2 ==> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.182	2 ==> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	0 ==> 1
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.143	2 ==> 1
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.167	0 ==> 1
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	2	0.200	0 ==> 2
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 0
	64 (Paraconule on molars)	1	0.250	2 ==> 1
	70 (Postparacristule on M2)	2	0.222	0 ==> 2
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	3 ==> 2
	74 (Postparacristule on M3)	2	0.125	0 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 --> 2
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 --> 2
	99 (Entoconid on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	100 (Paraconid on p4)	1	0.222	0 ==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 2
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 --> 0
	145 (anterior position of the foramen mentale)	1	0.375	0 ==> 1
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.118	2 ==> 1
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	0 ==> 1
node_60 --> node_56	18 (Form of P2)	2	0.250	2 ==> 4
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	1 ==> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 0

	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	1 ==> 2
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	3 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 --> 2
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.200	0 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 --> 2
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 ==> 0
	114 (Connection prehypocristid-protolophid on m1)	1	0.500	0 ==> 1
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.250	0 --> 1
node_56 --> node_55	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 --> 2
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.250	1 ==> 2
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 ==> 2
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	1 --> 0
node_55 --> node_54	15 (Position of the metacone)	2	0.286	0 ==> 2
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.200	0 ==> 1
	70 (Postparacristule on M2)	2	0.222	0 ==> 2
	74 (Postparacristule on M3)	2	0.125	0 ==> 2
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	1 ==> 0
node_54 --> Lophiodon tapiroides	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	1 ==> 2
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	1 ==> 2
	64 (Paraconule on molars)	1	0.250	2 ==> 1
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 --> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	2	0.222	2 ==> 4
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.200	1 ==> 0
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 --> 0
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 0
	114 (Connection prehypocristid-protolophid on m1)	1	0.500	1 ==> 0
node_54 --> Lophiodon lautricense	11 (Parastyle size in P2)	1	0.500	0 ==> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.182	0 ==> 1
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	2 ==> 1
	30 (hypocone P3P4)	1	0.333	2 ==> 1
	31 (Protocone and hypocone on P3P4)	1	0.400	0 --> 1
	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.200	0 ==> 1
	38 (Prehypocrista on premolars)	1	0.667	0 ==> 1
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.143	2 --> 1
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.167	0 ==> 1
	46 (Paraconule on P4)	1	0.400	2 ==> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	0 ==> 1
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	0 ==> 1
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	0 ==> 2
	54 (Postparacristule on M1)	2	0.286	0 ==> 2
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	2 --> 1
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.182	2 ==> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	3 ==> 1
	93 (entoconid on p2)	1	0.286	0 ==> 1
	99 (Entoconid on p3)	2	0.167	0 ==> 2
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	1 ==> 2
	137 (choanal opening)	1	0.333	0 --> 1
	158 (Distal apophyse of the magnum)	1	1.000	1 --> 2
	178 (nombre digit pes)	1	0.667	2 --> 1
node_55 --> Lophiodon cuvieri (Paris Basin)	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	1 --> 0
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	2	0.095	0 ==> 2
	40 (Size of the metacone on P4)	1	0.143	2 --> 1

	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	2 --> 1
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 --> 0
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	1 ==> 2
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.200	1 ==> 2
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 --> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	0 ==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 2
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.375	1 ==> 2
	125 (premaxilla-maxilla suture)	2	0.286	2 ==> 0
node_56 --> Lophiodon cuvieri (Geiseltal)	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	2	0.154	2 ==> 0
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	1 --> 0
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	1 ==> 0
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	1 ==> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	2 ==> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.133	2 ==> 1
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	0 ==> 1
	99 (Entoconid on p3)	2	0.167	0 ==> 2
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	2 ==> 1
node_60 --> node_59	18 (Form of P2)	1	0.250	2 ==> 3
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	1 ==> 2
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	1 ==> 0
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	0 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 ==> 0
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	1 ==> 2
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 2
node_59 --> node_58	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	1 ==> 0
	23 (Connection mesial loph-ectoloph on P2)	2	0.500	2 ==> 0
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	1 ==> 0
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	1 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.200	1 ==> 2
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 ==> 2
node_58 --> node_57	18 (Form of P2)	1	0.250	3 --> 4
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	1 ==> 2
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.250	2 ==> 1
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.125	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	3 ==> 4
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 --> 0
node_57 --> Lophiodon medium	15 (Position of the metacone)	2	0.286	0 ==> 2
	19 (hypocone on the P2)	2	0.182	0 ==> 2
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	0 ==> 1
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.250	1 ==> 0
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 --> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	3 ==> 1
	99 (Entoconid on p3)	2	0.167	0 ==> 2
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	2 ==> 1
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	2	0.250	0 ==> 2
node_57 --> Lophiodon parisiense	27 (Position of the metacone on P3)	2	0.111	2 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	2 ==> 0
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.125	1 ==> 2
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.200	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	0 ==> 1
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	2 ==> 1

	120 (Prehypocristidulid)	1	0.182	0 ==> 1
node_58 --> Lophiodon sp (Les Mourgues)	37 (Endoprotocrista on P3)	1	0.200	0 ==> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	1 ==> 0
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 --> 0
	60 (Origin of the endoparacrista of M1-M2)	1	0.500	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	3 ==> 2
	78 (Endoparacrista length on M3)	2	0.133	2 --> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	2	0.182	0 --> 2
node_59 --> Lophiodon tapirotherium (Saint Martin)	15 (Position of the metacone)	1	0.286	0 ==> 1
	18 (Form of P2)	1	0.250	3 --> 4
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	2	0.200	0 ==> 2
	78 (Endoparacrista length on M3)	2	0.133	2 --> 0
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 --> 2
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	2	0.182	0 --> 2
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	1	0.200	1 ==> 0
	93 (entoconid on p2)	2	0.286	0 ==> 2
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 ==> 2
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 --> 0
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	1	0.222	2 ==> 1
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 --> 0
node_60 --> Lophiodon rhinocerodes	11 (Parastyle size in P2)	1	0.500	0 ==> 1
	19 (hypocone on the P2)	1	0.182	0 ==> 1
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	1 ==> 0
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 ==> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	3 ==> 2
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	1 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 --> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 --> 2
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.200	0 ==> 1
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 ==> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 ==> 0
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	1	0.154	1 --> 0
	192 (Metastylid on dps)	1	0.333	1 ==> 0
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 ==> 2
node_61 --> Lophiodon aff eygalayense	1 (Incisor Canine diastema)	2	0.286	0 ==> 2
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	2	0.182	2 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	43 (Endoparacrista on P4)	1	0.167	0 ==> 1
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	1	0.250	2 ==> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	1	0.133	2 ==> 1
	93 (entoconid on p2)	1	0.286	0 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 --> 0
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 0
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.250	0 --> 1
	118 (hypoconulid height)	1	0.182	2 ==> 1
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	1	0.182	2 ==> 1
node_62 --> Lophiodon leptorhynchum (Aumelas)	12 (Metacone on P2)	1	0.143	2 ==> 1
	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	2 ==> 1
	30 (hypocone P3P4)	1	0.333	2 ==> 1
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	1 --> 0
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	1 ==> 0

	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 0
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	1	0.200	0 ==> 1
	65 (Paraconule distinct)	1	0.250	2 --> 1
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.182	0 ==> 1
	89 (Paraconid size on p2)	1	0.400	2 ==> 1
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 --> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	2 ==> 1
	185 (Metaconid dp2)	1	0.500	1 ==> 0
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	0 --> 1
node_63 --> Lophiodon cf leptorhynchum 1 (La Rouvi	14 (Size of the metacone)	1	0.143	2 ==> 1
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	1 ==> 2
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	1 ==> 2
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	2 ==> 1
	65 (Paraconule distinct)	1	0.250	2 --> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	3 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	1	0.125	1 ==> 0
	95 (Paraconid size in p3)	1	0.154	1 ==> 2
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.250	0 --> 1
node_64 --> Lophiodon cf leptorhynchum 2(Naples)	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	1 ==> 2
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	1 ==> 0
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	1	0.182	1 --> 0
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.182	0 ==> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	2 ==> 3
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	93 (entoconid on p2)	1	0.286	0 ==> 1
	94 (Paraconid on p3)	1	0.100	1 ==> 0
	99 (Entoconid on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	115 (Connection prehypocristid-protolophid on m2)	1	0.250	0 --> 1
	120 (Prehypocristidulid)	1	0.182	0 --> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	0 ==> 1
node_68 --> Eolophiodon nov sp B	26 (Size of the metacone on P3)	1	0.133	1 ==> 2
	30 (hypocone P3P4)	1	0.333	2 ==> 1
	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	2 --> 1
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	0 --> 1
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	0 --> 1
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	2	0.182	0 ==> 2
	99 (Entoconid on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	0 --> 1
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 2
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 ==> 2
	202 (constriction of the symphysis)	1	0.167	1 --> 2
node_70 --> Lophiaspis baicheri	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	37 (Endoprotocrista on P3)	2	0.200	0 ==> 2
	57 (Endopacracrista M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 0
	77 (Endopacracrista M3)	1	0.182	1 ==> 2
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 --> 2
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.118	2 ==> 1
node_70 --> Eolophiodon nov sp A	20 (Preparacrista on P2)	1	0.154	2 --> 1
	21 (Endometacrista on P2)	1	0.133	0 --> 1
	32 (Endometacrista on P3)	1	0.125	2 --> 1

	44 (Endometacrista on P4)	1	0.133	2 ==> 1
	59 (Proeminence of the endoparacrista on M1-M2)	1	0.182	1 ==> 2
	67 (Molar preprotocrista)	1	0.182	2 ==> 1
	79 (Proeminence of the endoparacrista on M3)	1	0.167	1 --> 2
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 2
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.250	0 ==> 1
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.429	1 --> 0
	179 (DP3 form)	2	0.222	0 ==> 2
node_71 --> Lophiaspis occitanicus (Issel)	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	1 ==> 0
	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 2
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 ==> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	108 (postmetacristid on molars)	1	0.091	1 ==> 0
node_74 --> Protomoropus gabuniai	28 (Labial side of the Metacone P3-P4)	1	0.222	1 ==> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	1	0.125	1 --> 2
	55 (Labial surface of paracone on molars)	1	0.500	0 --> 1
	68 (Metaconule on molars)	1	0.500	2 ==> 1
node_77 --> node_76	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	0 ==> 1
	27 (Position of the metacone on P3)	1	0.111	1 ==> 2
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	55 (Labial surface of paracone on molars)	1	0.500	0 --> 1
	94 (Paraconid on p3)	2	0.100	2 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	2	0.250	2 ==> 0
	112 (Prehypocristid contact)	2	0.400	2 ==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	2	0.182	2 ==> 0
	131 (frontal lines junction)	1	0.250	0 ==> 1
	140 (Posttympanic process relative to postglenoid proces)	1	0.500	0 --> 1
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.200	0 --> 1
node_76 --> node_75	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	2	0.154	2 ==> 0
	21 (Endometacrista on P2)	2	0.133	0 ==> 2
	24 (Postprotocrista on P2)	1	0.222	1 ==> 2
	41 (Position of the metacone on P4)	2	0.125	0 --> 2
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	2	0.182	0 ==> 2
	71 (Centrocrista M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	2	0.200	0 ==> 2
node_75 --> Eomoropus pawnyunti	10 (Parastyle on P2)	2	0.154	2 ==> 0
	20 (Preparacrista on P2)	2	0.154	2 --> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	2	0.250	2 ==> 0
	53 (Parastyle height on M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	2	0.167	0 ==> 2
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 ==> 2
node_75 --> Eomoropus amarorum	29 (Form of P3)	1	0.111	0 --> 1
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	2	0.200	0 ==> 2
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 --> 0
	106 (Entoconid on p4)	2	0.111	0 --> 2
	127 (supraorbital foramen)	1	0.500	0 --> 1
	142 (basioccipital)	1	0.333	1 --> 0
	171 (calcanonaviculaire contact)	1	0.333	0 --> 1
	172 (contact astragal-cuboid)	1	0.500	1 --> 0
node_76 --> Litolophus gobiensis	20 (Preparacrista on P2)	2	0.154	2 --> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	2	0.133	2 --> 0
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 --> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.182	2 ==> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	1 --> 3
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 2

	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 ==> 2
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	1	0.375	1 ==> 0
	118 (hypoconulid height)	2	0.182	2 ==> 0
	130 (posterior extension of the jugal)	1	0.333	0 ==> 1
	137 (choanal opening)	1	0.333	0 ==> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	139 (articular surface)	1	0.333	1 ==> 0
	144 (foramen mentale)	1	0.333	1 --> 0
	145 (anterior position of the foramen mentale)	2	0.375	0 --> 2
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lat)	1	0.400	2 ==> 1
node_83 --> node_82	2 (size incisor canine diastema)	1	0.333	1 --> 0
	109 (Postectometacristid strenth)	2	0.333	2 ==> 0
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	2	0.375	1 --> 3
	120 (Prehypocristidulid)	2	0.182	2 ==> 0
	156 (Capitulum humerus)	1	0.667	1 ==> 2
	170 (peroneal tubercle)	1	0.500	1 ==> 0
	176 (Orientation of distal edge of calcaneum between sus)	1	1.000	0 ==> 1
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	0 ==> 1
node_82 --> node_81	3 (Size canine)	1	0.200	1 --> 0
	17 (Position of the protocone)	2	0.154	0 ==> 2
	18 (Form of P2)	2	0.250	0 ==> 2
	30 (hypocone P3P4)	1	0.333	2 ==> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.182	0 ==> 1
	64 (Paraconule on molars)	2	0.250	0 ==> 2
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	1 ==> 0
	86 (p1-p2 diastema)	2	0.286	2 ==> 0
	94 (Paraconid on p3)	2	0.100	2 --> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 --> 0
	108 (postmetacristid on molars)	2	0.091	2 --> 0
	129 (postglenoid process)	1	0.500	0 ==> 1
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.250	1 --> 0
	139 (articular surface)	1	0.333	1 ==> 0
	164 (Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle))	1	0.333	0 --> 1
	175 (Shape of facet of sustentaculum of calcaneum)	1	1.000	0 ==> 1
	180 (Paraconule on DP3-DP4)	1	0.333	0 ==> 1
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.400	1 --> 2
	192 (Metastylid on dps)	2	0.333	0 --> 2
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 --> 2
node_81 --> node_79	1 (Incisor Canine diastema)	2	0.286	0 --> 2
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 ==> 1
	30 (hypocone P3P4)	1	0.333	1 ==> 2
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.182	1 ==> 0
	42 (Form of P4)	1	0.167	0 --> 1
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	2 ==> 0
	57 (Endopacracrista M1-M2)	2	0.182	0 ==> 2
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	77 (Endopacracrista M3)	2	0.182	0 ==> 2
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 --> 0
	117 (Hypoconulid on m3)	1	0.500	0 ==> 1
	183 (Endoparacrista on DPS)	1	0.500	0 ==> 1
	185 (Metaconid dp2)	1	0.500	1 ==> 0
	186 (Postprotocristid dp2)	1	1.000	0 ==> 1
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.200	0 ==> 1
node_79 --> node_78	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 0
	41 (Position of the metacone on P4)	2	0.125	0 ==> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	2	0.100	2 ==> 0
	58 (Endoparacrista lenght M1-M2)	2	0.250	2 ==> 0
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 ==> 0
	72 (Parastyle extention on M3)	1	0.333	1 ==> 0
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.250	1 --> 0

	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 --> 1
	147 (height of the corpus mandibulae)	1	0.333	1 ==> 0
node_78 --> Hyrachyus modestus	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 --> 0
	80 (Origin of the endoparacrista on M3)	2	0.182	0 ==> 2
	84 (Length of the diastema between the lower canine-prem)	1	0.333	1 ==> 0
	121 (HSB orientation)	1	0.667	0 --> 1
	125 (premaxilla-maxilla suture)	2	0.286	2 ==> 0
	130 (posterior extension of the jugal)	1	0.333	0 --> 1
	179 (DP3 form)	2	0.222	0 --> 2
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 --> 2
	201 (Alignement lower incisors)	1	0.250	1 ==> 0
node_78 --> Hyrachyus princeps	15 (Position of the metacone)	2	0.286	0 ==> 2
	17 (Position of the protocone)	2	0.154	2 ==> 0
	27 (Position of the metacone on P3)	2	0.111	0 --> 2
	43 (Endoparacrista on P4)	2	0.167	0 ==> 2
	54 (Postparacristule on M1)	2	0.286	0 --> 2
	70 (Postparacristule on M2)	2	0.222	0 ==> 2
	74 (Postparacristule on M3)	2	0.125	0 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	2	0.125	0 ==> 2
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 ==> 2
node_79 --> Hyrachyus minimus	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 --> 0
	27 (Position of the metacone on P3)	2	0.111	0 --> 2
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	2	0.133	2 ==> 0
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	2 ==> 1
	78 (Endoparacrista length on M3)	2	0.133	0 ==> 2
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.250	0 ==> 1
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.167	1 ==> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	2	0.222	2 ==> 0
	148 (Mandibular angle)	2	0.286	0 ==> 2
	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.429	3 ==> 2
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 --> 2
node_81 --> Heptodon calciculus	3 (Size canine)	1	0.200	0 ==> 1
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.182	1 ==> 2
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	40 (Size of the metacone on P4)	2	0.143	2 ==> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 2
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.250	2 ==> 1
	106 (Entoconid on p4)	1	0.111	0 ==> 1
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	2	0.154	0 ==> 2
	118 (hypoconulid height)	2	0.182	2 ==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	2	0.182	2 ==> 0
	121 (HSB orientation)	1	0.667	0 ==> 2
	124 (nasal-lacrymal connection)	1	0.250	0 ==> 1
	130 (posterior extension of the jugal)	1	0.333	0 --> 1
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 ==> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 ==> 0
	161 (anterior iliac crest)	1	0.500	2 ==> 1
	170 (peroneal tubercle)	1	0.500	0 ==> 1
	171 (calcanonaviculaire contact)	1	0.333	0 ==> 1
	172 (contact astragal-cuboid)	1	0.500	1 ==> 0
node_81 --> node_80	1 (Incisor Canine diastema)	2	0.286	0 --> 2
	4 (Canine cingulum)	2	0.500	0 ==> 2
	5 (Canine-Premolars diastema)	1	0.333	1 ==> 0

	14 (Size of the metacone)	2	0.143	0 ==> 2
	18 (Form of P2)	2	0.250	2 ==> 4
	19 (hypocone on the P2)	2	0.182	0 ==> 2
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 ==> 1
	30 (hypocone P3P4)	1	0.333	1 ==> 0
	31 (Protocone and hypocone on P3P4)	2	0.400	0 --> 2
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	1	0.182	1 ==> 2
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 0
	38 (Prehypocrista on premolars)	2	0.667	0 ==> 2
	51 (Lingual cingulum size on premolars)	2	0.200	0 ==> 2
	90 (position of hypoconid on p2)	1	0.200	0 ==> 1
	96 (Metaconid and paraconid on p3)	1	1.000	0 ==> 1
	117 (Hypoconulid on m3)	1	0.500	0 ==> 1
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.200	0 ==> 1
node_80 --> Chasmotherium depereti	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 2
	93 (entoconid on p2)	2	0.286	0 ==> 2
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 --> 0
	106 (Entoconid on p4)	2	0.111	0 --> 2
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 ==> 2
	203 (Symphysis size)	1	0.333	0 --> 2
node_80 --> Chasmotherium cartieri	42 (Form of P4)	1	0.167	0 --> 1
	48 (Postprotocrista on P4)	2	0.100	2 --> 0
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	1	0.133	2 --> 1
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	1 --> 3
	74 (Postparacristule on M3)	2	0.125	0 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	2	0.125	0 --> 2
	99 (Entoconid on p3)	2	0.167	0 --> 2
	179 (DP3 form)	2	0.222	0 --> 2
node_81 --> Isectolophus latidens	5 (Canine-Premolars diastema)	1	0.333	1 ==> 0
	14 (Size of the metacone)	2	0.143	0 ==> 2
	18 (Form of P2)	2	0.250	2 ==> 0
	19 (hypocone on the P2)	2	0.182	0 ==> 2
	21 (Endometacrista on P2)	2	0.133	0 ==> 2
	31 (Protocone and hypocone on P3P4)	2	0.400	0 --> 2
	32 (Endometacrista on P3)	2	0.125	2 ==> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	44 (Endometacrista on P4)	2	0.133	2 ==> 0
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	2 --> 1
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	2 ==> 0
	56 (Labial side of the metacone on M1-M2)	2	0.133	2 ==> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 2
	91 (Posthypocristid on p2)	1	0.250	0 ==> 1
	92 (Postprotocristid on p2)	2	0.182	2 ==> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 ==> 2
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.167	1 ==> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	0 ==> 1
	108 (postmetacristid on molars)	2	0.091	0 ==> 2
	120 (Prehypocristidulid)	2	0.182	0 ==> 2
	133 (postorbital process of the jugal)	1	0.250	1 --> 0
	160 (proximale phalanx size)	1	0.500	0 ==> 1
node_82 --> Homogalax protapirinus	6 (Length canine-premolars diastema)	2	0.286	2 --> 0
	26 (Size of the metacone on P3)	2	0.133	2 ==> 0
	32 (Endometacrista on P3)	2	0.125	2 ==> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 0
	40 (Size of the metacone on P4)	2	0.143	2 ==> 0

	42 (Form of P4)	1	0.167	0 --> 1
	44 (Endometacrista on P4)	2	0.133	2 ==> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	2 ==> 0
	65 (Paraconule distinct)	2	0.250	0 ==> 2
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 2
	84 (Length of the diastema between the lower canine-prem)	1	0.333	1 ==> 0
	92 (Postprotocristid on p2)	2	0.182	2 ==> 0
	94 (Paraconid on p3)	2	0.100	2 --> 0
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.167	1 ==> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 --> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	2	0.222	2 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	2	0.091	2 --> 0
	134 (posterior part of the zygomatic arch)	1	0.250	1 --> 0
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lat)	1	0.400	2 --> 1
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.400	1 ==> 0
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	1 --> 0
node_82 --> Cardiolophus radinsky	3 (Size canine)	1	0.200	1 --> 0
	6 (Length canine-premolars diastema)	2	0.286	2 --> 0
	8 (P1-P2 diastema)	1	0.333	0 ==> 1
	10 (Parastyle on P2)	2	0.154	2 ==> 0
	12 (Metacone on P2)	2	0.143	2 ==> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	2	0.250	2 ==> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 0
	43 (Endoparacrista on P4)	2	0.167	0 ==> 2
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	1 ==> 0
	47 (Metaconule on P4)	2	0.286	2 ==> 0
	75 (Labial side of the metacone on M3)	1	0.167	1 ==> 0
	87 (Length p1-p2 diastema)	2	0.500	0 --> 2
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 --> 0
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	2	0.222	2 ==> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	1	0.250	2 ==> 1
	107 (mesial cingulum on molars)	1	0.500	1 ==> 0
	111 (Preentocristid on molars)	2	0.154	2 ==> 0
	123 (nasal notch)	1	0.250	1 --> 0
	135 (posterior palatine foramina)	1	0.333	1 ==> 0
	136 (ridge delimiting the choanae)	2	0.286	0 ==> 2
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 ==> 0
	174 (Orientation of astragalar facet of calcaneum in lat)	1	0.400	2 --> 1
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	1 --> 0
node_84 --> Chowlia europea	12 (Metacone on P2)	2	0.143	2 ==> 0
	20 (Preparacrista on P2)	2	0.154	2 --> 0
	33 (Connection mesial loph-ectoloph on P3)	2	0.182	0 ==> 2
	35 (Metaconule on P3)	2	0.400	2 ==> 0
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	1 ==> 2
	65 (Paraconule distinct)	2	0.250	0 ==> 2
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	1	0.130	1 --> 2
	74 (Postparacristule on M3)	1	0.125	0 ==> 1
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 ==> 2
	107 (mesial cingulum on molars)	1	0.500	1 ==> 0
	113 (Prehypocristid orientation on molars)	2	0.375	1 --> 3
	197 (Lingual cingulum on molars)	1	0.118	0 ==> 1
	199 (size of the hypoconulid on m1-m2)	1	0.250	1 --> 0
node_85 --> Arenahippus grangeri	14 (Size of the metacone)	2	0.143	0 --> 2
	20 (Preparacrista on P2)	2	0.154	2 --> 0
	32 (Endometacrista on P3)	2	0.125	0 --> 2

	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	1 --> 2
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	1 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	2	0.091	2 ==> 0
	116 (Connection prehypocristid-protolophid on m3)	2	0.154	0 ==> 2
	118 (hypoconulid height)	2	0.182	2 ==> 0
	119 (hypolophid-hypoconulid valley on m3)	2	0.182	2 ==> 0
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	0 ==> 1
	151 (Supraorbital process)	1	0.667	1 ==> 2
	164 (Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle))	1	0.333	0 --> 1
	200 (Protocone on P2)	1	0.500	1 ==> 0
node_87 --> node_86	17 (Position of the protocone)	2	0.154	0 ==> 2
	69 (Parastyle extention on M2)	1	0.167	1 ==> 0
	101 (Paraconid size in p4)	1	0.500	1 --> 0
	187 (Postprotocristid dp3)	1	0.333	1 ==> 0
	196 (Number of lingual cusp on DP2)	2	0.750	3 ==> 1
node_86 --> Pliolophus quesnoyensis	3 (Size canine)	1	0.200	1 --> 0
	10 (Parastyle on P2)	2	0.154	0 ==> 2
	14 (Size of the metacone)	2	0.143	0 --> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 --> 2
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	1 ==> 3
	82 (M3 size)	1	0.333	1 ==> 0
	86 (p1-p2 diastema)	2	0.286	2 ==> 0
	97 (Prehypocristid orientation on p3)	1	0.154	1 ==> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 ==> 0
	105 (Posthypocristid on p4)	1	0.222	0 ==> 1
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	147 (height of the corpus mandibulae)	1	0.333	0 --> 1
	188 (Postprotocristid dp4)	1	0.500	1 ==> 0
node_86 --> Cymbalophus hookeri	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	2	0.154	2 ==> 0
	47 (Metaconule on P4)	1	0.286	1 ==> 2
	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 0
	49 (Endoprotocrista on P4)	1	0.250	1 ==> 2
	67 (Molar preprotocrista)	2	0.182	0 ==> 2
	68 (Metaconule on molars)	1	0.500	1 --> 2
	72 (Parastyle extention on M3)	1	0.333	1 ==> 0
	74 (Postparacristule on M3)	2	0.125	0 ==> 2
	88 (Paraconid on p2)	2	0.125	0 ==> 2
	98 (Posthypocristid on p3)	1	0.167	0 ==> 1
	102 (Metaconid and protoconid on p4)	2	0.222	2 ==> 0
	181 (Metaconule on DP3-DP4)	1	0.400	1 --> 2
	190 (Metaconid and protoconid in dp3)	1	0.500	1 ==> 0
	195 (Number of labial cusp on DP2)	1	0.500	1 ==> 0
	196 (Number of lingual cusp on DP2)	1	0.750	1 ==> 0
node_89 --> node_88	48 (Postprotocrista on P4)	1	0.100	1 ==> 0
	61 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M1-M2)	2	0.182	0 ==> 2
	81 (Style labial (mesostyle or ectostyle) M3)	2	0.200	0 ==> 2
	86 (p1-p2 diastema)	2	0.286	2 ==> 0
	198 (hypoconulid on m1-m2)	1	0.200	0 ==> 1
node_88 --> Eurohippus messelensis	14 (Size of the metacone)	2	0.143	0 --> 2
	17 (Position of the protocone)	2	0.154	0 ==> 2
	18 (Form of P2)	2	0.250	0 ==> 2
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	2	0.286	0 ==> 2
	66 (Connection Paraconule-Preprotocrista on molars)	1	0.667	2 ==> 1
	71 (Centrocrista M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	151 (Supraorbital process)	1	0.667	1 ==> 2
	156 (Capitulum humerus)	1	0.667	1 ==> 2

	163 (Greater trochanter of femur)	1	0.429	2 --> 3
	164 (Supracondylar fossa (gastrocnemius muscle))	1	0.333	0 --> 1
	168 (Entocuneiform)	1	0.500	1 ==> 0
	171 (calcanonaviculaire contact)	1	0.333	0 --> 1
node_88 --> Propalaeotherium isselanum	12 (Metacone on P2)	2	0.143	2 ==> 0
	22 (Preprotocrista on P2)	2	0.250	2 ==> 0
	27 (Position of the metacone on P3)	2	0.111	0 ==> 2
	34 (Paraconule on P3)	2	0.182	0 ==> 2
	45 (Connection mesial loph-ectoloph on P4)	1	0.200	1 ==> 0
	52 (Parastyle extention on M1)	2	0.095	0 ==> 2
	53 (Parastyle height on M1-M2)	1	0.333	0 ==> 1
	76 (M3 metacone in comparison to M2 metacone)	1	0.222	2 ==> 1
	83 (Lower incisor canine diastema)	1	0.250	1 ==> 0
	94 (Paraconid on p3)	2	0.100	2 --> 0
	100 (Paraconid on p4)	2	0.222	2 --> 0
	104 (Prehypocristid orientation on p4)	1	0.200	1 --> 2
	106 (Entoconid on p4)	2	0.111	2 --> 0
	111 (Preentocristid on molars)	1	0.154	1 --> 0
	137 (choanal opening)	1	0.333	0 --> 1
	138 (glenoid cavity)	1	0.167	1 --> 0
	139 (articular surface)	1	0.333	1 --> 0
	146 (posterior position of the foramen mentale)	1	0.250	2 ==> 1
	194 (Direction prehypocristid in dps)	1	0.500	1 --> 0
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 --> 2
node_90 --> Pachynolophus eulaliensis	10 (Parastyle on P2)	2	0.154	0 ==> 2
	13 (Lingual furrow between the paracone and metacone)	2	0.154	2 ==> 0
	16 (Labial side of the metacone)	1	0.200	1 ==> 0
	25 (Parastyle size in P3-P4)	1	0.500	0 ==> 1
	29 (Form of P3)	1	0.111	0 --> 1
	34 (Paraconule on P3)	1	0.182	0 ==> 1
	35 (Metaconule on P3)	1	0.400	2 --> 1
	36 (Postprotocrista on P3)	1	0.095	0 ==> 1
	39 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	2	0.182	0 ==> 2
	50 (Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph o)	2	0.250	0 ==> 2
	63 (Connection distal loph-ectoloph on molars)	1	0.286	0 ==> 1
	71 (Centrocrista M1-M2)	1	0.333	1 ==> 0
	73 (M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle)	2	0.130	1 --> 3
	88 (Paraconid on p2)	2	0.125	0 ==> 2
	101 (Paraconid size in p4)	1	0.500	1 --> 0
	103 (Metaconid position p3-p4)	2	0.250	2 ==> 0
	108 (postmetacristid on molars)	2	0.091	2 ==> 0
	132 (facial portion of the lacrymal)	1	0.200	0 --> 1
	143 (posterior extension of the mandibular symphysis)	1	0.286	1 --> 0
	148 (Mandibular angle)	2	0.286	0 ==> 2
	197 (Lingual cingulum on molars)	2	0.118	0 --> 2
	202 (constriction of the symphysis)	2	0.167	0 ==> 2

ANNEXE 5- Supplementary data de Vautrin, Q., R. Tabuce, F. Lihoreau, C. Bronnert, E. Gheerbrant, M. Godinot, G. Métais, J. Yans, Y. Dutour, N. Vialle, G. Billet. New remains of *Lophiaspis maurettei* (Mammalia, Perissodactyla) from the early Eocene of France and the implications for the origin of the Lophiodontidae

Supplementary Data 1. Phylogenetic matrix "Extended Matrix"

```
A=0+1, B=1+2                    10        20        30        40        50        60        70        80        90       100
Phenacodus intermedius          0110100100 -0----001 0---00101 000110-010 0110011000 00110--0-1 001001-001 020---00?? ?0?0-0?210 -1-0110110
Cambaytherium spp.              ??1?100100 -A1001-000 ----000101 100000--00 0001000-00 00110--0-0 0010011081 110---00?? 10A0-0100- -0-00-000-
Hallensia spp.                  000?100101 00-----00? ----010111 10-001--10 100-000-00 00110--0-0 011000-011 110---011? 001?????0- -1-00-01?2
Radinskya yupingae              ????100100 -0-----000 ----0?1?? ?????-?10 1000001000 00010--0-0 0100001120 110---00?? ?????????? ??????????
Lophiaspis maurettei            0010110114 0A0000000001 0A-010AA01 0101AA-10A 1011111101 1000A100-1 0111101120 000---0100 11-0-0?010 0?100-0101
Lophiaspis occitanicus          ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 10?0111101 0111101120 00?????1?? ?????????0- 00100-1101
Lophiaspis baicheri             ?????????? ?????????? ????101001 010111-111 1011111102 1?001100-1 0111101120 ??101?1?2? ?????????? ??????????
Lophiodon baroensis             ????1?????1 0A000?0101 0100?01111 0?1??-?10 1011111100 100011110-1 1-01101120 0111110012? 11-1000010 00000-1101
Lophiodon remense_Paris         ??1A111--1 0A1101A1A1 A10A1AA111 0A01AA0-A1 10A1A10-0A 100A11AA01 1-011A11A0 0A10A0A1?1 11-A100AA1 011A0-11A1
Lophiodon remense_Geiseltal A01A1A1--1 0AAA0111AA 0100IAA111 0AA1AA0-AA 10A1110-01 10AAAAAA01 1-011011BA 0BAAA0A10A 11-A100AAA 0A1A0-11A1
Paralophiodon leptorhynchum 001A111--1 0111011AA1 A10A1AA111 0A1AA?0AAA 1AA111AA01 100011AA01 1-011011B0 0B11AAA10A 11-A1001AA 01100-11A1
Lophiodon tapirotherium         0?1?111--1 0111011111 1110IAA111 0A1AA000A1 1AA111A010 100A110A01 1-0111116B1 0BA1A0A10? 11-11001A1 000AA?1101
Lophiodon tapiroides            ??1???1--1 0111111201 1110111111 0111000-11 10A1110-A0 1001111101 1-01011121 020---01?? ?1-111010- 00000-1100
Paralophiodon buchsowillanum ?-1?0-1--1 0110011101 A?20111001 0A0110-1A1 1111111A00 100010001-1 1-01101120 0B10010101 -1-0-101A0 01100-1101
Lophiodo cuvieri_Paris          ??1?1?1--1 0111011201 011A111111 0A1110-0A1 10A1110-00 1001A11101 1-01001120 0111110102 11-111010- 0A100-11A0
Lophiodon cuvieri_geiseltal     ??1?111--1 0101011201 0110111111 001100--11 1001110-00 1001111101 1-01101120 0AAA10A111 11-A1101A1 0A010-1100
Lophiodon medium                ?????????1 0111111211 0100111111 0011000-11 10A1110-01 1001100101 1-01101111A 0211001??? ????0010- 01010-11?0
Lophiodon rhinocerodes          ??111111--1 111101111A1 A11A11A111 0A11000-1A 10A111A000 100011AA01 1-01001120 0111110A1?1 ??1111010- 0A000-11A0
Lophiodon lautricense           ??111111--1 111111112A1 A110111A11A 0A110AA-AA 1AA1A1A0A1 1011A11A01 1-01111111 010---A101 11-111101A1 01010-1110
Eolophiodon laboriense          0010111--1 00---0001 A10A10A001 0A0AAA-AA1 1011A111101 100AA1AA01 01A1101120 0AA1A0A100 11-A1001A1 01100-0111
Lophiodon eygalayense           ????1?????1 0111011101 0100110111 000100--11 1001110-00 10011A?101 1-01101120 010---01?? 11-??????? ????0-11??
Lophiodon aff eygalayense       1-11111--1 0111011101 A10A11A111 0A01A0-A1A 1AA111A00A 100AAAAA01 1-0110116B0 0BAAA0A1?1 11-A1001-0 01100-1111
Eomoropus pawnyunti             ?????11??0 -1000100000 10-1111101 010110-111 1011111101 01010--111 0111?00110 110---11?? ?????????? ??????????
Eomoropus amarorum              ?????1????1 0100010001 1101111111 010110-111 1011111111 11010--111 0111100110 010---111? 11-0-00?0- 0?000-10?1
Litolophus gobiensis            0110110111 -1100100000 010A101111 010A10-110 1011111101 11010--0-1 0111101120 010---0210 11-?0010- 00100-1002
Paleomoropus jepsensi           ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????1 10?00--0-1 0111101120 000---01?? ?????????? ??????????
Protomoropus gabuniai           ?????????? ?????????? ?????1?0?? ?????-?111 1011111101 11000--0-1 011A101120 010---01?? ?????????? ??????????
Hyrachyus modestus              1-001100-? ?110001101 0100?10111 010100--11 1011110-00 ?0?110?0-1 1-01001010 0110?10100 0000-0?20- 00000-11?0
Hyrachyus princeps              1-?11100-1 ?110110101 0100111111 010100--11 1111110-00 ?01111000-1 1-01011011 0110000??? 1001100?0- 0?000-11?0
Hyrachyus minimus               1-001100-1 0110001101 0100111111 010??11111 010110-110 1011111100 10001100-1 1-01101110 0A1100012? 1000-0110- 00000-1100
Homogalax protapirinus          001?1-00-1 0110010001 0100?00101 000100--00 1001?11100 ?0010--0-1 0101101110 110---011? 00?0-0000- 00100-?100
Heptodon calciculus             001?11100-1 0110011101 0100?10101 011110-100 0011111101 10010--0-1 1-01101110 110---01?? ?0?0-0?20- 01000-1A10
Chasmotherium depereti          1-010-00-1 0111011211 01?0110110 0111001-?? ?????????1? ?0?????0-1 1-01??11?0 010---0201 -00??10?0- 1?0?0-1110
Chasmotherium cartieri          1-010-00-1 0111011211 0100110110 01110001-10 1011110-11 1?0A0--0-1 1-01101121 A10---01?? ?????11010- 1111??21??
Arenahippus grangeri            011?11100-0 -1110100000 010?010101 010010-010 00100A1001 00010--0-0 0101101110 110---01?0 101?????11 0?101111111
Pachynolophus eulaliensis       ?????100-1 0100000001 0100110111 000AA0-110 000100A100 00010--0-A 0100100120 110---00?? 1011001110 0120100011
Pliolophus quesnoyensis         ?20?1????1 0111011001 0100010101 00?000--10 00010A1000 00010--0-0 010A001120 110---00?0 1000-0?210 0100101A10
Cymbalophus hookeri             ?????????0 -1000110001 0100?????? ??????-?10 00010?010-00 00010--0-0 0101001011 110---01?? ?????????0 0010100101
Propaleotherium isselanum       01101100-0 -0---0001 00-0?11101 000100--10 0000000-01 10010--110 010?101110 1A0---1100 1000-0110- 01200-1112
```

A=0+1, B=1+2	110	120	130	140	150	160	170	180	
Phenacodus intermedius	111101?000	0000001111	1000010010	1011010102	-000?1010?	0?011?00?0	?0?1?0000?	??????????	??????0
Cambaytherium spp.	001AA0----	-0110???1?	?0100?010?	????0?0102	-0?0?1110?	00?0111??0	???1?0100?	??????????	??????-
Hallensia spp.	?101101100	00111?1001	?10001001?	????0???10	20?0????1?	101???1??1	1??101???0	01010?????	??????0
Radinskya yupingae	??????????	????????1?	?000??0???	????0?????	??????????	??????????	??????????	??????????	???????
Lophiaspis maurettei	1011011100	00000?0?1?	000100?111	0011101110	0101??????	?0????????1	101?0?2000	?011001000	1000001
Lophiaspis occitanicus	1010-A1100	A0110?????	??????????	????????11?	?1????????	??????????	??????????	??????????	??????1
Lophiaspis baicheri	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????A
Lophiodon baroensis	1010-A1100	10110?????	??????????	??????12??	?11???????	??????????	??????????	??????????	??????1
Lophiodon remense_Paris	1A1A0A110A	A0110?????	?????????1	00????0210	211??01??1	?1??????11	10??0???0?	0110111??1	0110111
Lophiodon remense_Geiseiltal	1A1A0A1100	A011020010	0011010111	000100A210	21A1?0111?	?110000011	1???0????1	??????????	??????1
Paralophiodon leptorhynchum	101A0A1100	A011A?001A	0011010101	0001001211	2111?01111	11?0000011	101002200?	0110?10?11	0111-11
Lophiodon tapirotherium	1A11011100	00110??111	?011?00??1	000100A21A	1111??????	??????????	????1?????	??????????	??????A
Lophiodon tapiroides	1010-11101	101???????	??????????	??????????	??????????	??????????	?????110??	0?????1	
Paralophiodon buchsowillanum	1010-A0100	00110?0011	001101011?	000100021?	?111??????	??????????	??????????	11111?????	??????1
Lophiodo cuvieri_Paris	1A1101-B11	10110??1?0	?0?1??010?	????000210	01?1??????	??????????	??????????	??????????	??????1
Lophiodon cuvieri_geiseltal	1A1A0A111A	A0110?011?	0?11??????	??0??00210	?11110111?	???0000011	101?1?2001	??????????	??????1
Lophiodon medium	111A011101	10110?????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????1
Lophiodon rhinocerodes	1A1A011100	00?1?2????	??????????	??????????	??????????	?1???????1	10??1?200?	1110111001	0110121
Lophiodon lautricense	111A01-111	101102?1?1	?0110?01??	01010?0210	011??01112	?1?0000011	?010?1200?	1110111001	011A111
Eolophiodon laboriense	101A0A1100	A0110?0011	0001001110	101100A110	11A1101011	10?0A00011	101?0?2000	00110?????	?100011
Lophiodon eygalayense	?01?0?11?0	0011???0??	??????????	??????02??	?11???????	??????????	??????????	??????????	??????1
Lophiodon aff eygalayense	1010-1110A	A0AA0?0011	0011000101	00?1000210	1111?????1	?1????????	10????2???	?????????1	?????11
Eomoropus pawnyunti	??????????	??????????	??????????	00????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????1
Eomoropus amarorum	11?1110100	00101???0?	?100011?1?	001110????	?1?0?????0	1?????1??1	0111??200?	??????????	??????0
Litolophus gobiensis	1011110000	00001?0001	?0?011?111	010010?101	-10??????0	10??211??1	1011?11???	??????????	??????0
Paleomoropus jepsensi	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????0
Protomoropus gabuniai	??01111100	00111?????	??????????	??????????	??????????	??????????	?0110?????	??????????	??????0
Hyrachyus modestus	1010-11200	01---10100	0001100001	00100?0110	1000112010	1021211101	1001012110	1111?00111	1101-21
Hyrachyus princeps	1000-11200	01---?0101	0?0??0000?	00??0?0210	1000??????	??????????	??????????	??????????	??????0
Hyrachyus minimus	0000-11200	01---?01?1	??0???????	??1?0001??	?11??1201?	???1111?01	?????????0	?????00111	1101-20
Homogalax protapirinus	0010-11200	001100??0?	?0000?010?	?0110?????	?????1201?	1021211??1	1001?1101?	0001??????	??????0
Heptodon calciculus	1A00-1?200	1000020111	0001101101	0000000010	0100112010	1011211101	011101211?	011???1???	1?????0
Chasmotherium depereti	1110-11200	01---?????	??????????	??????0???	?1????????	??????????	??????????	??????????	??????0
Chasmotherium cartieri	1?00?112?0	01---?????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	1111001011	1101-20
Arenahippus grangeri	0010111100	10001?0101	0?00?0?01?	????0?0010	1000011?10	1021211?1	1?11022?0	??????????	??????0
Pachynolophus eulaliensis	01001A1000	00111?0101	1000001011	1011011000	-010??????	??????????	??????????	00010??011	?100?11
Pliolophus quesnoyensis	A101111100	00111?????	??????????	???????010	01????1?1?	??????????	1?11??20??	00A1????00	?100010
Cymbalophus hookeri	A101111100	00111?????	??????????	??????????	??????????	??????????	??????????	?????01001	1000010
Propaleotherium isselanum	0001101000	0011100101	0000000011	0100000110	1000011010	1021111001	1?11?22??0	??????????	1??0001

List of characters of the extended matrix

(1) Diastema incisor canine: present (0); absent (1).

(2) Size of incisor canine diastema: short (0); long (1).

(3) Canine size: small (0); high, like a fang (1).

(4) Canine cingulum: no broad cingulum surrounding the cervix (0); broad cingulum surrounding the cervix (1).

(5) Canine-premolars diastema: absent (0); present (1).

(6) Length canine-premolars diastema: short (0); long (1).

(7) P1: present (0); absent (1).

(8) P1-P2 diastema: absent (0); present (1).

(9) P1-P2 diastema length: short (0); long (1).

(10) Parastyle on P2: absent (0); present (1).

(11) Parastyle size in P2: small, half the size of paracone (0); high, more than half the size of the paracone (without wearing)(1).

(12) Metacone on P2: absent (0); present (1).

(13) Lingual furrow between the metacone and the paracone: absent (0); present (1).

(14) Size of the metacone: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(15) Position of the metacone: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(16) Labial side of the metacone: flat (0); convex (1).

(17) Position of the protocone: posteriory placed (0); not posteriorly placed (1).

(18) Form of P2: compressed labiolingually (0); triangular (1); quadrangular (2). Ordered

(19) Hypocone on P2: absent (0); present (1).

(20) Preparacrista on P2: absent (0); present (1).

(21) Endometacrista on P2: absent (0); present (1).

(22) Preprotocrista on P2: absent (0); present (1).

(23) Connection mesial loph- ectoloph on P2: absent (0); present (1).

(24) Postprotocrista on P2: absent (0); present (1).

(25) Parastyle size in P3-P4: small, half the size of paracone (0); high, more than half the size of the paracone (without wearing)(1).

(26) Size of the metacone in P3: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(27) Position of the metacone in P3: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(28) Labial side of the metacone P3: flat (0); convex (1).

(29) Form of P3: triangular (0); quadrangular (1).

(30) Hypocone on P3-P4: present (0); absent (1).

(31) Preparacrista on P3: present (0); absent (1).

(32) Endometacrista on P3: absent (0); present (1).

(33) Connection mesial loph- ectoloph on P3: absent (0); present (1).

(34) Paraconule on P3: present (0); absent (1).

(35) Postprotocrista on P3: absent (0); present (1).

(36) Endoprotocrista on P3: absent (0); present (1).

(37) Prehypocrista P3-P4: absent (0); present (1).

(38) Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3: absent (0); present (1).

(39) Size of the metacone on P4: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(40) Position of the metacone on P4: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(41) Form of P4: triangular (0); quadrangular (1).

(42) Endoparacrista on P4: absent (0); present (1).

(43) Endometacrista on P4: absent (0); present (1).

(44) Connection mesial lophe-ectoloph on P4: absent (0); present (1).

(45) Paraconule on P4: present (0); absent (1).

(46) Metaconule on P4: present (0); absent (1).

(47) Postprotocrista on P4: absent (0); present (1).

(48) Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P4: absent (0); present (1).

(49) Lingual cingulum size on premolars: thin under the protocone (0); broad under the protocone (1).

(50) Parastyle extension on M1: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(51) Parastyle height on M1-M2: less than half of the height of the paracone (without wearing)(0); exceeding the half of the height of the paracone (without wearing)(1).

(52) Labial surface of paracone: rounded (0); pinched (1).

(53) Postparacristule on M1: present (0); absent (1).

(54) Labial side of the metacone M1-M2: flat or concave (0); convex (1).

(55) Endopacracrista M1-M2: absent (0); present (1).

(56) Endoparacrista length M1-M2: short (0); long (1).

(57) Proeminence of the endoparacrista on M1-M2: salient (0); blunt (1).

(58) Style labial M1-M2: absent (0); present (1).

(59) Labial style size on molars: short (0); more than half the height of the paracone (1).

(60) Connection distal loph-ectoloph on molars: absent (0); present (1).

(61) Paraconule on molars: present (0); absent (1).

(62) Connection paraconule-preprotocrista on molars: absent (0); present (1).

(63) Preprotocrista on molars: unnotched (0); notched (1).

(64) Metaconule on molars: present (0); absent (1).

(65) Parastyle extension on M2: labially less extend than the paracone (0); more developed than the

paracone (1).

(66) Postparacristule on M2: present (0); absent (1).

(67) Centrocrista M1-M2: deeply curved labially (W)(0); straight (1); deeply curved lingually (M) (2). Ordered

(68) Parastyle extension on M3: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(69) M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle: more lingual than in M2 (0); same position than in M2 (1); more labial than in M2 (2). Ordered

(70) Postparacristule on M3: present (0); absent (1).

(71) Labial side of the metacone on M3: flat or concave (0); convex (1).

(72) M3 metacone in comparison to M2 metacone: more labial than in M2 (0); similar position than in M2 (1); more lingual than in M2 (2). Ordered

(73) Endopacracrista on M3: absent (0); present (1).

(74) Endoparacrista length on M3: short (0); long (1).

(75) Proeminence of the endoparacrista on M3: salient (0); blunt (1).

(76) Origin of the endoparacrista on M3: top of the paracone (0); labial size of the paracone (1).

(77) Style labial on M3: absent (0); present (1).

(78) M3 size: smaller than M2 (0); same size than M2 or slightly bigger (1); much bigger than M2 (2). Ordered

(79) Lower incisors canine diastema: absent (0); present (1).

(80) Cingulum of lower canine: no cingulum surrounding the cervix of the canine (0); broad cingulum surrounding the cervix of the canine (1).

(81) Length of the diastema between the lower canine-premolars: short (0); long (1).

(82) p1: present (0); absent (1).

(83) p1-p2 diastema: absent (0); present (1).

(84) Paraconid on p2: absent (0); present (1).

(85) Paraconid size on p2: small (0); broad (1).

(86) Position of hypoconid on p2: distocentral (0); distolabial (1).

(87) Posthypocristid on p2: present (0); absent (1).

(88) Postprotocristid on p2: absent (0); present (1).

(89) Paraconid on p3: absent (0); present (1).

(90) Paraconid size in p3: small (0); broad (1).

(91) Metaconid and paraconid on p3: attached at the basis (0); distant (1).

(92) Postprotocristid on p3: absent (0); present (1).

(93) Prehypocristid orientation on p3: toward the protoconid (0); toward the center of metalophid (1); toward the metaconid (2). Ordered

(94) Entoconid on p3: absent (0); present (1).

(95) Paraconid on p4: absent (0); present (1).

(96) Paraconid size in p4: small (0); broad (1).

(97) Metaconid and protoconid on p4: attached at the basis (0); distant (1).

(98) Metaconid position on p4: as mesial as the protoconid (0); more distal than protoconid (1).

(99) Postprotocristid on p4: absent (0); present (1).

(100) Prehypocristid orientation on p4: toward the protoconid (0); toward the center of protolophid (1); toward the metaconid (2). Ordered

(101) Posthypocristid on p4: absent (0); present (1).

(102) Entoconid on p4: absent (0); present (1).

(103) Metaconid position on molars: as mesial as the protoconid (0); more distal than the protoconid (1).

(104) Postmetacristid on molars: absent (0); present (1).

(105) Postectometacristid strength: weak (0); strong, presence of a twin metaconid (1).

(106) Preentocristid on molars: absent (0); present (1).

(107) Prehypocristid contact on molars: on the top of the protolophid (0); at the basis of the protolophid (1).

(108) Prehypocristid orientation on molars: toward the metaconid (0); toward the center of the protolophid (1); towards the protoconid (2). Ordered

(109) Connection prehypocristid-protolophid on m1: present, close the valley (0); absent (1).

(110) Connection prehypocristid-protolophid on m2: present, close the valley (0); absent (1).

(111) Connection prehypocristid-protolophid on m3: present, close the valley (0); absent (1).

(112) Hypoconulid on m3: present (0); absent (1).

(113) Hypoconulid height: low (0); high (1).

(114) Hypolophid-hypoconulid valley on m3: narrower than the protolophid-hypolophid valley (0); as large as the protolophid-hypolophid valley (1).

(115) Prehypocristidulid on m3: absent (0); present (1).

(116) HSB orientation: transverse (0); compound (1); curved (2); vertical (3).

(117) Nasal: overlaying the premaxillar (0); not overlaying the premaxillar (1).

(118) Nasal notch: to before the canine (0); to the canine or behind it (1).

(119) Nasal-lacrymal connection: present (0); absent (1).

(120) Premaxilla-maxilla suture: vertical (0); slanting (1).

(121) Preorbital fossa: absent (0); present (1).

(122) Supraorbital foramen: absent (0); present (1).

(123) Postglenoid foramen: present (0); absent (1).

(124) Postglenoid process: anteriorly directed (0); anterolaterally directed (1).

(125) Posterior extension of the jugal: to before the glenoid cavity (0); to the base of the glenoid cavity (1); to the middle of the glenoid cavity (2). Ordered

(126) Frontal lines junction: just behind the orbit (0); much more posterior (1).

(127) Facial portion of the lacrymal: moderate (0); small or reduced (1).

(128) Postorbital process of the jugal: absent (0); present (1).

(129) Posterior part of the zygomatic arch: up to the superior edge of the orbit (0); lower than the superior edge of the orbit (1).

(130) Palatine foramina: anterior to M2 (0); up to M2 or behind (1).

(131) Ridge delimiting the choanae: absent (0); present (1).

(132) Choanal opening: anterior or up to M3 (1); behind M3 (1).

(133) Glenoid cavity: anteroventrally slanted (0); concave (1).

(134) Articular surface: anterior expansion (0); oval (1).

(135) Posttympanic process relative to postglenoid process: equal (0); short (1).

(136) Jugular process orientation: ventral (0); ventral and lateral (1).

(137) Post-canine constriction in occlusal view: weak (0); pronounced (1).

(138) Posterior extension of the mandibular symphysis: anterior to p2 (0); up to p2 (1); posterior to p2 (2) Ordered

(139) Foramen mentale: only one (0); several (1).

(140) Anterior position of the foramen mentale: before p2 (0); up to p2 (1); behind p2 (2). Ordered

(141) Posterior position of the foramen mentale: before p4 (0); up to p4 (1); behind p4 (2). Ordered

(142) Height of the corpus mandibulae: anteroposteriorly increasing (0); constant (1).

(143) Mandibular angle: ventrally extended (0); not extended (1).

(144) Domed forehead, angle between the rostrum and the braincase: absent (0); present (1).

(145) Tuber spinae: absent (0); present (1).

(146) Lateral articular shelf of distal humerus: absent (0); present (1).

(147) Capitulum humerus: round (0); gently keeled (1); distinctly, sharply keeled (2). Ordered

(148) Deltopectoral crest of the humerus: weak (0); proeminent (1); proeminent and hooking laterally (2). Ordered

(149) Entepicondylar foramen: present (0); absent (1).

(150) Posterior apophysis of the magnum: posteriory extended (0); bulbous (1); weak (2). Ordered

(151) Number of manuel digit: 5 (0); 4 (1); fewer (2). Ordered

(152) Proximal phalanges morphology: high and thin (0); short and wide (1).

(153) Anterior iliac crest: round (0); slightly concave or straight (1); deeply concave (2). Ordered

(154) Fovea capitis: placed away from the margin of the femoral head (0); marginally positioned (1); absent (2). Ordered

(155) Greater trochanter of femur: proximal end of the greater trochanter lies distal to the proximal extent of the femoral head (0); about even with head or higher (1); higher than head (2). Ordered

(156) Lesser trochanter of femur: low ridge (0); extended blade (1).

(157) Third trochanter: weak (0); laterally extended (1).

(158) Supracondylar fossa: absent (0); present (1).

(159) Proeminent Sulcus tuberosititas tibia on the proximal articular surface on the tibia: present (0); absent (1).

(160) Astragalar foramen or canal: present (0); absent (1).

(161) Astragal-cuboid contact: absent (0); present (1).

(162) Calcanonaviculaire contact: absent (0); present (1).

(163) Peroneal tubercle: present (0); absent (1).

(164) Presence entocuneiform: absent (0); present (1).

(165) Angle between the cuboid facet and the distal calcaneum facet: almost right (0); flat or nearly flat (1).

(166) Number of pes digits: 5 (0); 4 (1); fewer (2). Ordered

(167) Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view: sloping proximally with no angle formed within facet (0); sloping slightly proximally facet has a rounded angle within it (1); perpendicular to long axis facet forms sharp angle (2). Ordered

(168) Shape of facet of sustentaculum of calcaneum: round or oval (0); narrow, straight on lateral edge (1).

(169) Orientation of distal edge of calcaneum between sustentaculum and cuboid facet: makes wide angle with long axis (0); makes acute angle with long axis (1); expended into distal shelf that forms right angle (2). Ordered

(170) Infraspinous fossa size: not extended (0); highly extended ventrally (1).

(171) Form of DP3: triangular or subquadrangular (0); quadrangular (1).

(172) Paraconule on DP3-4: present (0); absent (1).

(173) Metaconule on DP3-4: present (0); absent (1).

(174) Ectostyle on DPs: present (0); absent (1).

(175) Endoparacrista on DPS: absent (0); present (1).

(176) Size paraconid on dp2: small (0); broad (1).

(177) Metaconid on dp2: present (0); absent (1).

(178) Postprotocristid on dp2: present (0); absent (1).

(179) Postprotocristid on dp3: present (0); absent (1).

(180) Postprotocristid on dp4: present (0); absent (1).

(181) Entoconid on dp2: present (0); absent (1).

(182) Metaconid and protoconid on dp3: close (0); distant (1).

(183) Paraconid on dp3: present (0); absent (1).

(184) Metastylid on dps: present (0); absent (1).

(185) Strength of metastylid on dps: strong, twinned (0); weak (1).

(186) Direction of prehypocristid on dps: toward the metaconid (0); toward the middle the protolophid (1): toward the protoconid (2). Ordered

(187) Lingual cingulum of the upper molars: uniterupted (0); interrupted under the protocone and the hypocone (1).

```
A= 0+1, B= 1+2
Phenacodus intermedius
Cambaytherium spp.
Hallensia spp.
Radinskya yupingae
Lophiaspis mauretteti
Lophiaspis occitanicus
Lophiaspis baicheri
Lophiodon baroensis
Lophiodon remense_Paris
Lophiodon remense Geiseltal
Paralophiodo leptorhynchum
Lophiodon tapirotherium
Lophiodo tapiroides
Paralophiodon buchsowillanum
Lophiodo cuvieri_Paris
Lophiodon cuvieri_geiseltal
Lophiodo medium
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodo lautricense
Eolophiodon laboriense
Lophiodon eygalayense
Lophiodon aff eygalayense
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
Litolophus gobiensis
Paleomoropus jepsensi
Protomoropus gabuniai
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps
Hyrachyus minimus
Homogalax protapirinus
Heptodon calciculus
Chasmotherium depereti
Chasmotherium cartieri
Arenahippus grangeri
Pachynolophus eulaliensis
Pliolophus quesnoyensis
Cymbalophus hookeri
Propaleotherium isselanum

                  110        120        130        140        150        160        170
00111111000 0100101011 010102-000 ?10102?0?01 1?00?0?0?1 ?0000?????  ?????????? ??0
0???1??010 0?010????? 0?0102-0?0 ?1110?00?0 111??0?2?1 ?0100????? ?????????? ??-
1?10012100 0100112222 0???102020 ?????1?101? ??1?211?21 01??200101 0?????????? ??0
????1??000 ?20?222222 0?????????  ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ???
0?0?1?0001 0071110011 1011100101 ?????????0?? ????211012 0?2000?011 0010001000 001
0?????????  ?????????? ??211?1?2? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
????????????  ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??A
0?????????  ?????????? ?12???211? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
0?????????  ?????????? ?02?10211? ?01?1?1?2? ?????11??? 0??2?0?110 111??10110 111
0200100011 0101110001 00A21021A1 ?0111??110 0000111??? 0??2?1???? ?????????? ??1
A?001A0011 0101010001 0012112111 ?0111111?0 0000111010 022007?110 ?10?110111 -11
0??111?011 ?00??10001 00A21A1111 ?????????? ?????????? 1?2?????? ?????????? ??A
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?110?0??2? ??1
0?00110011 0101170001 0002127111 ?????????? ?????????? ?????1111 1?2?????? ??1
0??1?0?0?1 ??10?????? 0002100171 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
0?011?0?11 ?????????? ?00210?111 10111?2?20 0000111017 1?2001???? ?????????? ??1
0?????????  ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
?2?????????  ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
02?1?12011 0?01??0101 0?02100011 ?011127?20 0000112010 ?1200?1110 1110010110 121
0?000110001 0011101011 00A110114A1 1010111020 A000111017 0?2000?011 0?????2100 011
??0?2?????  ?????????? ?02?2?111? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
0?000110011 0000100?71 0002101111 ?????1?1?? ?????1?0?? ?22?????2? ?????????? ?11
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??1
1??0??2100 0117120011 10?????1?0 ?????01??? ??1??10111 ??200????? ?????????? ?20
1?0001?0?0 11?1110100 10?101-10? ?????0107? 211??11011 ?11?????2? ?????????? ?20
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?20
?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?20
-10100?001 1000010010 0?01101000 1120101021 2111011001 0121101111 ?0011111101 -21
-?01010?0? ?000??00?? 0?02101000 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?20
-?01?1?0? ?????????? 0001??111? ?120127???1 111?01???? ????0????? ?0011111101 -20
00??0?2000 0?010?2011 0?????????  ?120127?021 211??111001 ?1101?0001 ?????????? ?20
0201110001 1011010000 0000100100 1120101011 2111010111 012117?011 ?1?1??1??? ?20
-?????????  ?????????? ?20?????1? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?20
-?????????  ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?20
1?01010?00 ?0?01?2??? 0?001010?0 0112?101?1 2111?11?11 022070???? ?????????? ?20
1?01011000 0010111011 011000-010 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?11
1?????????  ?????????? ??20100??? ??1?1?2??? ??????1?11 ??20??00A1 ??????100 010
1?????????  ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 010
1001010000 0000110100 0001101000 0110101021 1110011?11 ?22??0???? ??????1?20 001
```

Supplementary Data 2. Phylogenetic matrix "Reduced Matrix"

```
A= 0+1, B= 1+2                  10        20        30        40        50        60        70        80        90        100
Phenacodus intermedius          0111010010- 0-----010- --0100000- 0001A0A110 0000110-10 010-001020 ---0??20?0 -0??10-1-0 1101101111 01?0000000
Cambaytherium spp.              ??1?10010- A1001-00-- --0100100- 0000010000- 0000110-00 01010B1110 ---0??10A0 -0100--0-0 0-000-001A A0----011
Hallensia spp.                  000?100100 0-----0?-- --01101-1- 10100-000- 0000110-00 110-011110 ---11?001? ?????0--1-0 0-01??101 1011000011
Radinskya yupingae              ????10010- 0-----00-- --01?0???- 1010?00010 0000010-00 10010201?0 ---0?????? ?????????? ?????????? ??????????
Lophiaspis mauretteti           0010110110 A0000000?A -01A0000A- 0A1011111A1 0110000-10 11111?000A 10-10011-0 -0?0100?10 0-01011011 0111000000
Lophiaspis occitanicus          ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?210?01010 11111?0001 11?1?????? ?????0-0010 0-11011010 -A1100A0011
Lophiaspis baïcheri             ?????????? ?????????? ?210000001- A1101111111 0?1?000-10 11111?0?21 AA?1?????? ?????????? ?????????? ??????????
Lophiodon baroensis             ?21?1????0 A000?01101 0011100??- AA10?111111 0010000-11 -011120011 1101?111-1 0000100000 0-11011010 -A1100101?
Lophiodon remense_Paris         ?21A111--0 A1101A11A1 0A111A00A0 AA10A1A1A- 0A100AA011 -0111B00B1 AA01?111-A 100AA1011A 0-11A11A1A 0A1100AA011
Lophiodon remense_Geiseltal     A01A1A1--0 AAA0111A01 00111A0AA0 AA10A111A- 0110AAA011 -0111BA0BA AA010A11-A 100AAA0A1A 0-11A11A1A 0A1100A011
Paralophiodo leptorhynchum      001A111--0 11101AA1A1 0A111A01?0 AA1AA1A1AA 0110000A011 -0111B00B1 1AA10A11-A 1001AA0110 0-11A1101A 0A1100A011
Lophiodon tapirotherium         0?1?111--0 1110111111 10111A0100 AA1AA1A1A0 10100AA011 -0111B10BA 1A010?11-1 1001A1000A A?11011A11 0111000011
Lophiodo tapiroides             ?21?1?1--0 1111112111 1011100100 1110A11110- A010011011 -011A2102A 11-1????-1 11010-0000 0-11001010 -111011101?
Paralophiodon buchsowillanum    ?-1?0-1--0 1100111111A? ?01000000- A111A11111 0010000-11 -0111200B1 001101-1-0 -101A00110 0-11011010 -A0100?011
Lophiodo cuvieri_Paris          ??1?1?1--0 1110112101 1A1110010- A110A111A0 0010011011 -011A2001A 11010?11-1 11010-0A10 0-11A01A11 01-B111011
Lophiodon cuvieri_geiseltal     ??1?111--0 1010112101 1011110010- 111001110- 001001A011 -01112200AA A1011111-A 1101A10A01 0-11001A1A 0A1111AA011
Lophiodo medium                 ????????20 1111112101 00111A0100 1110A11110- 0110011011 -01111A021 A001?????? ?0010-0101 0-11?0111A 0111011011
Lophiodon rhinocerodes          ?211111--1 1110111111A1 1A111A0100 1A10A1111A0 0010000A011 -011A20011 1A01?1???1 11010-0A00 0-11A01A1A 0111000?01
Lophiodo lautricense            ?211111--1 111111121A1 10111A01AA AA1AA1A1A0 A110110A011 -011111101A 11-10111-1 1101A10101 0-1110111A 01-1111011
Eolophiodon laboriense          0010111--0 0----001A1 0A1000000A- AA10A1A1AA 0110000A010 1A1112000AA 1A010011-A 1001A10110 0-01111101A 0A1100A011
Lophiodon eygalayense           ????1????0 1110111101 0011100000- 1A1001110- 001001A011 -011120011 A?-1?211-? ????????0? 0-11??701? 0?11?00011
Lophiodon aff eygalayense       1-11111--0 1110111111A1 0A1110000- 1A1AA1111AA 0A100AA011 -0111B00BA AA01?111-A 1001-00110 0-11111010 -1110A0A0AA
Eomoropus pawnyunti             ????11???- 1000100010 -11100000- 1110111111 0101011110 1110110110 ---1?????? ?????????? ?????????? ??????????
Eomoropus amarorum              ?21?1????0 1000100111 0111110000- 1110111111 1111011110 1110110010 ---11?11-0 -00?0-0?00 0-10?111?1 1101000010
Litolophus gobiensis            0110110111- 1100100001 0A1110000- AA1011A111 0111010-10 1111120010 ---21011-? ?0010-0010 0-10021011 1100000000
Paleomoropus jepsensi           ?????????? ?????????? ?????????? ?110?00-10 1111120000 ---1?????? ?????????? ?????????? ??????????
Protomoropus gabuniai           ?????????? ?????????? ?110?????- 1110111111 0111000-10 11A1120010 ---1?????? ?????????? ?????????? ??????????
Hyrachyus modestus              1-001100-? 1100011101 00?110000- 1A1011110- 00?0?10-11 -011010011 0?11000000 -0?20-0000 0-11?01010 -1120001--
Hyrachyus princeps              1-??1100-? 1101101101 0011110000- 1111111110- 00?0110-11 -011011011 0001??1001 10010-0?00 0-11?01000 -1120001--
Hyrachyus minimus               1-001100-0 1100011101 0?1110000- 1A1011111I 0010000-11 -011111001A1 1001?01000 -0110-0000 0-11000000 -1120001--
Homogalax protapirinus          001?1-00-0 1100100101 0011100000- 0010011101 00?0010-10 1011110110 ---11?00?0 -0000-0010 0-?1000010 -1120000011
Heptodon calciculus             001?1100-0 1100111101 0011100010- A0001111111 0110010-11 -011110110 ---1???0?0 -0?20-0100 0-1A101A00 -1?2001000
Chasmotherium depereti          1-010-00-0 1110112101 ?011110101 1??1?1?10? 1??0?20-11 -011120010 ??-201-00? ?10?0-1?0? 0-11101110 -1120001--
Chasmotherium cartieri          1-010-00-0 1110112101 0011110101 1010111110- 111?0A0-11 -011121A10 ---1?????1 11010-1111 ??1?1?1?00 ?112?001--
Arenahippus grangeri            011?1100-- 1110100001 0?0100000- 1000100A10 0100010-00 1011110110 ---1?0101? ????110?10 1111110010 1111001000
Pachynolophus eulaliensis       ????1100-0 1000000101 0011100000- 100001A0A1 0000010-A0 1000120110 ---0??1011 0011100120 1000110100 1A1000011
Pliolophus quesnoyensis         ?20?1????0 1110110101 0001000?0- 100001A0A0 0000010-00 10A1A20110 ---0?01000 -0??100100 101A10A101 1111000011
Cymbalophus hookeri             ????????0- 1000110101 000?20???- 100001A0A? 0000010-00 1011011110 ---1?????? ????100010 100101A101 1111000011
Propaleotherium isselanum       011011100-- 0----00100 -0010000000 1A0000100- 0110011100 10?1111A0 ---1001000 -0110-0120 0-11120001 1010000011
```

List of characters of the reduced matrix

(1) Diastema incisor canine: present (0); absent (1).

(2) Size of incisor canine diastema: short (0); long (1).

(3) Canine size: small (0); high, like a fang (1).

(4) Canine cingulum: no broad cingulum surrounding the cervix (0); broad cingulum surrounding the cervix (1).

(5) Canine-premolars diastema: absent (0); present (1).

(6) Length canine-premolars diastema: short (0); long (1).

(7) P1: present (0); absent (1).

(8) P1-P2 diastema: absent (0); present (1).

(9) P1-P2 diastema length: short (0); long (1).

(10) Parastyle size in P2: small, half the size of paracone (0); high, more than half the size of the paracone (without wearing)(1).

(11) Metacone on P2: absent (0); present (1).

(12) Lingual furrow between the metacone and the paracone: absent (0); present (1).

(13) Size of the metacone: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(14) Position of the metacone: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(15) Labial side of the metacone: flat (0); convex (1).

(16) Position of the protocone: posteriory placed (0); not posteriorly placed (1).

(17) Form of P2: compressed labiolingually (0); triangular (1); quadrangular (2). Ordered

(18) Preparacrista on P2: absent (0); present (1).

(19) Endometacrista on P2: absent (0); present (1).

(20) Preprotocrista on P2: absent (0); present (1).

(21) Connection mesial loph- ectoloph on P2: absent (0); present (1).

(22) Postprotocrista on P2: absent (0); present (1).

(23) Parastyle size in P3-P4: small, half the size of paracone (0); high, more than half the size of the paracone (without wearing)(1).

(24) Labial side of the metacone P3: flat (0); convex (1).

(25) Form of P3: triangular (0); quadrangular (1).

(26) Hypocone on Premolars: present (0); absent (1).

(27) Preparacrista on P3: present (0); absent (1).

(28) Connection mesial loph- ectoloph on P3: absent (0); present (1).

(29) Endoprotocrista on premolars: absent (0); present (1).

(30) Prehypocrista Premolars: absent (0); present (1).

(31) Size of the metacone on P3-P4: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(32) Position of the metacone on P3-P4: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(33) Form of P4: triangular (0); quadrangular (1).

(34) Endoparacrista on P4: absent (0); present (1).

(35) Endometacrista on P3-4: absent (0); present (1).

(36) Connection mesial lophe-ectoloph on P3-4: absent (0); present (1).

(37) Paraconule on P3-4: present (0); absent (1).

(38) Metaconule on P3-4: present (0); absent (1).

(39) Postprotocrista on P3-4: absent (0); present (1).

(40) Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3-4: absent (0); present (1).

(41) Lingual cingulum size on premolars: thin under the protocone (0); broad under the protocone (1).

(42) Parastyle extension on M1-M2: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(43) Parastyle height on M1-M2: less than half of the height of the paracone (without wearing)(0);

exceeding the half of the height of the paracone (without wearing)(1).

(44) Labial surface of paracone: rounded (0); pinched (1).

(45) Postparacristule : present (0); absent (1).

(46) Labial side of the metacone M1-M2: flat or concave (0); convex (1).

(47) Endopacracrista M1-M2: absent (0); present (1).

(48) Style labial M1-M2: absent (0); present (1).

(49) Connection distal loph-ectoloph on molars: absent (0); present (1).

(50) Paraconule on molars: present (0); absent (1).

(51) Connection paraconule-preprotocrista on molars: absent (0); present (1).

(52) Preprotocrista on molars: unnotched (0); notched (1).

(53) Metaconule on molars: present (0); absent (1).

(54) Centrocrista M1-M2: deeply curved labially (W)(0); straight (1); deeply curved lingually (M) (2). Ordered

(55) Parastyle extension on M3: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(56) M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle: more lingual than in M2 (0); same position than in M2 (1); more labial than in M2 (2). Ordered

(57) Postparacristule on M3: present (0); absent (1).

(58) Labial side of the metacone on M3: flat or concave (0); convex (1).

(59) M3 metacone in comparison to M2 metacone: more labial than in M2 (0); similar position than in M2 (1); more lingual than in M2 (2). Ordered

(60) Endopacracrista on M3: absent (0); present (1).

(61) Endoparacrista length on molars: short (0); long (1).

(62) Proeminence of the endoparacrista on molars: salient (0); blunt (1).

(63) Origin of the endoparacrista on molars: top of the paracone (0); labial size of the paracone (1).

(64) M3 size: smaller than M2 (0); same size than M2 or slightly bigger (1); much bigger than M2 (2). Ordered

(65) Lower incisors canine diastema: absent (0); present (1).

(66) Cingulum of lower canine: no cingulum surrounding the cervix of the canine (0); broad cingulum surrounding the cervix of the canine (1).

(67) Length of the diastema between the lower canine-premolars: short (0); long (1).

(68) p1: present (0); absent (1).

(69) p1-p2 diastema: absent (0); present (1).

(70) Paraconid on p2: absent (0); present (1).

(71) Paraconid size on p2: small (0); broad (1).

(72) Position of hypoconid on p2: distocentral (0); distolabial (1).

(73) Posthypocristid on p2: present (0); absent (1).

(74) Postprotocristid on p2: absent (0); present (1).

(75) Paraconid on p3: absent (0); present (1).

(76) Paraconid size in p3: small (0); broad (1).

(77) Metaconid and paraconid on p3: attached at the basis (0); distant (1).

(78) Postprotocristid on p3: absent (0); present (1).

(79) Prehypocristid orientation on p3: toward the protoconid (0); toward the center of metalophid (1); toward the metaconid (2). Ordered

(80) Entoconid on p3: absent (0); present (1).

(81) Paraconid on p4: absent (0); present (1).

(82) Paraconid size in p4: small (0); broad (1).

(83) Metaconid and protoconid on p4: attached at the basis (0); distant (1).

(84) Metaconid position on p4: as mesial as the protoconid (0); more distal than protoconid (1).

(85) Postprotocristid on p4: absent (0); present (1).

(86) Prehypocristid orientation on p4: toward the protoconid (0); toward the center of protolophid (1); toward the metaconid (2). Ordered

(87) Posthypocristid on p3-4: absent (0); present (1).

(88) Entoconid on p4: absent (0); present (1).

(89) Metaconid position on molars: as mesial as the protoconid (0); more distal than the protoconid (1).

(90) Postmetacristid on molars: absent (0); present (1).

(91) Postectometacristid strength: weak (0); strong, presence of a twin metaconid (1).

(92) Preentocristid on molars: absent (0); present (1).

(93) Prehypocristid contact on molars: on the top of the protolophid (0); at the basis of the protolophid (1).

(94) Prehypocristid orientation on molars: toward the metaconid (0); toward the center of the protolophid (1); towards the protoconid (2). Ordered

(95) Connection prehypocristid-protolophid on m1: present, close the valley (0); absent (1).

(96) Connection prehypocristid-protolophid on m2: present, close the valley (0); absent (1).

(97) Connection prehypocristid-protolophid on m3: present, close the valley (0); absent (1).

(98) Hypoconulid on m3: present (0); absent (1).

(99) Hypoconulid height: low (0); high (1).

(100) Hypolophid-hypoconulid valley on m3: narrower than the protolophid-hypolophid valley (0); as large as the protolophid-hypolophid valley (1).

(101) Prehypocristidulid on m3: absent (0); present (1).

(102) HSB orientation: transverse (0); compound (1); curved (2); vertical (3).

(103) Nasal: overlaying the premaxillar (0); not overlaying the premaxillar (1).

(104) Nasal notch: to before the canine (0); to the canine or behind it (1).

(105) Nasal-lacrymal connection: present (0); absent (1).

(106) Premaxilla-maxilla suture: vertical (0); slanting (1).

(107) Preorbital fossa: absent (0); present (1).

(108) Supraorbital foramen: absent (0); present (1).

(109) Postglenoid foramen: present (0); absent (1).

(110) Postglenoid process: anteriorly directed (0); anterolaterally directed (1).

(111) Posterior extension of the jugal: to before the glenoid cavity (0); to the base of the glenoid cavity (1); to the middle of the glenoid cavity (2). Ordered

(112) Frontal lines junction: just behind the orbit (0); much more posterior (1).

(113) Facial portion of the lacrymal: moderate (0); small or reduced (1).

(114) Postorbital process of the jugal: absent (0); present (1).

(115) Posterior part of the zygomatic arch: up to the superior edge of the orbit (0); lower than the superior edge of the orbit (1).

(116) Palatine foramina: anterior to M2 (0); up to M2 or behind (1).

(117) Ridge delimiting the choanae: absent (0); present (1).

(118) Choanal opening: anterior or up to M3 (1); behind M3 (1).

(119) Glenoid cavity: anteroventrally slanted (0); concave (1).

(120) Articular surface: anterior expansion (0); oval (1).

(121) Posttympanic process relative to postglenoid process: equal (0); short (1).

(122) Jugular process orientation: ventral (0); ventral and lateral (1).

(123) Post-canine constriction in occlusal view: weak (0); pronounced (1).

(124) Posterior extension of the mandibular symphysis: anterior to p2 (0); up to p2 (1); posterior to p2 (2). Ordered

(125) Foramen mentale: only one (0); several (1).

(126) Anterior position of the foramen mentale: before p2 (0); up to p2 (1); behind p2 (2). Ordered

(127) Posterior position of the foramen mentale: before p4 (0); up to p4 (1); behind p4 (2). Ordered

(128) Height of the corpus mandibulae: anteroposteriorly increasing (0); constant (1).

(129) Mandibular angle: ventrally extended (0); not extended (1).

(130) Domed forehead, angle between the rostrum and the braincase: absent (0); present (1).

(131) Tuber spinae: absent (0); present (1).

(132) Lateral articular shelf of distal humerus: absent (0); present (1).

(133) Capitulum humerus: round (0); gently keeled (1); distinctly, sharply keeled (2). Ordered

(134) Deltopectoral crest of the humerus: weak (0); proeminent (1); proeminent and hooking laterally (2). Ordered

(135) Entepicondylar foramen: present (0); absent (1).

(136) Posterior apophysis of the magnum: posteriory extended (0); bulbous (1); weak (2). Ordered

(137) Number of manuel digit: 5 (0); 4 (1); fewer (2) Ordered

(138) Proximal phalanges morphology: high and thin (0); short and wide (1).

(139) Anterior iliac crest: round (0); slightly concave or straight (1); deeply concave (2). Ordered

(140) Fovea capitis: placed away from the margin of the femoral head (0); marginally positioned (1); absent (2). Ordered

(141) Greater trochanter of femur: proximal end of the greater trochanter lies distal to the proximal extent of the femoral head (0); about even with head or higher (1); higher than head (2). Ordered

(142) Lesser trochanter of femur: low ridge (0); extended blade (1). Ordered

(143) Third trochanter: weak (0); laterally extended (1).

(144) Supracondylar fossa: absent (0); present (1).

(145) Proeminent Sulcus tuberosititas tibia on the proximal articular surface on the tibia: present (0); absent (1).

(146) Astragalar foramen or canal: present (0); absent (1).

(147) Astragal-cuboid contact: absent (0); present (1).

(148) Calcanonaviculaire contact: absent (0); present (1).

(149) Peroneal tubercle: present (0); absent (1).

(150) Presence entocuneiform: absent (0); present (1).

(151) Angle between the cuboid facet and the distal calcaneum facet: almost right (0); flat or nearly flat (1).

(152) Number of pes digits: 5 (0); 4 (1); fewer (2). Ordered

(153) Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view: sloping proximally with no angle formed within facet (0); sloping slightly proximally facet has a rounded angle within it (1); perpendicular to long axis facet forms sharp angle (2). Ordered

(154) Shape of facet of sustentaculum of calcaneum: round or oval (0); narrow, straight on lateral edge (1).

(155) Orientation of distal edge of calcaneum between sustentaculum and cuboid facet: makes wide angle with long axis (0); makes acute angle with long axis (1); expended into distal shelf that forms right angle (2). Ordered

(156) Infraspinous fossa size: not extended (0); highly extended ventrally (1).

(157) Form of DP3: triangular or subquadrangular (0); quadrangular (1).

(158) Paraconule on DP3-4: present (0); absent (1).

(159) Metaconule on DP3-4: present (0); absent (1).

(160) Ectostyle on DPs: present (0); absent (1).

(161) Endoparacrista on DPS: absent (0); present (1).

(162) Size paraconid on dp2: small (0); broad (1).

(163) Metaconid on dp2: present (0); absent (1).

(164) Postprotocristid on dp2: present (0); absent (1).

(165) Postprotocristid on dp3: present (0); absent (1).

(166) Postprotocristid on dp4: present (0); absent (1).

(167) Entoconid on dp2: present (0); absent (1).

(168) Metaconid and protoconid on dp3: close (0); distant (1).

(169) Paraconid on dp3: present (0); absent (1).

(170) Metastylid on dps: present (0); absent (1).

(171) Strength of metastylid on dps: strong, twinned (0); weak (1).

(172) Direction of prehypocristid on dps: toward the metaconid (0); toward the middle the protolophid (1): toward the protoconid (2). Ordered

(173) Lingual cingulum of the upper molars: uniterupted (0); interrupted under the protocone and the hypocone (1).

Supplementary Data 3. Supplementary figures

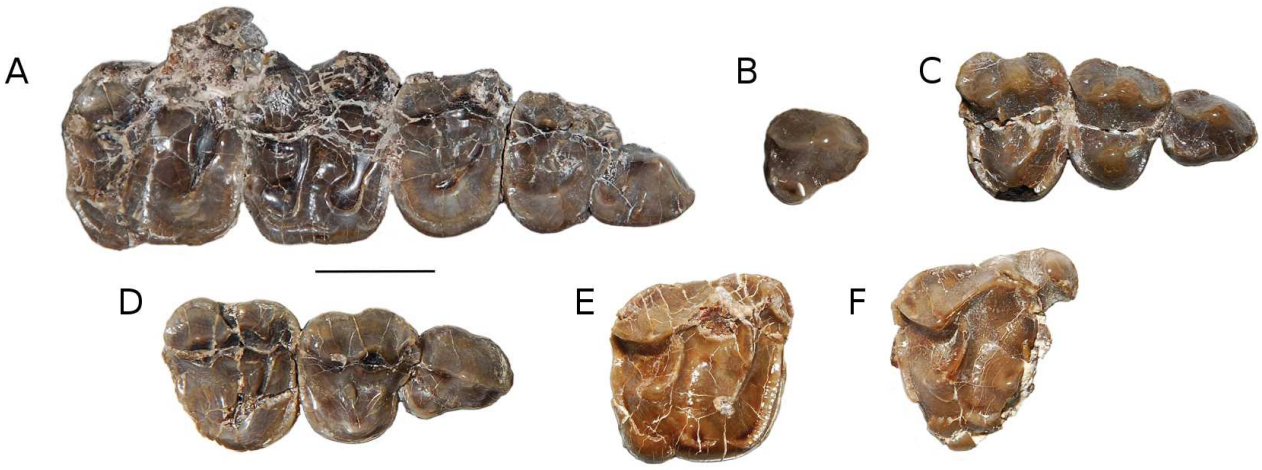
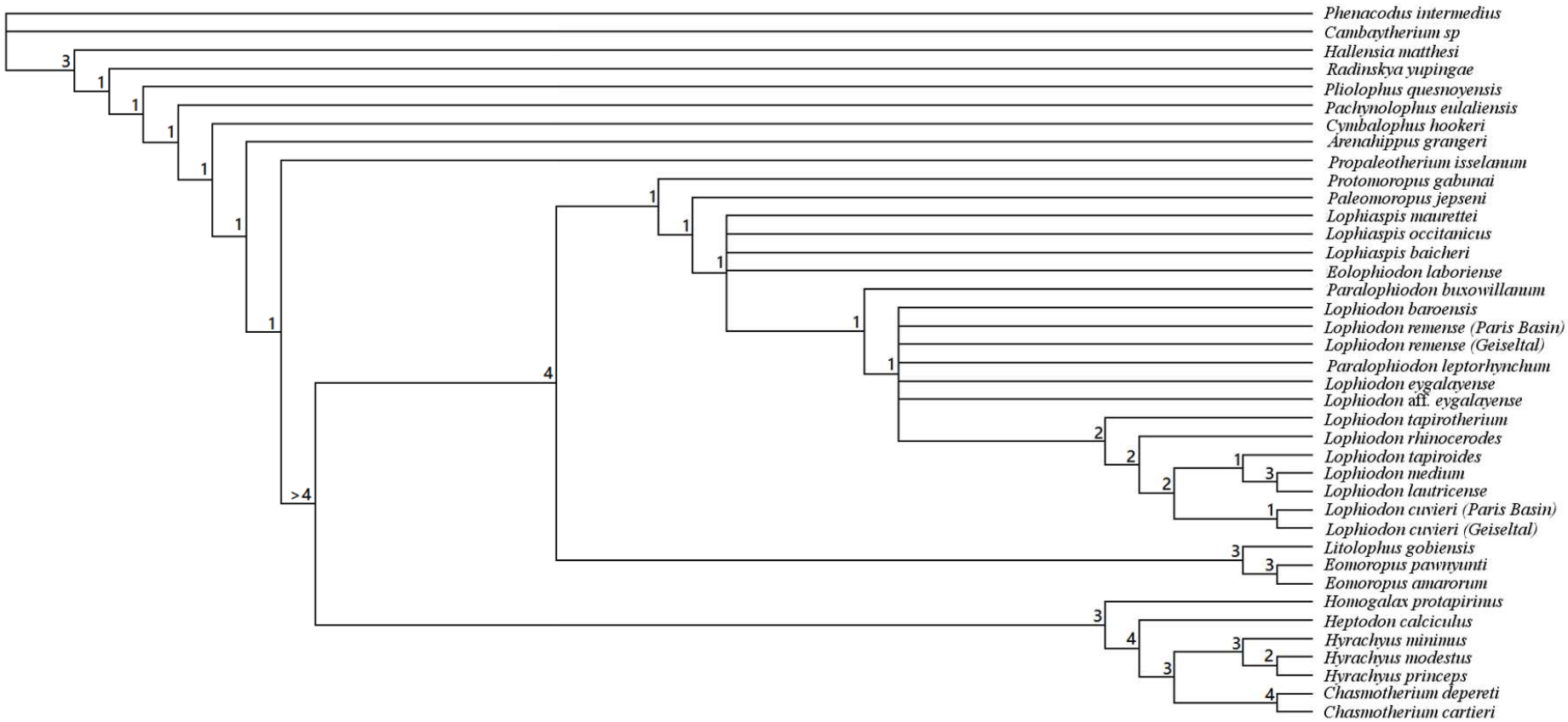


FIGURE S1. Upper teeth of *Lophiaspis maurettei*. A, AMU13084 (P2-M2, reversed); B, AMU200196 (P2, reversed); C, AMU70397 (P2-P4); D, MHN.AIX.PV.2019.5.1 (P2-P4); E, MHN.AIX.PV.2018.26.2 (M1); F, MHN.AIX.PV.2019.5.4 (M1). Scale bar = 10 mm

Next Page FIGURE S2. Strict consensus tree of the 1008 most parsimonious topologies obtained by heuristic search of the “reduced matrix”on PAUP 4.0a162. **Tree length** = 772 steps, **CI** = 0.6, **RI** = 0.32. The Bremer indexes are calculated for each node.


Phenacodus intermedius
Cambaytherium sp
Hallensia matthesi
Radinskya yupingae
Pliolophus quesnoyensis
Pachynolophus eulaliensis
Cymbalophus hookeri
Arenahippus grangeri
Propaleotherium isselanum
Protomoropus gabunai
Paleomoropus jepseni
Lophiaspis maurettei
Lophiaspis occitanicus
Lophiaspis baicheri
Eolophiodon laboriense
Paralophiodon buxowillanum
Lophiodon baroensis
Lophiodon remense (Paris Basin)
Lophiodon remense (Geiseltal)
Paralophiodon leptorhynchum
Lophiodon eygalayense
Lophiodon aff. eygalayense
Lophiodon tapirotherium
Lophiodon rhinocerodes
Lophiodon tapiroides
Lophiodon medium
Lophiodon lautricense
Lophiodon cuvieri (Paris Basin)
Lophiodon cuvieri (Geiseltal)
Litolophus gobiensis
Eomoropus pawnyunti
Eomoropus amarorum
Homogalax protapirinus
Heptodon calciculus
Hyrachyus minimus
Hyrachyus modestus
Hyrachyus princeps
Chasmotherium depereti
Chasmotherium cartieri

ANNEXE 6- Supplementary data Vautrin, Q. R. Tabuce, D. Vidalenc, E. Lopez, D. Teodori, Y. Laurent, F. Lihoreau. Two new species of *Eolophiodon* (Mammalia, Perissodactyla): Evidence of surprising diversity of early lophiodontids in the Middle Ypresian of Southern France

Matrix

```
                                                
```

A=0+1, B=1+2	110	120	130	140	150	160	170	180	190	
Phenacodus intermedius	1?00000000	0111110000	1001010110	10102-0010	01100101?0	0????0??00	00000?????	?????????	?????00100	?111000
Cambaytherium spp.	0-----0110	???1??0100	?010?????0	?0102-?010	001?1101??	0??011??01	?1001?????	?????????	?????-0100	?01100?
Hallensia spp.	0110000111	?1001?1000	1001?????0	???102?0?1	1???111???	0??0?1?11?	1???100010	00????????	???1200000	??10010
Radinskya yupingae	?????????	???1??000?	?1???00??0	?????????	?????????	?????????	????1?????	?????????	??????0?00	??????0
Lophiaspis maurettei	1110000000	?0?1?00010	0?11100111	01110001??	????????10	1??0???11?	?200?00?01	A001000100	000??11100	?1111-?
Lophiaspis occitanicus	A1100A0110	?????????	?????????	??11???1??	?????????	?????????	?????????	?????????	?????1???0	?1111??
Lophiodon baroensis	A110010110	?????????	?????????	?12???11??	?????????	?????????	?????????	?????????	?????1110-	?1111-?
Lophiodon remense Paris	A110AA0110	?????????	????100???	?02102110?	?????????0	??11??1111	???0??0A11	1111??1011	011121110-	?1111-?
Lophiodon remense Geiseiltal	A1100A0110	2001000110	1011100010	0A2102A101	?000???1??	1??1001111	1???110???	?????????	?????111A-	01111-1
Paralophiodon leptorhynchum	AA100A011A	?001A00110	1010100010	0121121101	1000-02110	1?11001111	?2001?0011	1?10011011	1-1??111?1	11111-?
Lophiodon tapirotherium	1110000110	??111?011?	00??100010	0A21A111??	?????????	1?????????	????1?1111	11????????	???12A1101	01111-?
Lophiodon tapiroides	11101101??	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	??110??0??	?????11101	?1111-?
Paralophiodon buchsowillanum	A010000110	?001100110	1011?00010	0021??11??	?????????	1?????????	????1?????	?????????	?????1?10-	01111-?
Lophiodon cuvieri Paris	1-B1110110	??1?0?0?1?	?010?????0	002100?1??	?????????	1?????????	????1?????	?????????	?????1110-	01111-?
Lophiodon cuvieri Geiseltal	A111AA0110	?011?0?11?	???????0??	00210?1101	?000???110	11??001111	?200111???	?????????	?????1110-	01111-?
Lophiodon medium	1110110110	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????1110-	?1111-?
Lophiodon rhinocerodes	1110000?1?	?????????	?????????	?????????	?????????0	???1???11?	?200??1111	1111001011	012121110-	?1111-?
Lophiodon lautricense	1-11110110	2?1?1?0110	?01??01010	?021001101	?000-01110	???21001?11	?200???111	1111001011	A1112111A-	01111-?
Lophiodon parisiense	A11001011A	?????????	?????????	?02???11??	?????????	???1??????	?????????	?????????	?????1110-	01111-?
Lophiaspis baicheri	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????A?100	???????
Eolophiodon laboriense	A1100A0110	?001100010	01110A0110	0A1101A101	10A0???010	1110001111	?200100001	00??????10	00102111A0	01111-?
Eolophiodon nov. sp. A	A1100A0110	?????????	?????????	?????????	?000??????	????001??1	???????1?1	0?110??1??	?????11100	?1111-?
Eolophiodon nov. sp. B	11100A0110	?00110?010	011110011?	01110011??	?????????	?????????	?????????	?????????	?????111A1	01111-1
Lophiodon eygalayense	?11?00011?	??0???????	?????????	?02???11??	?????????	?????????	?????????	?????????	?????1110-	??1?1-?
Lophiodon aff eygalayense	1110AA0AA0	?001100110	0010100?10	00210111??	?????????0	1?11???1??	?2??1?????	???????1??	??1??1110-	?1111-?
Eomoropus pawnyunti	?????????	?????????	?????00???	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????11100	???????
Eomoropus amarorum	1010000101	???0??1000	11?1?00111	0??????1??	1???11??11	0?0??1?01?	?2001?????	?????????	?????01100	?11?1-1
Litolophus gobiensis	1000000001	?0001?0?01	1?11101001	0?101-01??	1?2?111?10	??0011?11?	?1??1?????	?????????	?????01100	01111-1
Paleomoropus jepsensi	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	?????0???0	???????
Protomoropus gabuniai	1110000111	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	????????01	00????????	?????0??00	??1101?
Hyrachyus modestus	1120001---	1010000011	0000100100	?011010011	1121111000	0100110112	2211100111	0100111110	1-2??1110-	01111-0
Hyrachyus princeps	1120001---	?01010?0??	0000?00??0	?0210100??	?????????	0?????????	????1?????	?????????	?????0110-	11111-?
Hyrachyus minimus	1120001---	?01?1??0??	???????1?0	001???1111	?11????0??	????110?12	?????0????	?100111110	1-2??1110-	00111-?
Homogalax protapirinus	1120000110	0??0??0000	?010??0110	????????11	112?111000	???011?112	21011??000	0?????????	?????01101	?011000
Heptodon calciculus	1?20010000	2011100011	0110100000	0001000111	1121111011	0100110012	12111?00??	???1???1??	?????0110-	1111010
Chasmotherium depereti	1120001---	?????????	?????????	?0?????1??	?????????	?????????	?????????	?????????	?????111?-	11111-?
Chasmotherium cartieri	112?001---	?????????	?????????	?????????	?????????	?????????	???????111	0001011110	1-2120110-	?1111-?
Cardiolophus radinsky	0120000110	00001?0000	0011010010	000????1??	????????00	????????1?	?1011?????	?????????	??????1100	1101000
Arenahippus grangeri	1110010001	?01010?00?	0?01?????0	?001010011	1121112?1?	000011?111	220?200???	?????????	?????001A0	0010010
Pachynolophus eulaliensis	A100000111	?010110000	0101110110	11000-10??	?????????	0?????????	????1??000	00??011?10	0?1??11A00	?011010
Eurohippus messelensis	??????011?	??1?1????0	0?01?????0	0??102001?	1121012021	0??0?10112	22??20????	?????????	???????10?	???????
Pliolophus quesnoyensis	1110000111	?????????	?????????	??0100?1?1	????11??1?	???????1?1	?20????00A	00???00?10	00111011A0	?01001?
Cymbalophus hookeri	1110000111	?????????	???????0???	?????????	?????????	?????????	???????001	0001001100	0010001110	?01001?
Propalaeotherium isselanum	0100000111	0010100000	0001101000	0011010011	111011201?	0000110111	22??10????	???????1??	000??11100	00101-0
Chowlia europea	112?000111	?????????	?????????	??1????0??	?????????	?????????	?????????	?????????	???12A1011	?00100?
Isectolophus latidens	1120000111	00?0??0010	0000?0?100	??1???????	112???????	0??111????	2?????????	?????????	?????0110-	?011010

List of characters

(1) Diastema incisor canine: present (0); absent (1).

(2) Size of incisor canine diastema: short (0); long (1).

(3) Canine size: small (0); high, like a fang (1).

(4) Canine cingulum: no broad cingulum surrounding the cervix (0); broad cingulum surrounding the cervix (1).

(5) Canine-premolars diastema: absent (0); present (1).

(6) Length canine-premolars diastema: short (0); long (1).

(7) P1: present (0); absent (1).

(8) P1-P2 diastema: absent (0); present (1).

(9) P1-P2 diastema length: short (0); long (1).

(10) Parastyle on P2: absent (0); present (1).

(11) Parastyle size in P2: small, half the size of paracone (0); high, more than half the size of the paracone (without wearing)(1).

(12) Metacone on P2: absent (0); present (1).

(13) Lingual furrow between the metacone and the paracone: absent (0); present (1).

(14) Size of the metacone: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(15) Position of the metacone: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(16) Labial side of the metacone: flat (0); convex (1).

(17) Position of the protocone: posteriory placed (0); not posteriorly placed (1).

(18) Form of P2: compressed labiolingually (0); triangular (1); quadrangular (2). Ordered

(19) Hypocone on P2: absent (0); present (1).

(20) Preparacrista on P2: absent (0); present (1).

(21) Endometacrista on P2: absent (0); present (1).

(22) Preprotocrista on P2: absent (0); present (1).

(23) Connection mesial loph- ectoloph on P2: absent (0); present (1).

(24) Postprotocrista on P2: absent (0); present (1).

(25) Parastyle size in P3-P4: small, half the size of paracone (0); high, more than half the size of the paracone (without wearing)(1).

(26) Size of the metacone in P3: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(27) Position of the metacone in P3: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(28) Labial side of the metacone P3: flat (0); convex (1).

(29) Form of P3: triangular (0); quadrangular (1).

(30) Hypocone on P3-P4: present (0); absent (1).

(31) Endometacrista on P3: absent (0); present (1).

(32) Connection mesial loph- ectoloph on P3: absent (0); present (1).

(33) Paraconule on P3: present (0); absent (1).

(34) Postprotocrista on P3: absent (0); present (1).

(35) Endoprotocrista on P3: absent (0); present (1).

(36) Prehypocrista P3-P4: absent (0); present (1).

(37) Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P3: absent (0); present (1).

(38) Size of the metacone on P4: smaller than the paracone (0); same size than the metacone (1).

(39) Position of the metacone on P4: sagitally aligned with the paracone (0); more lingual than the paracone (1).

(40) Form of P4: triangular (0); quadrangular (1).

(41) Endoparacrista on P4: absent (0); present (1).

(42) Endometacrista on P4: absent (0); present (1).

(43) Connection mesial lophe-ectoloph on P4: absent (0); present (1).

(44) Paraconule on P4: present (0); absent (1).

(45) Metaconule on P4: present (0); absent (1).

(46) Postprotocrista on P4: absent (0); present (1).

(47) Connection postprotocrista-endometacrista/ectoloph on P4: absent (0); present (1).

(48) Lingual cingulum size on premolars: thin under the protocone (0); broad under the protocone (1).

(49) Parastyle extension on M1: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(50) Parastyle height on M1-M2: less than half of the height of the paracone (without wearing)(0); exceeding the half of the height of the paracone (without wearing)(1).

(51) Labial surface of paracone: rounded (0); pinched (1).

(52) Postparacristule on M1: present (0); absent (1).

(53) Labial side of the metacone M1-M2: flat or concave (0); convex (1).

(54) Endopacracrista M1-M2: absent (0); present (1).

(55) Endoparacrista length M1-M2: short (0); long (1).

(56) Proeminence of the endoparacrista on M1-M2: salient (0); blunt (1).

(57) Style labial M1-M2: absent (0); present (1).

(58) Labial style size on molars: short (0); more than half the height of the paracone (1).

(59) Connection distal loph-ectoloph on molars: absent (0); present (1).

(60) Paraconule on molars: present (0); absent (1).

(61) Connection paraconule-preprotocrista on molars: absent (0); present (1).

(62) Preprotocrista on molars: unnotched (0); notched (1).

(63) Metaconule on molars: present (0); absent (1).

(64) Parastyle extension on M2: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(65) Postparacristule on M2: present (0); absent (1).

(66) Centrocrista M1-M2: deeply curved labially (W)(0); straight (1); deeply curved lingually (M) (2). Ordered

(67) Parastyle extension on M3: labially less extend than the paracone (0); more developed than the paracone (1).

(68) M3 parastyle in comparaison to M2 parastyle: more lingual than in M2 (0); same position than in M2 (1); more labial than in M2 (2). Ordered

(59) Postparacristule on M3: present (0); absent (1).

(60) Labial side of the metacone on M3: flat or concave (0); convex (1).

(71) M3 metacone in comparison to M2 metacone: more labial than in M2 (0); similar position than in M2 (1); more lingual than in M2 (2). Ordered

(72) Endopacracrista on M3: absent (0); present (1).

(73) Endoparacrista length on M3: short (0); long (1).

(74) Proeminence of the endoparacrista on M3: salient (0); blunt (1).

(75) Origin of the endoparacrista on M3: top of the paracone (0); labial size of the paracone (1).

(76) Style labial on M3: absent (0); present (1).

(77) M3 size: smaller than M2 (0); same size than M2 or slightly bigger (1); much bigger than M2 (2). Ordered

(78) Lower incisors canine diastema: absent (0); present (1).

(79) Length of the diastema between the lower canine-premolars: short (0); long (1).

(80) p1: present (0); absent (1).

(81) p1-p2 diastema: absent (0); present (1).

(82) Paraconid on p2: absent (0); present (1).

(83) Paraconid size on p2: small (0); broad (1).

(84) Position of hypoconid on p2: distocentral (0); distolabial (1).

(85) Posthypocristid on p2: present (0); absent (1).

(86) Postprotocristid on p2: absent (0); present (1).

(87) Paraconid on p3: absent (0); present (1).

(88) Paraconid size in p3: small (0); broad (1).

(89) Metaconid and paraconid on p3: attached at the basis (0); distant (1).

(90) Prehypocristid orientation on p3: toward the protoconid (0); toward the center of metalophid (1); toward the metaconid (2) Ordered

(91) Entoconid on p3: absent (0); present (1).

(92) Paraconid on p4: absent (0); present (1).

(93) Paraconid size in p4: small (0); broad (1).

(94) Metaconid and protoconid on p4: attached at the basis (0); distant (1).

(95) Metaconid position on p4: as mesial as the protoconid (0); more distal than protoconid (1).

(96) Prehypocristid orientation on p4: toward the protoconid (0); toward the center of protolophid (1) toward the metaconid (2). Ordered

(97) Posthypocristid on p4: absent (0); present (1).

(98) Entoconid on p4: absent (0); present (1).

(99) Postectometacristid on molars: absent (0); present (1).

(100) Postectometacristid strength: weak (0); strong, presence of a twin metaconid (1).

(101) Preentocristid on molars: absent (0); present (1).

(102) Prehypocristid contact on molars: on the top of the protolophid (0); at the basis of the protolophid (1).

(103) Prehypocristid orientation on molars: toward the metaconid (0); toward the center of the protolophid (1); towards the protoconid (2). Ordered

(104) Connection prehypocristid-protolophid on m1: present, close the valley (0); absent (1).

(105) Connection prehypocristid-protolophid on m2: present, close the valley (0); absent (1).

(106) Connection prehypocristid-protolophid on m3: present, close the valley (0); absent (1).

(107) Hypoconulid on m3: present (0); absent (1).

(108) Hypoconulid height: low (0); high (1).

(109) Hypolophid-hypoconulid valley on m3: narrower than the protolophid-hypolophid valley (0); as large as the protolophid-hypolophid valley (1).

(110) Prehypocristidulid on m3: absent (0); present (1).

(111) HSB orientation: transverse (0); compound (1); curved (2); vertical (3).

(112) Nasal: overlaying the premaxillar (0); not overlaying the premaxillar (1).

(113) Nasal notch: to before the canine (0); to the canine or behind it (1).

(114) Nasal-lacrymal connection: present (0); absent (1).

(115) Premaxilla-maxilla suture: vertical (0); slanting (1).

(116) Preorbital fossa: absent (0); present (1).

(117) Supraorbital foramen: absent (0); present (1).

(118) Postglenoid foramen: present (0); absent (1).

(1119) Postglenoid process: anteriorly directed (0); anterolaterally directed (1).

(120) Posterior extension of the jugal: to before the glenoid cavity (0); to the base of the glenoid cavity (1); to the middle of the glenoid cavity (2). Ordered

(121) Frontal lines junction: just behind the orbit (0); much more posterior (1).

(122) Facial portion of the lacrymal: moderate (0); small or reduced (1).

(123) Postorbital process of the jugal: absent (0); present (1).

(124) Posterior part of the zygomatic arch: up to the superior edge of the orbit (0); lower than the superior edge of the orbit (1).

(125) Palatine foramina: anterior to M2 (0); up to M2 or behind (1).

(126) Ridge delimiting the choanae: absent (0); present (1).

(127) Choanal opening: anterior or up to M3 (1); behind M3 (1).

(128) Glenoid cavity: anteroventrally slanted (0); concave (1).

(129) Articular surface: anterior expansion (0); oval (1).

(130) Posttympanic process relative to postglenoid process: equal (0); short (1).

(131) Jugular process orientation: ventral (0); ventral and lateral (1).

(132) Post-canine constriction in occlusal view: weak (0); pronounced (1).

(133) Posterior extension of the mandibular symphysis: anterior to p2 (0); up to p2 (1); posterior to p2 (2). Ordered

(134) Foramen mentale: only one (0); several (1).

(135) Anterior position of the foramen mentale: before p2 (0); up to p2 (1); behind p2 (2); Ordered

(136) Posterior position of the foramen mentale: before p4 (0); up to p4 (1); behind p4 (2); Ordered

(137) Mandibular angle: ventrally extended (0); not extended (1).

(138) Height of the corpus mandibulae: anteroposteriorly increasing (0); constant (1).

(139) Lateral articular shelf of distal humerus: absent (0); present (1).

(140) Entepicondylar foramen: present (0); absent (1).

(141) Number of manuel digit: 5 (0); 4 (1); fewer (2). Ordered

(142) *Fovea capitis*: placed away from the margin of the femoral head (0); marginally positioned (1); absent (2). Ordered

(143) Greater trochanter of femur: proximal end of the greater trochanter lies distal to the proximal extent of the femoral head (0); about even with head or higher (1); higher than head (2). Ordered

(144) Supracondylar fossa: absent (0); present (1).

(145) Entocuneiform: positioned on the medial (tibial) side of the tarsus (0); posteriorly placed (1); absent (2) ; Ordered

(146) Presence entocuneiform: absent (0); present (1).

(147) Number of pes digits: 5 (0); 4 (1); fewer (2). Ordered

(148) Deltopectoral crest of the humerus: weak (0); proeminent (1); proeminent and hooking

laterally (2). Ordered

(149) Peroneal tubercle: present (0); absent (1).

(150) Calcanonaviculaire contact: absent (0); present (1).

(151) Domed forehead, angle between the rostrum and the braincase: absent (0); present (1).

(152) Tuber spinae: absent (0); present (1).

(153) Posterior apophysis of the magnum: posteriory extended (0); bulbous (1); weak (2). Ordered

(154) Proximal phalanges morphology: high and thin (0); short and wide (1).

(155) Lesser trochanter of femur: low ridge (0); extended blade (1).

(156) Third trochanter: weak (0); laterally extended (1).

(157) Proeminent Sulcus tuberosititas tibia on the proximal articular surface on the tibia: present (0); absent (1).

(158) Astragal-cuboid contact: absent (0); present (1).

(159) Astragalar foramen or canal: present (0); absent (1).

(160) Capitulum humerus: round (0); gently keeled (1); distinctly, sharply keeled (2). Ordered

(161) Anterior iliac crest: round (0); slightly concave or straight (1); deeply concave (2). Ordered

(162) Orientation of astragalar facet of calcaneum in lateral view: sloping proximally with no angle formed within facet (0); sloping slightly proximally facet has a rounded angle within it (1); perpendicular to long axis facet forms sharp angle (2). Ordered

(163) Shape of facet of sustentaculum of calcaneum: round or oval (0); narrow, straight on lateral edge (1).

(164) Orientation of distal edge of calcaneum between sustentaculum and cuboid facet: makes wide angle with long axis (0); makes acute angle with long axis (1); expended into distal shelf that forms right angle (2). Ordered

(165) Supraorbital process: absent (0); present, short (1); present, long and extending ventrally (2). Ordered

(166) Infraspinous fossa size: not extended (0); highly extended ventrally (1).

(167) Angle between the cuboid facet and the distal calcaneum facet: almost right (0); flat or nearly flat (1).

(168) Form of DP3: triangular or subquadrangular (0); quadrangular (1).

(169) Paraconule on DP3-4: present (0); absent (1).

(170) Metaconule on DP3-4: present (0); absent (1).

(171) Ectostyle on DPs: present (0); absent (1).

(172) Endoparacrista on DPS: absent (0); present (1).

(173) Size paraconid on dp2: small (0); broad (1).

(174) Metaconid on dp2: present (0); absent (1).

(175) Postprotocristid on dp2: present (0); absent (1).

(176) Postprotocristid on dp3: present (0); absent (1).

(177) Postprotocristid on dp4: present (0); absent (1).

(178) Entoconid on dp2: present (0); absent (1).

(179) Metaconid and protoconid on dp3: close (0); distant (1).

(180) Paraconid on dp3: present (0); absent (1).

(181) Metastylid on dps: present (0); absent (1).

(182) Strength of metastylid on dps: strong, twinned (0); weak (1).

(183) Direction of prehypocristid on dps: toward the metaconid (0); toward the middle the protolophid (1): toward the protoconid (2). Ordered

(184) Number of labial cusp on dP2: one (0); two (1)

(185) Number of lingual cusp on dP2: zero (0); one (1); two (2). Ordered

(186) Lingual cingulum of the upper molars: uniterupted (0); interrupted under the protocone and the hypocone (1).

(187) Protocone on P2: absent (0); present (1)

(188) Metaconule on P3: present (0); absent (1)

(189) Endoprotocrista on P4: absent (0); present (1)

(190) Paraconule of molars: distinct (0); fused into the protoloph (1)

(191) Alignement lower incisors: transverse (0); alogned rostronucally (1)

(192) Posthypocristid on p3: absent (0); present (1)

(193) Mesial cingulum on molars: does not make a crest connecting the metacone (0); makes a crest connecting to the metacone (1)

(194) Entoconid position on molars: as mesial as the hypoconid (0); more distal than the hypoconid (1)

(195) hypoconulid on m1-m2: present (0); absent (1)

(196) Size of the hypoconulid on m1-m2: strong (0); reduced or weak (1)

(197) Ectotympanic: thin, weakly attached to the cranium (0); broad, strongly attached to the cranium (1).

Résumé :

Le début de l'Éocène est marqué par une succession de grands réchauffements climatiques qui ont culminé en une période d'optimum climatique (EECO) correspondant à l'époque la plus chaude du Cénozoïque. De par leur courte durée et leur forte intensité, ces événements hyperthermaux sont souvent considérés comme les meilleurs analogues du réchauffement climatique actuel, et sont corrélés avec des phénomènes de diversification des faunes de mammifères importants dans le registre fossile Nord Américain. En Europe, les localités du début de l'Éocène sont moins bien connues et il est difficile de retracer l'impact de ces réchauffements climatiques. Les Lophiodontidae sont une famille de mammifères périssodactyles retrouvée en abondance dans les localités Éocène européennes, en particulier dans le sud de la France, ce qui en fait un modèle de choix pour étudier les impacts des événements hyperthermaux sur l'histoire évolutive des mammifères européens. La première partie de ce travail consiste en une étude exhaustive de la variabilité intraspécifique de cette famille. Plus d'une trentaine de caractères dentaires polymorphes ont été mis en évidence, ainsi que la présence d'un dimorphisme sexuel marqué. Le genre *Paralophiodon* a été révisé à la lumière de cette forte variabilité et est considéré comme non valide. En tout, plusieurs centaines de spécimens provenant de 22 localités du Sud de l'Europe ont été étudiés et 2 espèces inédites appartenant au genre *Eolophiodon* ont été identifiées. La révision des lophiodontidés de la région Occitanie, replacée dans un cadre biostratigraphique, a permis de rediscuter de l'âge controversé des grès d'Aigne, et de proposer un âge fini Yprésien-début Lutétien (MP10b-MP11) pour cette formation, comblant ainsi la précédente lacune du registre fossile européen. L'étude des lophiodontidés basaux, couplée aux résultats d'une nouvelle analyse phylogénétique inédite rapproche les lophiodontidés des chalicothères au sein du sous ordre des Ancylopoda, suggérant une origine Asiatique de la famille et une arrivée des lophiodontidés dans le sud de l'Europe peut de temps après le PETM. L'étude du matériel inédit et les analyses phylogénétiques contraintes par les nouvelles données biostratigraphiques permettent de distinguer trois grandes phases dans l'histoire évolutive des lophiodontidés qui semblent être corrélées avec les changements climatiques majeurs de l'Éocène. La radiation basale des lophiodontidés est contemporaine des événement hyperthermiques de l'Yprésien et est marquée par la multiplication des formes de petite taille et est restreinte à la Province Mesogéenne. La deuxième grande radiation des lophiodontidés apparaît concomitante avec l'EECO et voit l'apparition du genre *Lophiodon* et le remplacement des formes de petite taille sub-cursoriales par des taxons plus massifs et présentant un début de molarisation des prémolaires. Cette radiation marque la fin de l'endémisme des lophidontidés qui se disperse dans toute l'Europe de l'Ouest. Les lophiodontidés radient une dernière fois au Lutétien lors du refroidissement post-EECO, lors de l' « Intra Eocene Mammal Turnover I ». Cette radiation voit la mise en place de formes géantes (une à deux tonnes), graviporteuses et à la dentition plus molarisée, interprétée comme une réponse à l'ouverture relative des milieux lors du refroidissement post-EECO entraînant des changements dans les régimes alimentaires.

Mots Clés: Éocène, Europe, Lophiodontidae, Evénement Hyperthermaux, Variabilité intraspécifique, Phylogénie, Biostratigraphie

Abstract :

The early Eocene is marked by a succession of major global warming events that culminated in a period of climatic optimum (EECO) corresponding to the warmest period of the Cenozoic. Due to their short duration and high intensity, these hyperthermal events are often considered as the best analogues of current global warming, and are correlated with important diversification of mammals in the North American fossil record. In Europe, the early Eocene localities are less well known and it is difficult to trace the impact of these climatic events. Lophiodontidae are a family of perissodactyl mammals found in abundance in European Eocene localities, particularly in southern France, making them a model of choice for studying the impacts of hyperthermal events on the evolutionary history of European mammals. The first part of this work consists of an exhaustive study of the intraspecific variability of this family. More than thirty polymorphic dental characters have been identified, as well as the presence of marked sexual dimorphism. The genus *Paralophiodon* has been revised in light of this high variability and is considered invalid. In all, several hundred specimens from 22 localities in southern Europe were studied and 2 new species belonging to the genus *Eolophiodon* have been identified. The revision of the lophiodontids of the Occitanie region, placed in a biostratigraphic framework, allow us to rediscuss of the controversial age of the "grès d'Aigne", and to propose a late Ypresian-early Lutetian age (MP10b-MP11) for this formation, thus filling the previous known gap in the European fossil record. The study of basal lophiodontids, coupled with the results of a new phylogenetic analysis, places the lophiodontids close to chalicothera within the suborder Ancylopoda, suggesting an Asian origin of the family and an arrival of lophiodontids in southern Europe soon after PETM. The study of unpublished material and phylogenetic analyses constrained by the new biostratigraphic data make it possible to distinguish three major phases in the evolutionary history of lophiodontidae that seem to be correlated with the major climate changes of the Eocene. Basal radiation of lophiodontidae is contemporary to the hyperthermal events of the Ypresian and is marked by the multiplication of small size forms and is restricted to the Mesogean Province. The second radiation of lophiodontidae appears contemporaneous with the EECO and its marked by the appearance of the genus *Lophiodon* and the replacement of small sub-cursorial forms by more massive taxa with sligthly more molarized premolars. This radiation marks the end of the endemism of lophidontidae that dispersed throughout all Western Europe. Lophiodontidae radiate one last time at Lutetien during the post-EECO cooling, during the "Intra Eocene Mammal Turnover I". This radiation sees the introduction of giant forms (one to two tons), graviportal and with molarized teeth, interpreted as a response to the relative opening of the environment during the post-EECO cooling leading to drastic changes in diets.

Key Words :Eocene, Europe, Lophiodontidae, Hyperthermal events, Intraspecific variability, Phylogeny, Biostratigraphy