

GIUSEPPE SANTI *

I PALAEOOTHERIIDAE (PERISSODACTYLA, MAMMALIA) DEL PALEOGENE DELL'EUROPA CENTRALE: NOTE E CONSIDERAZIONI PRELIMINARI

RIASSUNTO - I Paleoteridi sono dei Perissodattili solamente europei vissuti prevalentemente in Europa centrale durante il Paleogene. Dopo una rapida evoluzione che portò le varie forme ad assumere taglie da grandi a piccole, ebbero un altrettanto rapido declino che li condusse all'estinzione. Morfologicamente simili ai tapiri attuali, avevano nell'olfatto l'organo di senso maggiormente sviluppato, il che probabilmente non servì molto ad evitare l'estinzione. Soprattutto la dentatura subì una modernizzazione accelerata passando da una spinta eterodontia, brachidontia e costruzione lofodonte degli antenati (*Hyracotherium?*) ad una molarizzazione ed ipsodontia generalizzata utile per una alimentazione a base di foglie.

SUMMARY - Palaeotheriidae (*Perissodactyla, Mammalia*) of Palaeogene in Central Europe: some preliminary considerations. During the Palaeogene the Palaeotheres are the only European perissodactyls mostly lived in the Central Europe. After a fast evolution which leded the different species to take great to small size, they had as much a decay very fast which they carried at the extinction. Similar morphologically at the actual tapirs, they had in the smelling the organ of sense developed very much and which probably don't they mostly served to avoid the extinction. Above all, the teeth row underwent a fast modernity passing through at the strong heterodonty, brachyodonty morphology and lophodont construction of the ancestors (*Hyracotherium?*), at one which generalised molarisation and hypsodonty, useful for a feeding based of leaves.

Fra i Perissodattili del Paleogene i *Palaeotheriidae* costituiscono una componente unicamente europea di equidi. Le principali segnalazioni si hanno in Francia (nel Bacino di Parigi in modo particolare) (REMY, 1967, 1972, 1978, 1985, 1988, 1992, 1995), in Germania, ma anche in Spagna (CUESTA RUIZ COLMENARES, 1993) e limitatamente in Gran Bretagna; scarsi sono i resti rinvenuti in alcuni altri paesi dell'Europa meridionale (Italia per esempio).

I paleoteridi ebbero durante la loro storia evolutiva, una grande diversificazione in generi, specie e sottospecie, ma con l'inizio dell'Oligocene cominciarono a declinare, il ramo si inaridì rapidamente per estinguersi prima della fine del periodo. L'Oligocene inferiore è considerato il momento cruciale durante il quale si manifesta un cambiamento faunistico sensibile, di primaria importanza ("La Grande Coupure" *sensu* STEHLIN).

La suddivisione sistematica degli *Equoidea* eocenici dell'Europa è molto dibattuta, infatti si impongono due concezioni contrapposte delle quali una tende a raggruppare tutti i generi europei in un'unica famiglia *Palaeotheriidae* ponendo *Hyracotherium* in una famiglia separata. L'altra, propone la suddivisione in:

a) PALAEOOTHERIIDAE s.s. (*Palaeotherium*, e forme affini quali *Pseudopalaeotherium*, *Cantabrotherium*, *Franzenitherium*; *Plagiolophus* e forme affini cioè: *Paraplagiolophus* e *Leptolophus*),

* Dipartimento di Scienze della Terra, Università di Pavia

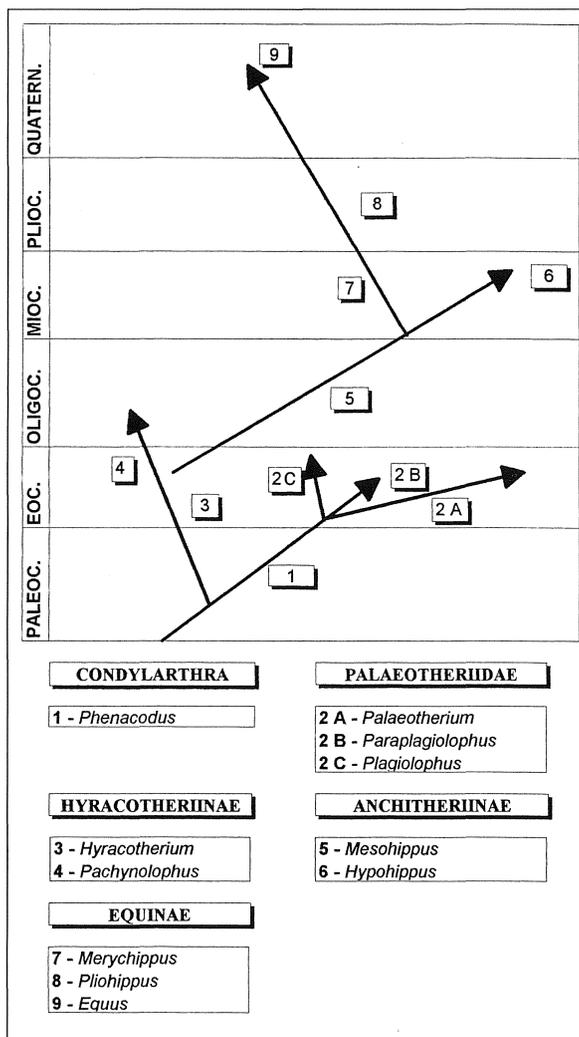


Fig. 1 - Distribuzione filogenetica degli Equoidea (da: FRANZEN, 1972 a, *sempl.*).

b) generi maggiormente primitivi più brachiodonti e bunodonti (*Hyracotherium*, *Propachynolophus*, *Pachynolophus*, *Propalaeotherium*, *Lophiotherium*, *Anchilopus*, *Paranchilopus*) (CUESTA RUIZ COLMENARES, 1994).

In Fig. 1 viene rappresentato un possibile quadro evolutivo semplificato degli Equoidea (FRANZEN, 1972 a) dal quale si nota come i Palaeotheriidae abbiano un antenato comune con gli Equidi. Uno dei generi più antico e mal conosciuto fra questi equidi è *Pachynolophus* le cui caratteristiche dentali (brachidontia con premolari ridotti e non molarizzati-eterodontia – e molarri superiori senza mesostilo) permetterebbero di considerarlo in stretta parentela e direttamente collegato ad *Hyracotherium*. In Fig. 2 A è riprodotta la fila dei denti jugali superiori di *Pachynolophus lavocati* REMY, 1972 molto primitivi nei confronti di quelli dei paleoteridi più

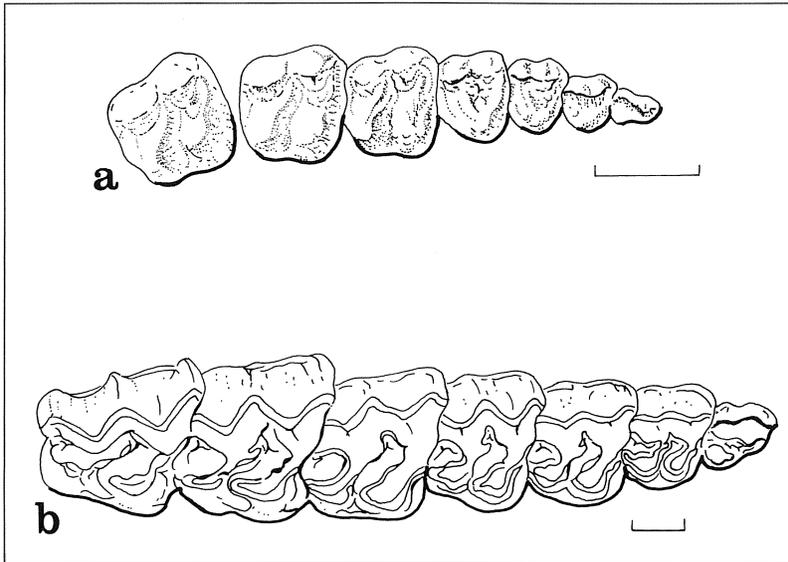


Fig. 2 - Confronto fra la dentatura superiore di *Pachynolophus lavocati* REMY, 1972 (a) (da: REMY, 1978, *rid.*) e *Palaeotherium muehlbergi thaleri* REMY, 1992 (b) (da: REMY, 1992, *rid.*). Scala 1 cm.

moderni (per esempio *Palaeotherium muehlbergi thaleri* - Fig. 2 b). La dentatura di *Pachynolophus* è tipicamente lofodonte, molto simile a quella del genere *Lophiodon* e l'analisi di REMY (1967) sull'associazione faunistica di Fons 1 (Fons-outre-Gardon, Gard in Francia) dimostra l'avvenuta sostituzione, nell'Eocene superiore, di queste forme, considerate più primitive, con i paleoteridi *s.s.* la cui dentatura assumerà toni molto moderni (vedi oltre) (Fig. 2 b).

In base ad osservazioni d'ordine prettamente osteologico relative al cranio di *Pachynolophus* sembra vi possa essere un parallelismo con la storia degli equidi terziari dell'America del Nord, anche se per altri versi ancora, si definisce un'indipendenza delle forme europee (paleoteridi *s.l.* appunto) da quelle americane. Indicare la zona d'origine dell'antenato di questi perissodattili europei è difficile; a tal proposito però, FRANZEN (1972 a) studiando i resti di *Pseudopalaeotherium longirostratum* e considerando la mancanza di probabili candidati europei, ritiene possibile proporre per questo genere, ma anche per gli altri costituenti la famiglia *Palaeotheriidae*, un'origine asiatica piuttosto che europea.

Se le relazioni filogenetiche sopra esposte sono ormai quasi del tutto unanimemente accettate dalla comunità scientifica, le moderne vedute in questo senso tendono a concepire una diversa valutazione del materiale fossile. Infatti, alcuni generi come il già citato *Pachynolophus* e *Anchilopus* hanno una dentatura che sembra più primitiva di *Hyracotherium* considerato come l'antenato prossimo. I *Palaeotheriidae* hanno una costruzione anatomica che ricorda molto poco gli equidi attuali pur essendo filogeneticamente in relazione con essi, hanno infatti un aspetto (ricostruito) del tutto simile a quello degli attuali tapiri. In Fig. 3 è osservabile la ricostruzione effettuata da Cuvier per *Palaeotherium magnum*. È fuor di dubbio che parlando di *Palaeotheriidae s.l.* si finisca per affrontare inevitabilmente una discussione sul genere più rappresentativo: *Palaeotherium*. Diverse sono le specie e sottospecie che lo compongono e che definiscono nell'interno del genere, relazioni più o meno complicate.

Prendendo come riferimento l'apparato scheletrico di *Palaeotherium* le deduzioni proponibili di tipo filogenetico, ambientale, di relazioni sociali ecc., possono essere estrapolate e

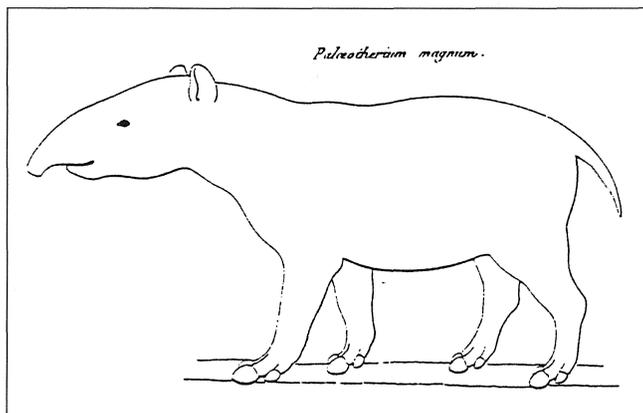


Fig. 3 - Ricostruzione di *Palaeotherium magnum* (da: CUVIER, 1834, *rid.*).

rese valide anche per gli altri componenti la famiglia. Molto diversificata ed estremamente variabile appare l'anatomia cranica dei componenti il genere, ma nonostante *Palaeotherium* sia ben rappresentato a livello fossilifero, sono assai rari a tutt'oggi, i resti cranici completi; la maggior parte dei fossili costituiti da questa parte anatomica si presenta incompleta, abrasa e deteriorata. Inoltre, vi è da aggiungere che generalmente sono animali di grossa taglia al pari dei più grossi fra gli esponenti di *Plagiolophus* e di *Cantabrotherium truyolsi*.

Uno studio di REMY (1992) mette in luce le notevoli differenze craniali riscontrate fra il genere *Palaeotherium* e gli altri della famiglia. La morfologia del tratto anteriore del muso è sostanzialmente simile a quella degli altri perissodattili (assai fine) sebbene FRANZEN (1968) riconosca due forme: una a muso fine (forma **A**) ed una allargata (forma **B**), il diastema post canino è di norma piuttosto breve o molto breve ($Distanza\ C - P^2 < 20\%$ della $Lunghezza\ P^2 - M^3$; in *P. magnum* è dell'ordine del 25%).

L'analisi statistica ha permesso di avanzare altre e più importanti considerazioni sulle variazioni anatomiche sostenute da *Palaeotherium* durante la sua evoluzione, congiuntamente al cambiamento di taglia. Si nota in effetti, come le forme più piccole siano le più arcaiche, mentre le più grandi siano le più tardive e moderne, eccezion fatta per *P. castrense*.

I vari aspetti dell'anatomia facciale sono significativi: fra essi lo splancocranio è allungato come negli altri equidi analogamente a quanto avviene con i brontoteri il che porta ad un accorciamento della regione preorbitale. L'orbita subisce un'evoluzione da arcaica (posizione a metà circa dell'intero cranio), a più avanzata con conseguenze nello sviluppo del muso. Quest'ultimo è proporzionalmente più breve in confronto a quello degli altri equidi della stessa taglia allungandosi isometricamente con questa; ciò contrasta con la maggiore lunghezza negli altri equidi (in termini filogenetici) e con quella dei brontoteri e ceratomorfi per i quali si registra una riduzione.

Uno dei caratteri considerato fondamentale nello studio dei paleoteridi è la lunghezza del diastema postcanino (corto) sulla cui variazione dimensionale FRANZEN (1972 a) ipotizzò una scala evolutiva cercando di separare questi phyla dal resto degli altri Equoidea e indicando una derivazione dai condilarti. Tuttavia, non sembra tutto così lineare in quanto, se nelle forme arcaiche (*P. castrense*) il diastema è pressoché assente, rimane piuttosto allungato in certe linee filetiche (*P. medium* e *P. magnum*), accorciandosi in altre (*P. crassum* e *P. curtum*). Così non è da escludere che il carattere dell'accorciamento sia secondario e legato ad altri fattori (forse molarizzazione dei premolari). Infatti, i premolari appaiono assai molarizzati nelle forme più caratteristiche e significative. I denti presentano un moderato grado di ipsodontia (semi ipsodontia), con superficie masticatoria simile a quella degli equidi.

Se si osserva la Fig. 4 ci si può render conto dell'evoluzione subita dal cranio all'interno del

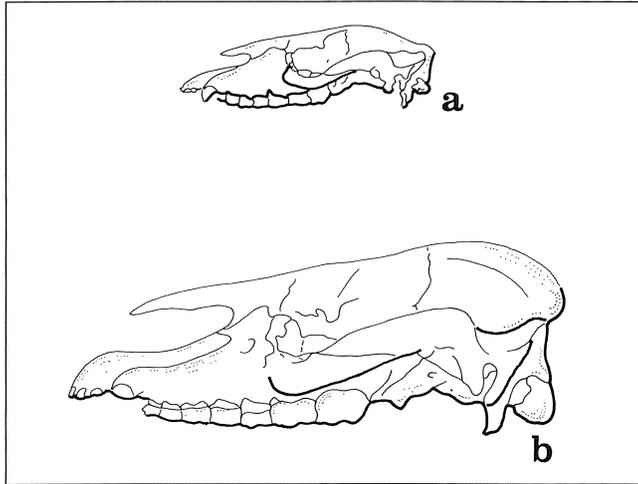


Fig. 4 - Probabile evoluzione della morfologia craniale in *Palaeotherium*. **a:** *Palaeotherium lauricense*, **b:** *Palaeotherium muehlbergi thaleri* (da: REMY, 1992, *semp.*).

genere *Palaeotherium* passando da *P. lauricense* (= *Franzenitherium lauricense*) (prossimo al modello del vero paleoteride primitivo) alle forme più moderne, quali *Palaeotherium muehlbergi thaleri*. Non sembra giocare unicamente l'allometria per spiegare una simile evoluzione, ma anche una moderna riorganizzazione cranica. "... Avec le crâne allongé typique des herbivores, les paléothères ont acquis au cours de l'Éocène supérieur une structure originale qui associe des caractères des équidés (allongement relatif du splanchnocrâne, et notamment de la région incisive et des os nasaux avec une grande mobilité des lèvres) à d'autre qu'on attend plutôt chez les cératomorphes (diastème post-canin court, avancée de l'orbite qui reste largement confluyente avec la fosse temporale, allongement du secteur postorbitaire)." (REMY, 1992 p. 197).

L'evoluzione craniale comporta indiscutibilmente anche un diverso grado di importanza e lavoro da parte dei muscoli adibiti alla masticazione. Ciò è strettamente legato allo stile di vita condotto da questi perissodattili. Nei brachiodonti (considerati gli erbivori arcaici) il temporale è significativamente più importante nella muscolatura della masticazione rispetto al massetere. Il cambiamento di ruolo e di importanza fra tali muscoli nella masticazione avviene cronologicamente in tempi recenti negli equidi e risulta legato allo sviluppo totale dell'ipsoodontia; in *Palaeotherium* è comunque l'opposto (temporale più importante del massetere). Secondo REMY (1992) questo aspetto non è unicamente un carattere primitivo conservato, ma rifletterebbe un preciso disegno di modernizzazione nell'attività di masticazione quindi, in chiave meccanica, un diverso rapporto fra temporale appunto e massetere.

BUTLER (1952) ritiene che in *Palaeotherium* l'occlusione dentale (il cosiddetto 1° tempo) – *tempo ortale* –, contatto fra protoconide e ipoconide dei denti inferiori con paracono e metacorno dei superiori, sia un fattore basilare in quanto avendo il dente della mascella un'ectolofa assai alta e superficie triturrante obliqua, in fase ortale viene applicata maggiormente una forza verticale piuttosto che trasversale (rotazione della mandibola). Non solo, ma la pressione esercitata dai denti della mandibola contro quelli superiori definirebbe una rotazione su un piano sagittale posto al di sopra delle cuspidi interne e tale da spostare l'ectolofa ventralmente mantenendo un'obliquità della superficie triturrante. Con questa cinematica e morfologia dentale (semi-ipsoodontia) i muscoli mandibolari non interverrebbero drasticamente, al contrario del temporale.

Una condizione meccanica così proposta avrebbe una sua interpretazione nella logica evolutiva come risposta al tipo di habitat. In questo senso l'unione collegialmente conseguita

con una progressiva molarizzazione dei premolari, rafforzamento del dente tramite crescita delle bande di Schreger e con l'incremento della statura, conduce *Palaeotherium* sulla via di un buon successo nell'Eocene superiore; indirettamente tali profonde modificazioni sarebbero state in parte la causa della sua progressiva e rapidissima estinzione. Valutando ancor meglio certi tratti anatomici si traggono alcune considerazioni sui comportamenti di *Palaeotherium*. Per esempio, la già citata riduzione dell'orbita, con conseguente piccole dimensioni dell'occhio, potrebbe far ritenere che l'animale non si servisse prevalentemente della vista nelle comunicazioni con i suoi simili, che in tal senso, non verrà mai utilizzata per questo scopo neppure nelle forme di più grossa taglia. Nella stessa ottica può rientrare la mancanza d'evoluzione proposta dall'apparato uditivo (mancanza delle bulle timpaniche) dimostrando un'inefficienza generalizzata. Perciò, fra gli organi di senso, l'olfatto è quello che subirebbe un concreto sviluppo e una sua modernizzazione nel corso del tempo, essendo utilizzato sia come comunicazione fra simili, sia probabilmente, nelle relazioni generali fra componenti del branco (vigilanza?). Infatti, REMY (1978) analizzando un cranio di *Plagiolophus minor*, evidenzia un rinencefalo più voluminoso e complicato dimostrando l'avvenuto miglioramento similmente a quanto avvenne nei tapiro e rinoceronti. Ciò, dimostrerebbe un modo di vita gregario.

Ad un apparato olfattivo che si migliora continuamente, fa riscontro un apparato locomotore tipico di forme lente e pesanti, mai corridori, nè saltatori. Questi perissodattili avevano un portamento da sub graviportale a sub cursore con posteriori più corti degli anteriori, come è dimostrato dai metatarsi più brevi dei metacarpi (STEHLIN, 1938; FRANZEN, 1968; CASANOVAS CLADELLAS *et al.*, 1992). Tal costruzione che non facilita la corsa, potrebbe essere stata tipica di animali viventi in terre relativamente stabili (sottobosco) ricche di fogliame che contribuiva non poco alla dieta giornaliera. Avere gli anteriori più lunghi dei posteriori poteva essere un vantaggio per l'alimentazione. Infatti, vi era la possibilità da parte dell'animale di alzarsi sui posteriori per poter staccare le foglie dai rami più alti delle piante. L'angolosità del foro occipitale ed i conseguenti collegamenti con la colonna vertebrale tenderebbe di fatto a dimostrare l'incapacità di brucare al suolo. Tal modo di vivere, se portò ad un loro rapido successo evolutivo, ne causò l'altrettanto rapida estinzione. LEGENDRE (1986) mediante studi sui vegetali, ritiene che nell'Eocene superiore vi sia stata una generale aridificazione delle terre con conseguente riduzione degli habitat del *Palaeotherium*.

La dentatura, che così rapidamente si modernizzò unitamente ad una muscolatura che generava un movimento maggiormente verticale dell'apparato masticatorio, risultò non più adatta alla vita nel continuo mutare ed ampliarsi delle terre aperte e conseguente riduzione dei boschi, con possibilità di brucare, da parte degli erbivori, vegetali più abrasivi (movimento mandibolare orizzontale). La vista e l'udito piuttosto scarsi e la lentezza locomotoria certamente non potevano servire alla sopravvivenza in tali nuovi ambienti e così i paleoteridi furono preda facile di carnivori. Non contemporaneamente avvenne l'estinzione dei diversi generi e delle varie specie; *P. medium* forse il più agile e capace di adattarsi ai salti (SANTAFÉ LLOPIS, 1978), sopravvisse in alcune aree lottando con i primi conquistatori oligocenici.

La discussione a livello puramente anatomico relativa principalmente al cranio dei vari componenti il gen. *Palaeotherium* potrebbe fornire utili indicazioni nell'ottica dei rapporti filogenetici fra le specie. In Fig. 5 è riportato forse, il più recente dei possibili cladogrammi riferiti a *Palaeotherium* (REMY, 1992).

gen. PALAEOTHERIUM

L'autore innanzitutto (a) suddivide il genere *Palaeotherium* in: *Franzenitherium* caratterizzato dalle specie *F. lautricense* e *F. duvali* (i paleoteridi arcaici), il cui antenato potrebbe essere *P. eocaenus* GERVAIS, 1875 e il sottogenere *Palaeotherium* in cui si riconoscono le specie:

P. siderolithicum, *P. medium*, *P. crassum*, *P. magnum*, *P. castrense*, *P. curtum* e *P. muehlbergi*, cioè quelli più moderni.

F. lauricense e *F. duvali* mantengono una struttura cranica ancora primitiva (Fig. 4 a), sono di taglia piccola, si staccano (snodo 1) da *Palaeotherium* nella misura di una crescita della molarizzazione dei premolari; inoltre in generale, si avverte la presenza del metacono in P², mentre in *F. duvali* (b) i denti della mascella tendono ad allungarsi trasversalmente con forte rilievo dell'ectolofa.

Palaeotherium (c) è caratterizzato da una struttura facciale postorbitale molto sviluppata e più moderna. Lo snodo 2 suddivide le forme nelle quali, come elementi principali, sono definiti una molarizzazione avanzata dei premolari, un incremento progressivo della taglia che raggiunge il suo acme in *P. magnum*, muso fine e diritto (forma *A sensu* FRANZEN) ed infine metapodi inizialmente allungati (d).

Il secondo gruppo che comprende *P. castrense*, *P. curtum* e *P. muehlbergi*, presenta forme con un cranio assai largo (e), la prima di queste specie si stacca (f) allo snodo 3 avendo una dentatura arcaica, diastema post canino ridotto e precocità nell'incremento della taglia. Nell'ultimo gruppo (*curtum-muehlbergi*) (g) è osservato un rilievo dell'ectolofa accentuatissimo, muso più corto e metapodi più brevi. Sempre secondo REMY (1992) avrebbero come antenato possibile *P. ruetimeyeri*.

Indubbiamente molto lavoro è ancora da svolgere nel riordinare fileticamente i reperti.

Assai meno conosciute sono in dettaglio le forme che compongono gli altri generi di *Palaeotheriidae*, ma le informazioni fornite dallo studio di *Palaeotherium* possono servire per inquadrare sempre meglio la famiglia nel contesto ambientale del Paleogene centro-europeo. L'idea che si può avanzare è quindi di animali aventi una taglia variabile, da piccola a grossa, piuttosto lenti e pesanti, ma che proposero un'evoluzione avvenuta in tempi rapidi e che altrettanto rapidamente si estinsero. La morfologia dentale che dimostra un passaggio da eterodontia a molarizzazione dei premolari, di tipo semi-ipsodonte assume toni moderni che comunque consentono una meccanica buccale solo in apparenza primitiva, ma efficace (alimentazione prevalentemente a base di foglie). Il miglioramento dell'olfatto piuttosto che della vista e dell'udito, doveva avere una logica nelle relazioni sociali.

Un quadro relativo alle principali differenze morfo-anatomiche fra i generi che compongono la famiglia viene proposto da BRUNET e JEHENNE (1989). Gli AA. sottolineano soprattutto il fatto che le specie di *Paloplotherium*, *P. fraasi* e *P. majus*, siano vissute in aree geografiche

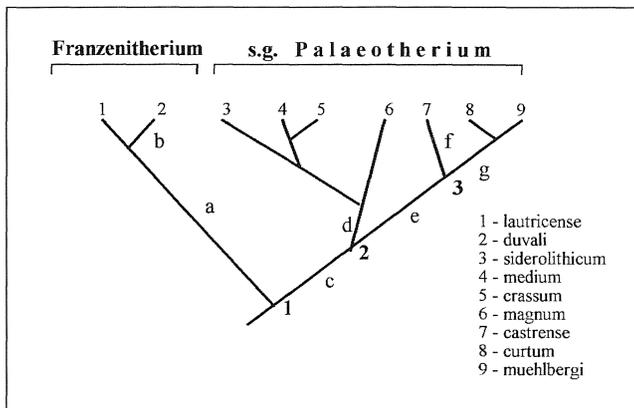


Fig. 5 - Cladogramma relativo a *Palaeotherium* (da: REMY, 1992, *semp.*).

camente distanti, la prima in Germania, la seconda nella Francia meridionale. Nonostante la colonizzazione dell'Europa centrale sia stata particolarmente estesa, *Palaeotherium* subì fenomeni di endemismo causati dal variare ambientale fra il nord ed il sud dell'Europa, fatto confermato da CASANOVAS CLADELLAS e SANTAFÈ LLOPIS (1987) in riferimento al genere spagnolo *Cantabrotherium truyolsi*.

Sicuramente questi esponenti dei Perissodattili forniscono un quadro quanto mai interessante di parte della fauna continentale vissuta nell'Europa centrale nel Paleogene.

RINGRAZIAMENTI

Ringrazio il Prof. ANFOSSI G. (Pavia) per i consigli e la lettura critica del manoscritto. La ricerca è stata effettuata con fondi F.A.R. 60%.

B I B L I O G R A F I A

- BRUNET M., JEHENNE Y., 1989 - Révision des genres *Plagiolophus* Pomel, 1847 et *Paloplotherium* Owen, 1848, *Mammalia, Palaeotheriidae* du Paléogène d'Europe; intérêt biochronologique. Ann. de Paléont., 75 (1): 23-52.
- BUTLER P.M., 1952 - *The milk-molars of Perissodactyla, with remarks on molar occlusion*. Proc. Zool. Soc. London, 121 (4): 777-817.
- CASANOVAS CLADELLAS M.L., SANTAFÈ LLOPIS J.V., 1987 - *Cantabrotherium truyolsi* n. gen. n. sp. (*Palaeotheriidae, Perissodactyla*), un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. Munchner Geowiss. Abh. Munchen (A), 10: 243-252.
- CASANOVAS CLADELLAS M.L., CHECA SOLER L. e SANTAFÈ LLOPIS J.V., 1992 - *Éléments du squelette postcrânien du genre Palaeotherium (Perissodactyla) du Ludien de Roc de Santa (Provincia de Lerida, Espagne)*. Géobios, 25 (4): 535-552.
- CUESTA RUIZ COLMENARES M.A., 1993 - *Los Paleotheriidae (Perissodactyla, Mammalia) dell'Eocene de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, España)*. Estudios Geol., 49: 87-109.
- CUESTA RUIZ COLMENARES M.A., 1994 - *Los Plagiolophinae (Remy, 1976) nuevo rango (Perissodactyla Mammalia) del Eocene de la Cuenca del Duero (Castilla y Leon, España)*. Estudios Geol., 50: 253-279.
- CUVIER G., 1834 - *Recherches sur les ossaments où l'on établit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. Ed. E.d'Ocagne, Paris.
- FRANZEN J.L., 1968 - *Revision der gattungen Palaeotherium Cuvier, 1804 (Palaeotheriidae, Perissodactyla, Mammalia)*. Inaugural Dissertation, Naturwiss. Math. Fakultät, Albert Ludwigs Univ. Freiburg i., Br. II vol.: 1-181.
- FRANZEN J.L., 1972a - *Die taxonomische, phylogenetische, konstruktive und funktionelle bedeutung der relativen länge des postcaninen diastems bei den Equoidea*. Seckenbergiana Lethaea, 53 (5): 333-352.
- FRANZEN J.L., 1972b - *Pseudopalaeotherium longirostratum* n. g. n. s. (*Perissodactyla, Mammalia*) aus dem unterstampischen kalkmergel von Ronzon (Frankreich). Seckenbergiana Lethaea, 53 (5): 315-331.
- LEGENDRE S., 1986 - *Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of Southern France*. Palaeovertebrata, 16 (4): 191-212.
- REMY J.A., 1967 - *Les Palaeotheriidae (Perissodactyla) de la faune de mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur)*. Palaeovertebrata, 1 (1): 1-46.
- REMY J.A., 1972 - *Étude du crâne de Pachynolophus lavocati* n. sp. (*Perissodactyla, Palaeotheriidae*) des Phosphorites du Quercy. Palaeovertebrata, 5 (2): 45-78.
- REMY J.A., 1978 - *Description d'un moulage endocrânien de Plagiolophus minor (Palaeotheriidae, Perissodactyla)*. Mém. Trav. E.P.H.E. Inst. Montpellier, 5: 1-17.
- REMY J.A., 1985 - *Nouveaux gisements de Mammifères et Reptiles dans les grès de Célas (Eocène sup. du Gard). Étude des Palaeotheriides (Perissodactyla, Mammalia)*. Palaeontographica, Abt A, Bd. 189: 171-225.
- REMY J.A., 1988 - *Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune de vertebres de l'Eocène supérieur. VIII. Perissodactyles*. Palaeontographica, Pal A, Bd. 205: 155-172.
- REMY J.A., 1992 - *Observations sur l'anatomie crânienne du genre Palaeotherium (Perissodactyla, Mammalia), mise en évidence d'un nouveau sous-genre, Franzenitherium*. Palaeovertebrata, 21 (3-4): 103-224.
- REMY J.A., 1995 - *Le Garouillas et les sites contemporains (Oligocene, MP 25) des Phosphorites du Quercy (Lot, Tarn-et-Garonne, France) et leurs faunes de vertebres. 8. Perissodactyles: Palaeotheriidae*. Palaeontographica, Pal A, Bd. 236: 151-155.
- SANTAFÈ LLOPIS J.V., 1978 - *Rinocérotidos fosiles de España*. Thesis Univ. Barcelona, 448 pp.
- STEHLIN H.G., 1938 - *Zur charakteristik einiger Palaeotheriumarten des oberen Ludien*. Eclogae Geol. Helv., 31 (2): 263-292.

Indirizzo dell'Autore:

SANTI GIUSEPPE, Dipartimento di Scienze della Terra, via Ferrata, 1 - 27100 Pavia