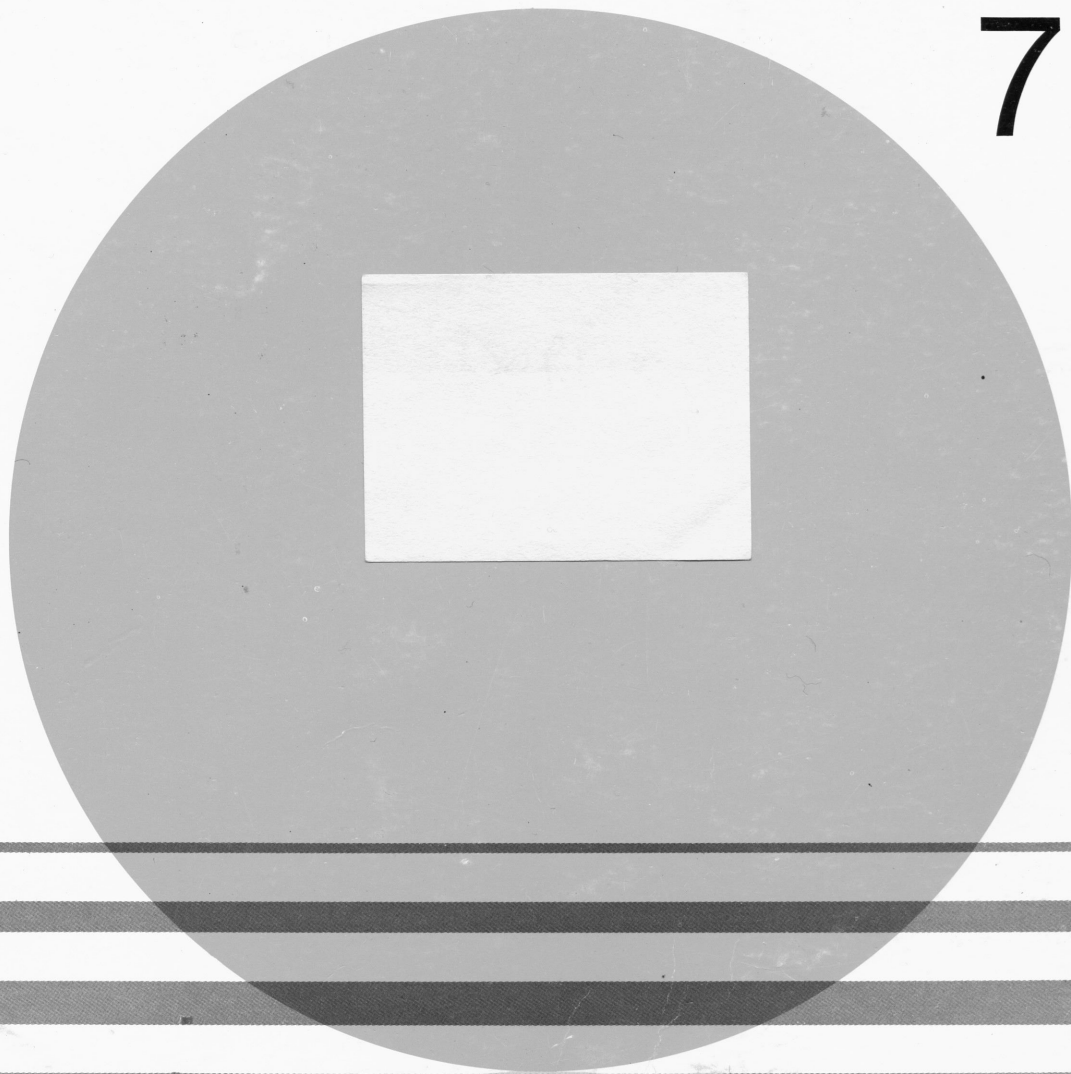


# CIÊNCIAS DA TERRA

7



*les rhinocerotidés du miocène de lisbonne — systématique,  
écologie, paleobiogéographie, valeur stratigraphique*

M. T. ANTUNES \*  
L. GINSBURG \*\*

\* Centro de Estratigrafia e Paleobiologia, Universidade Nova de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte da Caparica.

\*\* Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue de Buffon, 75005 Paris.

Ciências da Terra (UNL)	Lisboa	N.º 7	. pp. 17-98 figs. 1-31, 16 pl.	1983
-------------------------	--------	-------	-----------------------------------	------

## RESUMO E CONCLUSÕES

O estudo dos rinocerontes miocénicos da região de Lisboa permitiu obter os seguintes resultados:

1) São conhecidos apenas dois rinocerotídeos nas assentadas mais altas da divisão I da escala estratigráfica local (idade, Burdigaliano inferior): *Protaceratherium tagicus* (ROMAN) e *Diaceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL). No primeiro caso, trata-se de uma forma que evoluiu localmente a partir dos primeiros *Protaceratherium*, enquanto no segundo caso é fácil admitir que *D.* cf. *aurelianensis* deriva de uma forma mais antiga, representada em França, *D. agnense* do Aquitaniano, por sua vez descendente de *D. lemanense* do Estampiano.

2) Na divisão IVb (Burdigaliano), foram caracterizadas três formas, todas existentes no Orleaniano (escala estratigráfica continental) médio e superior de França: *Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG), *Diaceratherium aurelianensis* (descendente do *D.* cf. *aurelianensis* do nível precedente) e *Aceratherium platyodon* MERMIER.

3) Na divisão Va (Burdigaliano superior), *Prosantorhinus* cf. *germanicus* persiste sem modificações; *Aceratherium lumiarense* nov. sp. apresenta caracteres mais evolucionados que o *A. platyodon* do IVb, do qual é o descendente lógico.

4) Ainda na mesma época (Va) surge, por imigração, uma forma totalmente inédita para a Europa, mesmo ao nível do género: *Gaindatherium* (*Iberotherium*) *rexmanuelli* n. sp. Desconhecido nos jazigos contemporâneos da Europa de além-Pireneus (França, Alemanha, etc.), parece ter atingido a Península Ibérica a partir da Índia (onde o género é conhecido) através do Arco alpino, então pouco deslocado e constituindo um arquipélago mais ou menos contínuo desde Zagros ao Maciço Bético. Animais robustos e susceptíveis de nadar, como os seus parentes próximos actuais *Rhinoceros unicornis* e *Eurhinoceros sondaicus*, seriam certamente capazes de atravessar braços de mar estreitos. É interessante notar que, na região de Lisboa, *G. (I.) rexmanuelli* substitui *Diaceratherium aurelianensis*; porém, este é substituído no resto da Europa, nomeadamente em França («sables de l'Orléanais» e bacia do Garonne), por *Brachypotherium brachypus*. Daí resulta claramente que as migrações de uns e outros são contemporâneas mas que as duas formas, algo diferentes do ponto de vista ecológico e originárias de regiões diversas, não utilizaram a mesma via migratória. Mais hipsodonte, portanto muito provavelmente melhor

adaptado à vida em ambiente mais seco, *Gaindatherium* deve ter seguido uma via mais meridional.

5) Na divisão Vb (Langhiano), assiste-se à duplicação do número de táxones de rinocerontes, devido à sobrevivência dos três que existiam no Va e à aparição de três outros. Destes, *Dicerorhinus sansaniensis* (LARTET), comum no Astaraciano (escala estratigráfica continental) de França e da Alemanha, deve provavelmente ter vindo da Europa. Por outro lado, *Chilotherium ibericus* ANTUNES e *Hispanotherium matritensis* (LARTET in PRADO), espécies desconhecidas na Europa fora da Península Ibérica, devem também ter utilizado a via constituída por uma sucessão de relevos emersos, correspondendo a ilhas, de uma a outra extremidade da Mesogeia. *Chilotherium* e *Hispanotherium*, com nítida tendência hipsodonte, tal como *Gaindatherium*, utilizaram a mesma via migratória; todos provinham do mesmo centro de dispersão, na Ásia, e deviam ter características próximas do ponto de vista ecológico. De resto, *Hispanotherium* é conhecido já em porções orientais do arquipélago alpino, na Anatólia e Cáucaso (bem como no Paquistão, Mongólia e China), enquanto *Chilotherium*, género essencialmente asiático, está representado em Itália. *Begertherium*, *Coementodon* e *Beliajevina* são sinónimos de *Hispanotherium*.

Durante o breve intervalo que corresponde à divisão Vb, coexistiram na parte vestibular da bacia do Tejo seis espécies de rinocerontes, pertencentes a outros tantos géneros. Esta anomalia ecológica é facilmente explicável atendendo à posição geográfica onde confluíam duas vias de migração, uma proveniente do Nordeste, outra do Sudeste. Tal coexistência não podia perdurar; de facto, a partir dos níveis subsequentes, correspondentes ao Serravaliano, os três imigrantes que haviam passado pelo Maciço Bético desapareceram. A modificação do clima no sentido do acréscimo de humidade — correlativo da transgressão do Serravaliano — não poderia ser propícia a tais formas, mais ou menos perdidas neste extremo de continente e melhor adaptadas a climas mais secos. Na Península Ibérica apenas subsistiam no Serravaliano formas comuns na bacia da Aquitânia: *Aceratherium* cf. *tetradactylum*, *Dicerorhinus* (*Lartetotherium*) *sansaniensis* e *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorreensis*.

6) Enfim, o estudo dos rinocerontes miocénicos de Lisboa permitiu reconhecer uma nova via de migração, a via médio-mesogeiana. Será interessante rever, à luz desta interpretação, os problemas da situação e da origem de outros mamíferos miocénicos da Península Ibérica, tais como o cervídeo *Palaeoplatyceros hispanicus* e os Glirídeos dos géneros *Praearmantomys* (*P. ginsburgi* e *P. crusafonti*) e *Armantomys* (*A. aragonensis*).

---

#### ABSTRACT AND CONCLUDING REMARKS

This paper concerns the study of miocene rhinoceros from the region of Lisbon in Tagus basin. The main results are as follows:

1) Only two forms have been recognized in division I (local stratigraphic scale), lower Burdigalian in age: *Protaceratherium tagicus* (ROMAN) and *Diaceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL). The first one is the result of a local evolution from a stock of the earliest *Protaceratherium*. *D.* cf. *aurelianensis* is easily linked to an earlier representative well known in the French Aquitanian, *D. aginense*, which is derived from the stampian *D. lemanense*.

2) In later Burdigalian beds, IVb division, three forms have been identified, all of which are common in the french middle and upper Orléanian: *Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG), *Diaceratherium aurelianensis* (derived from the earlier *D.* cf. *aurelianensis*) and *Aceratherium platyodon* MERMIER.

3) In the upper Burdigalian Va, *P.* cf. *germanicus* still exists without any evolutionary changes; *Aceratherium lumiarensis* nov. sp. is clearly advanced when compared with its logical ancestor *A. platyodon* from IVb.

4) In Va a new taxon is also present: *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli* nov. sgen. nov. sp. This is new for Europe at genus level. These animals are so far unknown in contemporary localities in France, Germany, etc. and seem to be immigrants that might have reached Iberia through the Alpine arch (then a more or less continuous archipel from Zagros until Betic massif). Strong beasts, probably able to swim like their close extant relatives *Rhinoceros unicornis* and *Eurhinoceros sondaicus*, they certainly could swim across some narrow sea channels. It is noteworthy to stress that in Lisbon region *G. (I.) rexmanueli* substitutes *Diaceratherium aurelianensis*. This last species is substituted elsewhere in Europe, i. e. in France (sables de l'Orléanais and Garonne basin), by *Brachypotherium brachypus*.

It seems clear enough that both migrations are almost contemporaneous, but that these two immigrants (somewhat different in ecology and in origin) did not follow the same pathway. As *Gaindatherium* is more hypsodont and so probably better adapted to drier environments it may be assumed that it followed the southernmost one.

5) In the lower Langhian Vb, the number of rhinocerotid taxa is double of that of Va division: all three from the previous level were still in existence, but there were three new ones, including *Dicerorhinus sansaniensis* (LARTET), common in the Astaracian from France and Germany and probably arrived from the European platform. However the other ones, *Chilotherium ibericus* ANTUNES and *Hispanotherium matritensis* (LARTET in PRADO), are totally unknown in Europe except in Iberian peninsula. Both should have passed through a Mesogean pathway, an island arch across the Mediterranean. *Chilotherium* and *Hispanotherium*, which show (like *Gaindatherium*) a clear tendency towards hypsodonty, all used the same way for migration since they came from the same dispersal center in Asia and had rather close ecological characters. *Hispanotherium* is now known in eastern parts of the Alpine arch: Anatolia and Caucasus, while *Chilotherium* has been found in Italy. *Begertherium*, *Coementodon* and *Beliajevina* are considered as junior synonyms for *Hispanotherium*.

During the quite short time span corresponding to Vb division six rhinocerotid species, belonging to six genera, coexisted. This ecological anomaly may be easily explained by the geographical situation of lower Tagus basin, which represented the end and confluence of two migration pathways, one from the Northeast and another from the Southeast. Such coexistence of six different rhinocerotids could not last long; indeed in the following levels, Serravallian in age, all three migrants that came through the Betic massif vanished. Changes in climate towards an increase in humidity, related to the Serravallian transgression might have been unfavourable to such forms somewhat lost in this terminal part of the continent and better adapted to less humid environments. During Serravallian times only some forms (also common in the basin of Aquitany) survived in Iberia: *Aceratherium* cf. *tetradactylum*, *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* and *Aceratherium (Alicornops) simorreensis*.

6) In conclusion, the study of the Miocene Rhinocerotidae of Lisbon allowed us to recognize the middle Mesogean as a new and hitherto unexpected migration way for land mammals. Taking this into account it would be interesting to reexamine the place and origin of other Iberian Miocene mammals like the Cervid *Palaeoplatyceros hispanicus* or the Glirids *Praearmantomys (P. ginsburgi)* and *P. crusafonti* and *Armantomys (A. aragonensis)*.

## INTRODUCTION

Parmi les faunes de mammifères miocènes provenant des couches continentales intercalées dans la série essentiellement marine de la basse vallée du Tage, les Rhinocerotidés occupent une place importante. En effet, le nombre assez considérable d'échantillons récoltés, la variété des formes représentées, les renseignements qu'ils donnent tant du point de vue chronologique que paléogéographique en sont la preuve.

La présence de Rhinocerotidés fossiles a été reconnue depuis le siècle dernier d'après quelques pièces recueillies à Horta das Tripas — entre l'actuel Liceu Camões et l'Avenida Fontes Pereira de Melo —, et soumises par Carlos Ribeiro, Directeur de la «Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal» au jugement de Boule, Professeur au Muséum de Paris, et de Depéret, Professeur à Lyon (COTTER, 1903-1904). Plus tard, d'autres contributions ont été apportées en particulier par ROMAN (1907), ZBYSZEWSKI (1949), VIRET (*in* ANTUNES, VIRET et ZBYSZEWSKI, 1972), et ANTUNES (1972). Toutefois, aucune étude d'ensemble n'avait été entreprise.

Pendant longtemps l'étude des Rhinocerotidés a été considérée comme ingrate en raison de la monotonie de la morphologie dentaire et de l'importance des variations individuelles. Des études récentes (en particulier HEISSIG, 1969) ont montré que la variabilité à l'intérieur de l'espèce était moins importante qu'on ne le pensait, et donc que l'on pouvait se fier à plus de caractères anatomiques comme fil directeur dans les déterminations et dans l'établissement des phylogénies. Le moment est donc arrivé de présenter cette étude qui a été précédée par une note préliminaire (GINSBURG et ANTUNES, 1979). Nous suivrons, dans la description, l'ordre stratigraphique en considérant successivement les divisions I, IVb, Va et Vb établies par COTTER (1903-1904), dont l'âge a été discuté (ANTUNES *et al.*, 1973).

Il est avéré que les Rhinocerotidés ont une valeur stratigraphique certaine et permettent des corrélations à distance. Liés à des habitats assez stricts, leur répartition dans le temps et dans l'espace reflète les fluctuations

des conditions paléoécologiques et paléogéographiques qui peuvent, en particulier, être mises en évidence par des phénomènes de migration (ANTUNES, 1979). Ainsi, l'arrivée soudaine de plusieurs Rhinocerotidés à affinités nettement asiatiques jusqu'à présent inconnus dans des niveaux du même âge au Nord des Pyrénées ne peut pas être interprétée que par des différences de milieu. Au cours de cette étude, nous envisagerons ces différents points de vue qui donnent des aperçus nouveaux non seulement sur le Miocène de la région de Lisbonne mais d'une manière générale sur la portion la plus occidentale du continent eurasiatique.

## SYSTÉMATIQUE

### A — DIVISION I, ÉPISODE RÉGRESSIF R<sub>1</sub> (AGE: BURDIGALIEN INFÉRIEUR)

Genre *Protaceratherium* ABEL 1910

#### Remarques préliminaires

Abel a établi le genre *Protaceratherium* sur le *Rhinoceros minutus* de Cuvier. Le type de l'espèce, provenant du hameau de Saint-Laurent sur la commune de Moissac (Tarn), consiste en trois dents supérieures gauches (P<sup>1</sup>, M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>) figurées par CUVIER (1822, t. II, pl. 94), OSBORN (1900) et ABEL (1910). Cuvier figurait aussi, provenant de la même trouvaille, une portion de mandibule gauche, une incisive supérieure de petite taille et quelques ossements. Mais il y a aussi dans le matériel original, conservé au Muséum de Paris, une P<sup>2</sup> gauche et une P<sup>1</sup> droite qui proviennent manifestement du même sujet que les dents supérieures figurées. Il faut les adjoindre au matériel type. L'âge de ces pièces a été débattu. DE BONIS (1973), à l'aide d'arguments circonstanciés, les attribue à l'Aquitainien. Les dents sont très usées et il n'est pas aisé d'en dégager les caractères diagnostiques. OSBORN, en 1900, les assimila à celles de *Pleuroceros*, forme à deux cornes symétriques voisine des *Dicerathe-*

rium américains, et les nomma en conséquence *Diceratherium minutum*. Plus tard et indépendamment, HEISSIG (1972) et DE BONIS (1973) ont rejeté cette association et rapproché les dents de l'espèce de Cuvier à différentes pièces d'âge aquitain attribuées par Roman et Astre à *Ceratorhinus tagicus*. Ce sont (cf. DE BONIS, 1973) les pièces du petit Rhinocéros de Selles-sur-Cher, de Pechbonnieu (ASTRE, 1925) et surtout le squelette complet de Budenheim étudié par ROMAN en 1924.

Nous avons réexaminé le matériel type du *minutus* de Cuvier et confirmons le diagnostic de nos récents prédécesseurs. En effet, les prémolaires supérieures, P<sup>2</sup> et P<sup>4</sup>, du type de *minutus* montrent un cingulum lingual continu et, sur la P<sup>4</sup>, un renflement au niveau du crochet qui correspond, sur cette dent très usée, à la base de l'arc d'ivoire formé par la jonction du crochet et de la crista, exactement comme sur les pièces correspondantes de Budenheim et de Selles-sur-Cher. Les caractères des molaires (présence d'un crochet et parastyle aigu) ne sont pas distinctifs et se retrouvent tant sur les pièces de *Pleuroceros* que celles de Budenheim et Selles-sur-Cher. En définitive, nous attribuerons à *Protaceratherium minutum* non seulement les pièces de Budenheim et de Selles-sur-Cher, mais aussi le maxillaire d'Ulm figuré par ROMAN (1911, fig. 20), un palais subcomplet provenant de l'Aquitainien supérieur de la Chaux, dans le canton de Vaux en Suisse et un maxillaire de l'Aquitainien supérieur de Nicot dans le Tarn-et-Garonne. Les dents de Pechbonnieu et de Cintegabelle signalées par ASTRE (1925, 1933) dans les couches datées comme Stampien terminal par M. RICHARD (1948) mais qui sont peut-être un peu plus récentes, appartiennent à la même espèce. On doit y ajouter enfin un lot de pièces assez notables des faluns de la Touraine et de l'Anjou qui sont remaniées dans le falun helvétique mais proviennent de sables sous-jacents d'âge Burdigalien inférieur ou moyen. L'espèce atteint certainement le Burdigalien moyen, car les fouilles d'Artenay ont livré il y a quelques années un Mc III de petite taille, grêle et allongé qui correspond exactement à celui du squelette de Budenheim.

*Protaceratherium minutum* est bien un Acérathère. Ses nasaux fins, allongés, lisses et dépourvus de toute rugosité ou protubérance, ses prémolaires supérieures subcarrées et munies d'un fort cingulum lingual, ses extrémités allongées et étroites, l'absence d'un quatrième doigt et la forme subcarrée de son astragale l'attestent de manière évidente.

#### *Protaceratherium tagicum* (ROMAN 1907)

(Pl. I, fig. 1)

- 1907 *Rhinoceros (Ceratorhinus?) tagicus* nov. sp.; ROMAN, p. 42, pl. III, fig. 1.  
 1911 *Ceratorhinus tagicus* Roman; ROMAN, p. 70.  
 1949 *Ceratorhinus tagicus* Roman; ZBYSZEWSKI, p. 7.  
 1960 *Dicerorhinus tagicus* Roman; ANTUNES, p. 258, tableau. G  
 1969 *Dicerorhinus tagicus* (Roman); ANTUNES, quadro I.  
 1971 *Dicerorhinus tagicus* (Roman); ANTUNES, est. II.  
 1972 *Brachypodella tagica* (Roman); HEISSIG, p. 69-70.  
 1973 *Dicerorhinus tagicus* Roman; ANTUNES et al., p. 2313.  
 1979 *Prosantorhinus tagicus* (Roman); GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Les pièces types de l'espèce, provenant du gisement de Hortas das Tripas et étudiées par Roman, demeurent les seules connues dans le bassin de Lisbonne. Ce sont aussi les seules connues de l'espèce. En effet, toutes les pièces du reste de l'Europe attribuées par Roman à *tagicus* se sont avérées appartenir à une espèce voisine, *Protaceratherium minutum*. Le genre ne comprend que ces deux espèces.

Les caractères génériques, visibles sur les deux formes, sont, pour les prémolaires supérieures: contour occlusal subcarré de P<sup>2</sup> et P<sup>3</sup>, présence d'un cingulum lingual, protocône et hypocône reliés en général par un pont, présence d'une crista, jonction fréquente de cette crista et du crochet, prolifération de digitations multiples au niveau du crochet; sur P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>, le protocône est plus développé que l'hypocône. Sur les molaires supérieures: constriction linguales des deux tubercules internes de M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>, crochet fin et allongé sur M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>, plus court sur M<sup>3</sup>.

*P. tagicum* se distingue de *P. minutum* par sa plus petite taille générale, sa P<sup>4</sup> plus courte et l'effacement du cingulum lingual au niveau du protocône de P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>.

#### Rapports et différences

Roman avait, on l'a vu, attribué à *C. tagicus* le squelette de Budenheim, les pièces de Selles-sur-Cher et d'Ulm. Heissig a rétabli à ces pièces extra-ibériques leur statut taxonomique de *Protaceratherium minutum* mais place le *tagicus* dans son genre nouveau *Prosantorhinus* (= *Brachypodella*). Pour étayer sa détermination, il s'appuie sur la forme de la paroi externe des dents jugales, la présence d'un cingulum externe, la forme très acérée du parastyle des molaires, la constriction de l'hypocône (hypoconusfurche), la différence de largeur entre les prémolaires, la taille minimale des prémolaires par rapport aux molaires et la forte sculpture horizontale de l'émail. Ces caractères se trouveraient chez *Prosantorhinus germanicus* et sur l'espèce de Lisbonne. Les caractères qui séparent les deux formes (fort cingulum lingual, crêtes transversales parallèles ou faiblement convergentes, pont entre hypocône et protocône aux prémolaires de *tagicus* et taille plus petite) sont interprétées par Heissig comme primitifs et pouvant bien se trouver chez une forme ancestrale. Ce raisonnement se tient mais il est plus logique de rapprocher le *tagicus* de formes du même âge et présentant les mêmes caractéristiques. La plupart des traits cités par Heissig comme communs entre *P. germanicus* et *tagicus* se retrouvent aussi chez *Protaceratherium minutum*. Ce sont en particulier tous les signes trouvés sur les molaires, ainsi que la complication du dessin des prémolaires, et même les proportions entre la longueur des molaires et des prémolaires. De plus, *P. minutum* et les pièces de Lisbonne présentent en commun une crista aux prémolaires, élément qui n'existe pas chez les *Prosantorhinus*. Cette crista est une néoformation, un caractère apomorphe qu'il est difficile de voir apparaître dans deux lignées différentes pour disparaître dans l'une

au moment de l'extinction de l'autre lignée. A l'appui de cette manière de voir, nous signalerons que le Burdigalien supérieur de Baigneaux-en-Beauce nous a livré de très nombreux restes d'une forme de *Prosantorhinus* plus ancienne et plus petite que le *Prosantorhinus douvillei* de Beaugency, et que cette forme ne se présente sur aucun point comme intermédiaire entre le *tagicus* et les *Prosantorhinus* plus récents. Il n'y a en particulier jamais de trace même de crista sur les prémolaires supérieures pourtant nombreuses et souvent à l'état de germe. Nous rapporterons donc l'espèce de Lisbonne au genre *Protaceratherium*.

Le genre *Protaceratherium* apparaît avec *P. minutum* pour la première fois dans les gisements de Pechbonnieu et de Cintegabelle, qui ont été placés par M. Richard dans le Stampien terminal mais sont sans doute à rajeunir légèrement. Il se poursuit dans l'Aquitainien inférieur de Paulhiac, l'Aquitainien supérieur de Laugnac et le Burdigalien inférieur et moyen (Artenay). Les pièces du Burdigalien basal d'Horta das Tripas correspondent à une espèce voisine, ayant vraisemblablement évolué un peu différemment par endémisme. Il est cependant logique de l'enraciner, jusqu'à plus ample information, dans ou près des formes les plus anciennes de *Protaceratherium* d'Europe, c'est-à-dire celles de Cintegabelle et de Pechbonnieu.

Genre *Diaceratherium* DIETRICH 1931

#### Remarques préliminaires.

Longtemps l'espèce *aurelianensis* a été rangée sans réserve dans le genre *Brachypotherium*, et considérée comme l'ancêtre de l'espèce plus récente et plus progressive *B. brachypus*. La principale différence se trouve dans les molaires inférieures. Chez *aurelianensis*, la muraille externe des molaires et des deux dernières prémolaires ( $P_3$  et  $P_4$ ) présente un sillon subvertical profond entre les deux lophides, lesquels sont par ailleurs à peu près également développés, le postérieur (hypolophide) n'étant que légèrement plus long que l'antérieur (métalophide); de plus les deux branches de l'hypolophide sont sensiblement perpendiculaires. Au contraire, chez *B. brachypus*, le sillon externe des molaires et des deux dernières prémolaires inférieures est moins profond, plus ouvert, tandis que l'hypolophide des molaires est beaucoup plus long par rapport au métalophide et que ses deux branches sont beaucoup plus largement ouvertes; parfois même cet hypolophide présente la forme d'un simple croissant. De plus, chez *B. brachypus*, la hauteur de la muraille interne de  $P_3$ - $P_4$ - $M_1$ , entre le collet et le fond de la vallée postérieure, est beaucoup plus haute que chez *aurelianensis*. Or, si l'on suit les animaux selon un ordre stratigraphique, on constate que les caractères ci-dessus cités de *aurelianensis* (sillon externe très marqué sur les prémolaires postérieures et les molaires, hypolophide moins développé et en équerre sur les molaires, faible hauteur de la muraille interne des prémolaires et de

la première molaire) se retrouvent de manière inchangée non seulement sur les formes typiques du Burdigalien («*B.*» *aurelianensis* d'Artenay, de Neuville-aux-Bois et de Chilleurs-aux-Bois) mais aussi sur ses ancêtres directs, «*B.*» *aginensis* de l'Aquitainien et «*B.*» *lemanense* du Stampien. D'autre part, le sillon externe large et peu profond de  $P_3$  à  $M_3$ , l'hypolophide en arc de cercle des molaires et la hauteur de la muraille interne de  $P_3$  à  $M_1$  s'observe identiquement sur les pièces du Burdigalien supérieur de Baigneaux-en-Beauce, La Romieu, celles du Langhien de Pontlevoy-Thenay (fin de l'Orléanien) et celles plus récentes de l'Astaracien de Simorre et La Grive Saint-Alban.

On n'observe donc aucun intermédiaire morphologique entre les dents de type *aurelianensis* et les dents de type *brachypus*, alors que les gisements considérés s'étalent sur l'Oligocène supérieur et tout le Miocène inférieur et moyen. Si les deux espèces dérivait l'une de l'autre, on aurait donc un saut évolutif brutal entre le niveau d'Artenay et celui de Baigneaux-en-Beauce, saut évolutif ni amorcé ni suivi par une quelconque évolution. Un tel phénomène est extrêmement improbable, d'autant qu'entre les deux niveaux stratigraphiques considérés, aucun changement tant soit peu notable dans les conditions écologiques et climatiques n'est connu, pouvant provoquer un tel saut évolutif. Il apparaît donc, sur ces seules données, qu'il est plus logique de considérer les deux formes de *Brachypotherium* comme non reliées phylogénétiquement et de voir en *B. brachypus* un immigrant.

Ce point de vue vient de nous être confirmé par la coexistence, dans un gisement récemment découvert, des deux espèces: *aurelianensis* et *brachypus*. Ce gisement, découvert à l'occasion de l'ouverture du chantier de la ligne de l'Aérotrain à Chevilly au Nord d'Orléans (GINSBURG, 1980), a livré, au milieu d'une faune commune aux niveaux d'Artenay et de Baigneaux-en-Beauce, quelques éléments caractéristiques de la faune de Baigneaux, à savoir les migrants *Deinotherium cuvieri*, *Dorcatherium guntianum* et *D. crassum*, tandis que le migrant *Bunolistriodon lockharti* manque et que le castoridé *Steneofiber* est au stade d'évolution du niveau d'Artenay (*Steneofiber depereti depereti*). Le gisement de l'Aérotrain apparaît donc comme d'âge intermédiaire entre Artenay et Baigneaux, c'est-à-dire à l'époque où *Br. brachypus* relaie «*Br.*» *aurelianensis*. Or le gisement a livré quelques dents que l'on a pu déterminer avec certitude:  $P_3$ - $P_4$  en connexion et deux  $M_3$  isolées. Les deux premières pièces appartiennent sans conteste à *Br. brachypus* malgré quelques différences au niveau du paraconide. Par contre, les  $M_3$  sont presque superposables à certains échantillons de «*Br.*» *aurelianensis* d'Artenay et de Neuville-aux-Bois. Il est remarquable qu'aucune des pièces ne présentent une morphologie intermédiaire entre les deux espèces, mais se placent sans ambiguïté dans l'une ou l'autre. Les deux espèces coexistent donc. Force nous est donc de considérer le *B. brachypus* comme un immigrant appartenant à un rameau différent de celui qui a mené à *aurelianensis*. Ils correspondent donc à deux genres diffé-

rents. *B. brachypus* étant l'espèce-type de *Brachypotherium* ROGER 1904, c'est *aurelianensis* qu'il faut placer dans un autre genre. On pourrait penser à *Brachydiceratherium* créé par LAVOCAT en 1951 pour l'espèce *lemanense* qui appartient au même rameau mais DIETRICH a décrit en 1931, sous le nom de *Diceratherium tomerdingensis* n. gen. n. sp. un lot homogène de dents provenant d'une fente karstique de l'Aquitainien de la Souabe et appartenant manifestement au même genre que l'espèce *aurelianensis*. *Diceratherium* a donc priorité sur *Brachydiceratherium*.

*Diceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL 1866)

(Pl. I, fig. 2 à 4)

- 1907 *Rhinoceros (Teleoceras)* sp. ROMAN, p. 44, pl. III, fig. 2-3.  
 1949 *Brachypotherium (Teleoceras)* cf. *aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, pl. 13, pl. I, fig. 1 et 7.  
 1960 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, p. 258, tableau.  
 1969 *Brachypotherium aurelianense* (Nouel), ANTUNES, quadro I.  
 1979 *Brachydiceratherium* cf. *aurelianensis* (Nouel), GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Les rares pièces de la division I du Miocène de Lisbonne (une D<sup>3</sup> droite et une M<sup>2</sup> gauche incomplètes, ainsi qu'une M<sup>3</sup> droite, vierge, mutilée, non figurée précédemment) étudiées par Roman et Zbyszewski se rangent facilement près de *Diceratherium aurelianensis*. Ces pièces sont compatibles (vu le faible degré d'usure de la M<sup>2</sup> il est normal que la M<sup>3</sup>, qui perce après, soit encore vierge) et pourraient bien avoir appartenu à un même sujet. Seule remarque, la pauvreté du matériel ne nous a pas permis de bien distinguer nos pièces de l'espèce plus ancienne *Diceratherium aginense*, les différences spécifiques étant surtout inscrites sur les prémolaires (cf. REPELIN, 1917). Cependant la muraille externe plus plate de notre M<sup>2</sup> de Lisbonne semble être un caractère partagé avec *D. aurelianensis*. C'est pourquoi nous désignerons nos pièces sous le nom de *D. cf. aurelianensis*. La taille un peu plus faible que celle de *D. aurelianensis* typique correspond bien à ce qu'on peut attendre d'un intermédiaire entre la forme orléanaise et celle de l'Agenais.

**B — DIVISION IVb, ÉPISODE RÉGRESSIF R<sub>2</sub> (ÂGE: BURDIGALIEN MOYEN)**

Genre *Prosantorhinus* HEISSIG 1974

Le type de l'espèce est le *Dicerorhinus germanicus* Wang, que Heissig a séparé du genre *Dicerorhinus* GLOGER 1841, pour le placer dans un genre nouveau, *Brachypodella* HEISSIG 1972. Ce dernier nom étant préemployé pour un Gastéropode, Heissig l'a remplacé ultérieurement par *Prosantorhinus*. Appartiennent à cette espèce l'espèce type du Vindobonien supérieur (?) de Georgensmund (*P. germanicus*) et l'espèce du Langhien

(= Helvétien contemporain des dépôts des faluns de la Touraine = Orléanien supérieur) de Beaugency: *P. douvillei*. Comme on l'a vu, des pièces plus anciennes proviennent du «Burdigalien supérieur» de Baigneaux-en-Beauce.

*Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG 1929)

(Pl. II, fig. 1 à 3)

- Syn.: *pars* 1949 *Diceratherium* cf. *douvillei* Osborn, ZBYSZEWSKI, p. 24-25, pl. I, fig. 2; pl. II, fig. 14; pl. III, fig. 19.  
 1953 *Diceratherium* cfr. *douvillei*, in BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 12.  
 1979 *Prosantorhinus douvillei* (Osborn), GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Nous modifions aujourd'hui les déterminations faites par Zbyszewski et nous mêmes des pièces de Quinta da Noiva (une M<sup>2</sup> droite et hémimandibule droite avec D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub>) et de Quinta do Narigão (calcaneum gauche) rapportées à *douvillei*. Nous les avons notamment comparées avec le type de l'espèce et le matériel inédit et très riche provenant de Baigneaux-en-Beauce.

Genre *Diceratherium* DIETRICH 1931

*Diceratherium aurelianensis* (NOUEL 1866)

(Pl. II, fig. 4 à 8; Pl. III, fig. 1 à 10; fig. 1 à 6 du texte)

- Syn.: 1949 *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, p. 14 à 23; pl. I, fig. 6, 8, 10, 12; pl. I, fig. 5?; pl. I, fig. 4?; pl. III, fig. 16, 17 (Va?), 18, 20, 21, 23, 24?; pl. II, fig. 15; pl. IV; pl. V, fig. 31, 33, 34, 35.  
 1953 *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianensis*, BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 12.  
 1960 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, p. 258, tableau.  
 1969 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, quadro I.  
 1979 *Brachydiceratherium aurelianensis* (Nouel), GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

C'est de loin l'espèce la plus abondamment représentée au IVb tant par des restes dentaires qu'ostéologiques. Elle est bien caractérisée par sa taille excédant nettement celle de *Prosantorhinus* cf. *germanicus*, ses prémolaires supérieures (P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup>) très larges et à vallée interne d'orientation presque transversale, ses molaires inférieures à sillon externe accusé et ses métapodes courts et trapus.

Pour les dents supérieures nous disposons en particulier d'un palais de Quinta do Narigão montrant la série complète des dents jugales du côté gauche.

Ces dents sont simples. Sur les prémolaires supérieures (P<sup>2</sup> à P<sup>4</sup>) le crochet est plutôt faible, la vallée est très transversale par rapport à d'autres Rhinocerotidés, le cingulum interne à peine marqué ou inexistant; elles sont très allongées transversalement. Sur les molaires, fort volumineuses, brachyodontes, à vallée large et simple, le crochet et l'antécrochet sont bien développés et la muraille externe relativement aplatie. Il y a du ciment sur la muraille externe.



Les molaires inférieures sont bien moins nombreuses en collection mais caractéristiques; elles possèdent un fort sillon externe entre les deux lophides, et le lophide postérieur montre un profil occlusal bien arrondi.

La majorité de ces dents, en particulier les dents supérieures, sont de taille un peu moindre que celles du *Diaceratherium aurelianensis* des Sables de l'Orléanais (Chilleurs-aux-Bois, Neuville-aux-Bois, Artenay).

Le squelette post-crânien est représenté par quelques os longs et un nombre assez important d'os de la main et du pied. Un humérus gauche presque complet figuré par ZBYSZEWSKI (1949, pl. IV, fig. 8) montre la torsion caractéristique de la crête deltoïdienne, une tête articulaire proximale peu saillante, un épicondyle très large, et l'axe de l'articulation du coude (radio-humérale) incliné vers l'extérieur. Une extrémité distale de cubitus figurée par ZBYSZEWSKI (id., pl. V, fig. 31), correspond aussi par la taille et la forme à *D. aurelianensis*.

Trois scaphoïdes, de taille légèrement inférieure à ceux d'Artenay, semblent devoir être rapportés à la même espèce malgré quelques différences morphologiques. La surface d'articulation avec le trapèze peut manquer, et la surface supérieure pour l'articulation du radius est un peu échancrée à la partie postéro-interne; mais les proportions générales sont les mêmes, en particulier l'os est large et bas comme il est à attendre pour un animal à pieds courts. Ils sont même plus bas que le scaphoïde de *Diaceratherium aginense* de l'Aquitanien de Laugnac (DE BONIS, 1973, p. 129, fig. 27), ce qui va dans le sens de l'évolution admise pour les Brachyothères.

Le pyramidal est un os étroit et allongé antéro-postérieurement. Sa hauteur est plus faible que chez *Acera-therium*. La face antérieure est oblique, orientée antéro-extérieurement. La surface articulaire pour le cubitus en forme de large selle est allongée antéro-postérieurement et déborde amplement sur la face extérieure dont elle occupe environ la moitié, de sorte que la tubérosité externe est réduite en hauteur. La surface d'articulation pour l'unciforme est grossièrement triangulaire et très peu concave. Tous ces caractères se retrouvent sur les pyramidaux du *D. aurelianensis* d'Artenay.

Les métacarpiens II (fig. 1 du texte), III (fig. 2 et 3a, b du texte) et IV (fig. 4 et 5a, b, c du texte), sont courts et trapus. Les proportions, les surfaces articulaires et la force des tubérosités d'insertion des ligaments sur les faces antérieures et latérales sont identiques sur les métapodes correspondants d'Artenay.

L'astragale (fig. 6a, b du texte) est un os très bas et très étalé dans le sens latéral. La poulie articulaire supérieure pour le tibia est peu ensellée, les surfaces articulaires distales (pour le naviculaire et le cuboïde) sont bien allongées transversalement sur la face postérieure; la surface calcanéenne postérieure est en forme de S



Fig. 1 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc II gauche, vue de face. Vale Pequeno, Burdigalien IVb. N.° 55. Échelle,  $\times 2/3$

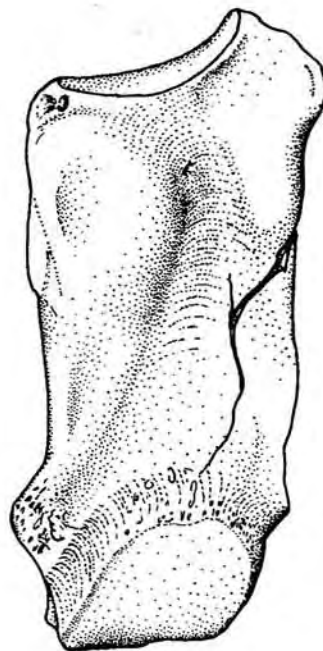


Fig. 2 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc III gauche, vue de face. Vale Pequeno, Burdigalien IVb. N.° 51. Échelle,  $\times 2/3$

(double courbe), concave à l'arrière et prolongée par une faible convexité antérieure exactement comme sur l'astragale de *D. aurelianensis* d'Artenay. De même, la surface calcanéenne interne est en forme d'ellipse très allongée transversalement. L'allongement transversal, le faible enlèvement de la surface proximale et les proportions des surfaces articulaires avec le calcanéum sont les mêmes que sur le *D. aurelianensis* d'Artenay, le *B. brachypus* de Baigneaux et des niveaux supérieurs (Pontlevoy, Simorre, La Grive). Par contre, l'astragale du *Diaceratherium* plus ancien de Laugnac est nettement différent par la persistance de caractères moins évolués (allongement trans-

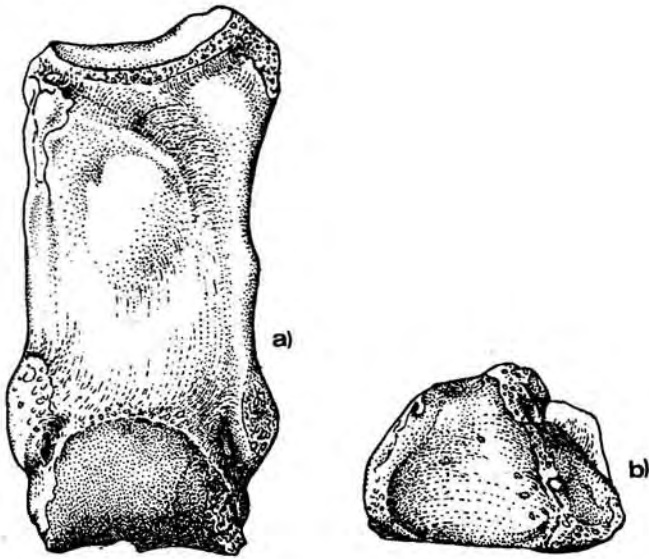


Fig. 3 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc III gauche. vues de face (a) et supérieure (b). Quinta do Narigão, Burdigalien IVb. N.º 52. Échelle.  $\times 2/3$



Fig. 4 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc IV droit, vue de face. Vale Pequeno. N.º 48. Échelle.  $\times 2/3$

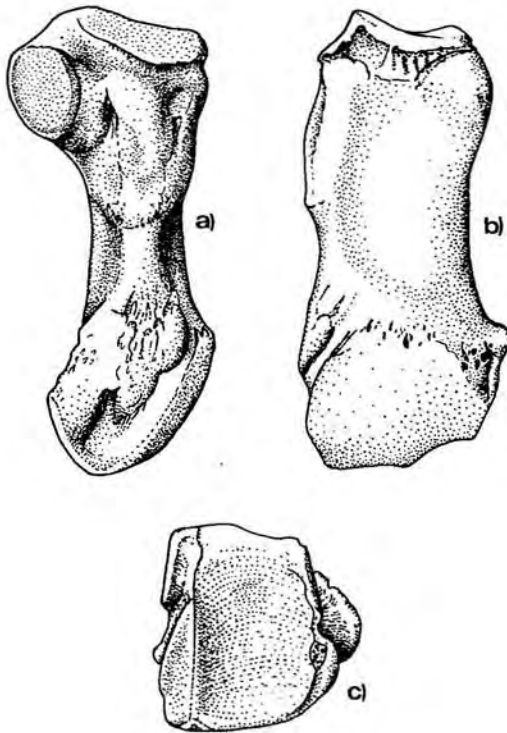


Fig. 5 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc IV gauche, vues médiale (a), de face (b) et supérieure (c). Quinta do Trindade, Pote d'Água, Burdigalien IVb. N.º 49. Échelle.  $\times 2/3$

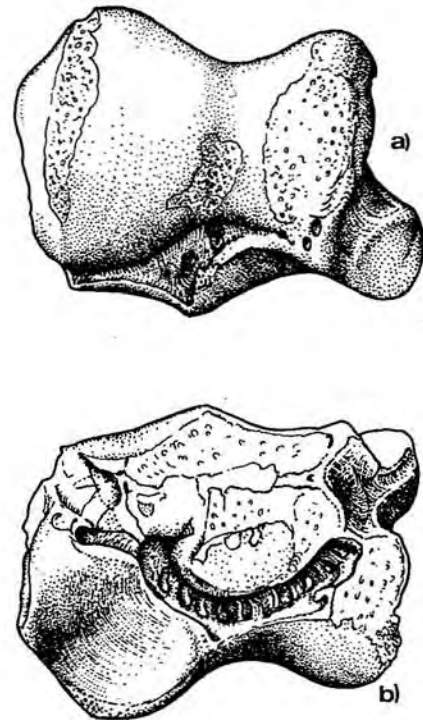


Fig. 6 — *Diaceratherium aurelianensis*: astragale droit, vues antérieure (a) et postérieure (b). Quinta da Noiva, Burdigalien IVb. Échelle.  $\times 2/3$

versal moindre, enlèvement de la poulie proximale plus accusé et surfaces articulaires calcanéennes plus rondes).

Les métatarsiens représentés dans nos collections (Mt II et Mt IV) ont, comme les métacarpiens, les mêmes proportions et caractéristiques que leurs homologues du *D. aurelianensis* d'Artenay. Les surfaces articulaires proximales latérales et distales ont la même forme, et les surfaces d'insertion ligamentaires sont aussi développées.

Au point de vue dimensionnel, il est à remarquer que la quasi totalité du matériel, tant dentaire qu'ostéologique, est d'une taille légèrement inférieure au matériel correspondant de *D. aurelianensis* d'Artenay et de Neuville-aux-Bois. Quelques pièces cependant (deux M<sup>2</sup> supérieures, quelques molaires inférieures et un Mc III) atteignent la taille des pièces d'Artenay. Il s'agit bien de la même espèce.

*Aceratherium platyodon* MERMIER 1895

(Pl. III, fig. 11 à 13; pl. IV, fig. 1; fig. 7 du texte)

- Syn.: pars 1949 *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, p. 17, pl. II, fig. 13.  
 1969 *Aceratherium platyodon* Mermier, ANTUNES, quadro 1.  
 1979 *Aceratherium platyodon* Mermier, GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Dans le même niveau IVb, cette forme est beaucoup plus pauvrement représentée que l'espèce précédemment décrite, *Diaceratherium aurelianensis*. Les matériaux accumulés jusqu'à la publication du mémoire de ZBYSZEWSKI (1949) ne renfermaient aucune pièce pouvant être rapportée avec certitude à un *Aceratherium*. Depuis, parmi les nouvelles récoltes, quelques pièces caractéristiques attestent la présence de ce genre.

Il faut considérer d'abord une P<sup>3</sup> gauche complète de Quinta do Narigão et un germe de P<sup>3</sup> gauche, dépourvu de son ectolophe, de Quinta da Carrapata. Sur ces deux pièces le bourrelet interne est fort, les deux lophes internes sont très obliques et la crista rejoint le crochet, même sur la dent très fraîche.

La denture mandibulaire est représentée par une série P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub> gauche usée, de Vale Pequeno, ainsi que par un fragment de mandibule de Quinta do Narigão portant la série P<sub>2</sub>-P<sub>4</sub> et montrant les alvéoles de P<sub>1</sub> et d'une incisive. Enfin, une P<sub>4</sub> droite isolée de Quinta da Noiva rapportée par ZBYSZEWSKI (loc. cit.) à *Diaceratherium aurelianensis* (pl. II, fig. 13).

L'incisive, comme on peut juger par son alvéole, était très grosse.

La P<sub>1</sub> était courte et uniradiculée. Les autres prémolaires (P<sub>2</sub> à P<sub>4</sub>) sont hautes et munies d'un cingulum externe assez lâche mais net. P<sub>2</sub> est très étroite, les lophides de P<sub>2</sub> sont anguleux ainsi que les lophides antérieurs de P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>. Tous ces caractères se retrouvent sur le type d'*Aceratherium platyodon*.

Les molaires sont plus épaisses, leur protolophide est plus long et le cingulum labial est réduit mais toujours présent.

Les os sont également caractéristiques. Un pyramidal gauche de Quinta da Carrapata ne saurait être confondu avec celui de *D. aurelianensis*; il est beaucoup plus haut, plus court antéro-postérieurement, la face antérieure est plus développée et orientée moins obliquement, tandis que la surface articulaire avec le cubitus descend relativement moins bas du côté externe, la tubérosité antéro-externe étant beaucoup plus développée. Enfin, la surface articulaire distale (avec l'unciforme) est creusée en forme de gouttière profonde à axe transversal. Tous ces caractères se retrouvent sur le pyramidal d'*Aceratherium paulhiacensis* de l'Aquitainien (DE BONIS, 1973, p. 141, fig. 36-3), ainsi que sur celui de l'*Aceratherium tetractylum* de Sansan.

Trois astragales (un droit et un gauche de Quinta da Carrapata, un droit de Quinta de Santa Luzia — fig. 7a, b du texte) par leur profil antérieur subcarré, le

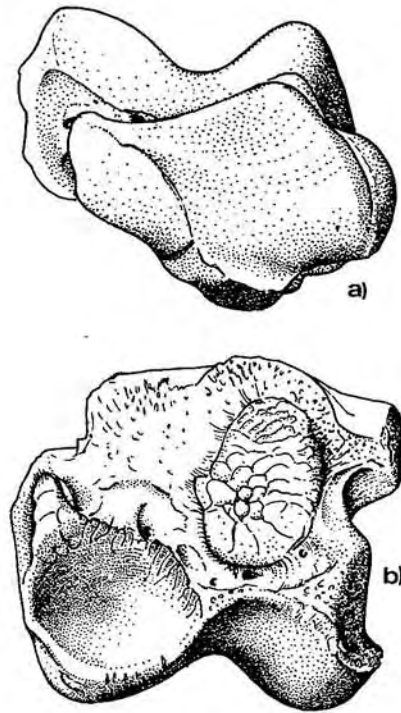


Fig. 7 — *Aceratherium platyodon*: astragale droit, vues distale (a) et plantaire (b). Areeiro de Santa Luzia, au N de Quinta do Narigão; Burdigalien IVb. N.º 11. Échelle. × 2/3

fort enlèvement de la poulie articulaire et le développement antéro-postérieur de la surface d'articulation pour le naviculaire appartiennent sans conteste au genre *Aceratherium*. Sur la face plantaire, la surface d'articulation postérieure avec le calcanéum est un peu plus creuse et plus étalée transversalement que chez les *Brachypothères* tandis que la surface calcanéenne interne est au contraire plus ramassée et de forme presque ronde.

Un seul métatarsien nous est parvenu. C'est un Mt II gauche provenant de Quinta da Carrapata. Cet os est grêle et très allongé, la surface d'articulation proximale (avec le mésocunéiforme) est étroite, triangulaire et en forme de gouttière à axe dorso-plantaire. Sur la face externe l'articulation avec l'ectocunéiforme est assurée par deux surfaces articulaires arrondies situées proximale-ment, l'une en avant et l'autre à l'arrière; la partie distale de ces deux surfaces s'articule avec le Mt III. Les proportions sont aussi les mêmes que chez *Aceratherium paulhiacensis* et *Aceratherium tetractylum*.

C — DIVISION Va<sub>2</sub>, ÉPISODE RÉGRESSIF R<sub>3</sub>  
(AGE: BURDIGALIEN SUPÉRIEUR)

Genre *Prosantorhinus* HEISSIG 1974

*Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG 1929)

(Pl. IV, fig. 2-3)

Syn.: 1949 *Diceratherium* cf. *douvillei* Osborn, ZBYSZEWSKI, pl. I, fig. 3.

1979 *Prosantorhinus douvillei* Osborn, GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

L'espèce est représentée par deux spécimens des sables manganésifères de Quinta des Pedreiras. Une P<sup>3</sup>

supérieure gauche, figurée par ZBYSZEWSKI (1949, pl. I fig. 3) est beaucoup plus large que sur la pièce type de *P. douvillei* et s'accorde avec les pièces inédites de *P. germanicus* de Baigneaux-en-Beauce. La pièce provient de Quinta des Pedreiras où sont représentés les deux niveaux IVb et Va. ZBYSZEWSKI a placé cette dent dans le IVb, ainsi d'ailleurs qu'un certain nombre d'autres pièces. Mais sa patine noirâtre très caractéristique indique de manière incontestable qu'elle provient du niveau manganésifère. Ce niveau, appartenant à la division Va, a livré d'ailleurs la presque totalité des vertébrés fossiles à ce gisement. Une P<sup>4</sup> gauche à médianus bien transversal et à cingulum très faible doit appartenir à la même espèce.

Genre *Aceratherium* KAUP 1832

*Aceratherium lumiarense* nov. sp.

(Pl. IV, fig. 4; pl. V, fig. 1-7; fig. 8-11 du texte)

Syn.: 1969 *Aceratherium platyodon* Mermier, ANTUNES, quadro I.  
1979 *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon*, GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

**Diagnosis:** espèce voisine mais plus évoluée et légèrement plus grande que *Aceratherium platyodon*, avec prémolaires supérieures plus molarisées: P<sup>3-4</sup> à bord lingual moins arrondi, hypocône plus développé transversalement, devenu presque aussi allongé que le protocône; molaires à crochet plus développé et apparition d'un renforcement cingulaire à l'arrière de M<sup>3</sup>.

**Holotypus:** maxillaire droit avec P<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> (n.° 86). Pl. IV, fig. 4.

**Locus typicus:** sablière de Quinta des Pedreiras, près de Lumiar, à Lisbonne.

**Stratum typicum:** sables Va<sub>2</sub> du Néogène lisbonnais.

**Derivatio nominis:** Lumiar, ancien village compris aujourd'hui dans la ville de Lisbonne et sur le territoire duquel se trouvait la sablière de Quinta das Pedreiras.

La très belle série supérieure avec toutes les dents jugales dont nous faisons le type de l'espèce, une série P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup> en connexion, quelques prémolaires isolées, ainsi que deux pyramidaux et un Mc II droit sont attribuables sans aucune restriction au genre *Aceratherium*. Elles proviennent toutes de Quinta das Pedreiras, à l'exception d'une P<sup>2</sup> droite de Quinta do Pombeiro.

La P<sup>1</sup> est petite, allongée et triangulaire; la P<sup>2</sup> est de profil occlusal subcarré; P<sup>3</sup> et surtout P<sup>4</sup> sont plus larges. Sur P<sup>2</sup>, P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> existent un fort bourrelet interne, une vallée médiane très oblique, tandis que la crista et le crochet tendent à se réunir. Les molaires supérieures sont simples et volumineuses, à vallées assez larges, sur M<sup>3</sup> en particulier, et le crochet est plutôt faible.

Une hémimandibule gauche avec P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> assez usées a été rapportée à *Aceratherium* en raison de l'importance de ses prémolaires (longueur P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> égale à M<sub>1</sub>-M<sub>2</sub>), et de restes du bourrelet labial sur P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> et M<sub>1</sub>. Ce bourrelet est réduit à des stries verticales sur la face labiale du lophide antérieur.

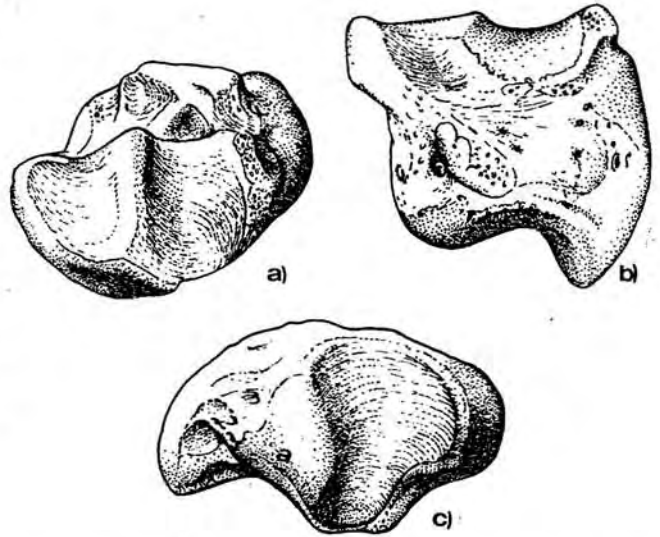


Fig. 8 — *Aceratherium lumiarense*: scaphoïde gauche, faces inférieure (a), postérieure (b) et supérieure (c). Quinta da Barbacena, Chelas, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 70. Échelle. × 2/3

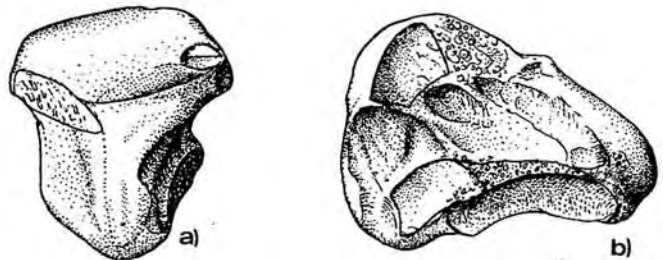


Fig. 9 — *Aceratherium lumiarense*: semilunaire droit, faces antérieure (a) et médiale (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 75. Échelle. × 2/3

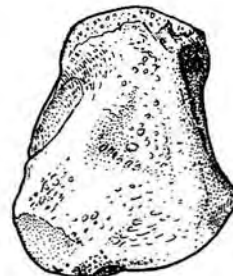


Fig. 10 — *Aceratherium lumiarense*: pyramidal droit, face antérieure. Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 78. Échelle. × 2/3

Une P<sub>3</sub> inférieure isolée, à l'état de germe, montre les mêmes caractéristiques que son homologue du niveau IVb mais le bourrelet labial est un peu plus faible et la taille légèrement plus grande.

Nous possédons deux scaphoïdes, un complet (fig. 8a, b, c du texte) et l'autre subcomplet. Ils sont beaucoup plus hauts, plus courts et plus étroits que chez *Diaceratherium* et *Brachypotherium*. Ils ressemblent bien davantage à celui d'*Aceratherium paulhiacensis* figuré par DE BONIS (1973, p. 141, fig. 36-1), qui est cependant encore plus élevé. La pointe de la tubérosité proximo-

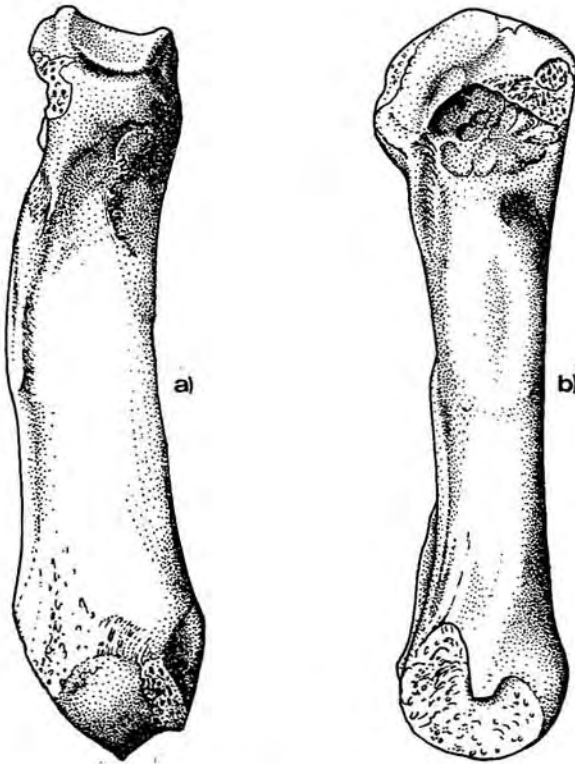


Fig. 11 — *Aceratherium lumiarense*: Mc II droit, vues de face (a) et latérale externe (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 74. Échelle,  $\times 2/3$

interne est forte comme chez ce dernier et à l'encontre de *Diaceratherium*. Les deux exemplaires ont une tubérosité postérieure assez différente; nous n'avons pas assez d'éléments de comparaison pour juger de la valeur systématique de ce caractère.

Un semi-lunaire droit (fig. 9a, b du texte) de Quinta das Pedreiras, par sa taille et la forme de son articulation avec le magnum décrit ci-dessous, semble pouvoir appartenir à la même espèce.

Deux pyramidaux (un gauche et un droit — fig. 10 du texte) sont presque semblables à celui décrit du même genre dans le IVb. Le corps de l'os est très élevé, la surface articulaire proximale assez courte dans le sens antéro-postérieur, la surface articulaire distale en forme de gouttière profonde allongée transversalement, tandis que la tubérosité distalo-externe, bien développée, est importante et dessine grossièrement une forme de pyramide.

Il semble que l'on puisse rapporter à la même espèce un magnum droit qui s'articule parfaitement avec le Mc II ci-dessous décrit; il est aussi voisin du point de vue morphologique de celui d'*Aceratherium paulhiacensis* figuré par DE BONIS (1973, p. 142, fig. 37-4). La face antérieure, en particulier, est haute, et la surface pour le semilunaire bombée et non creusée en gouttière. La face articulaire pour le Mc III est large en arrière comme en avant, ainsi qu'il convient à une tête proximale de Mc III assez large en arrière (voir fig. 38-le, p. 143 in DE BONIS). Le magnum de *Diaceratherium* est bien différent avec en particulier une face antérieure beaucoup moins haute (cf. REPELIN, 1917, pl. XIII, fig. 2).

Le Mc II (fig. 11 du texte) est un os grêle et très allongé, fortement dissymétrique (il devait s'écarter assez nettement de Mc III, comme l'indique la nette torsion vers l'intérieur de la moitié distale de la diaphyse), la surface articulaire proximale pour le trapézoïde est étroite, légèrement excavée dans le sens latéral et fortement bombée dans le sens antéro-postérieur. La surface articulaire avec le magnum est en forme de large croissant.

Deux ectocunéiformes assez allongés dans le sens dorso-plantaire sont attribuables à *Aceratherium*. Un astragale et un metatarsien III rapportés à la même espèce seront considérés à propos des rhinocerotidés du Langhien Vb.

### Rapports et différences

Les pièces d'*Aceratherium* du Va de Lisbonne constituent un ensemble homogène qui se distingue nettement des formes plus anciennes du Burdigalien inférieur ou Orléanien inférieur et plus récentes de l'Astaracien. Comme nous l'avons indiqué dans la diagnose, *Ac. platyodon* est plus primitif: les prémolaires P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> ont chez ce dernier un contour lingual bien arrondi et l'hypocône est nettement plus petit que le protocône, tandis que le parastyle est moins individualisé sur la face labiale; alors que sur *Ac. lumiarense*, le contour de ces prémolaires est plus rectangulaire et l'hypocône est plus développé. De même sur les molaires d'*Ac. lumiarense* apparaît un crochet qui n'existe pas sur *Ac. platyodon*, et la M<sup>3</sup> voit le développement d'un cingulum postérieur qui donne à cette dent un contour occlusal moins triangulaire. Autre différence: sur les dernières prémolaires, la crista et le crochet, qui se rejoignaient sur *Ac. platyodon*, ne se rejoignent plus sur *Ac. lumiarense*. Enfin *Ac. platyodon* est un peu plus petit.

Par contre *Ac. fahlbuschi* est plus évolué. Les prémolaires supérieures de cette espèce sont plus molarisées, avec un hypocône aussi développé transversalement que le protocône, donnant un contour occlusal presque carré (cf. HEISSIG, 1972, pl.3); sur les mêmes prémolaires, le pont qui reliait, vers l'extrémité linguale de la vallée centrale, le protocône à l'hypocône chez *Ac. platyodon* et *Ac. lumiarense* a ici disparu, comme d'ailleurs chez *Ac. tetractylum*.

Les comparaisons avec *Ac. mirallesi* sont difficiles car cette forme est très pauvrement représentée; les dents supérieures en particulier sont inconnues, et les dents jugales inférieures, autant qu'on puisse juger par les figures, ne se distinguent morphologiquement d'aucune de celles des autres espèces d'*Aceratherium*. Mais il s'agit certainement d'une forme différente de celle du Va de Lisbonne car les métapodes ont des proportions bien différentes; le Mt III d'*Ac. mirallesi* (cf. CRUSAFONT *et al.*, 1955, fig. 37 et pl. IV, fig. 3), le seul métapode qu'on puisse comparer directement, est beaucoup plus trapu et court que sur l'animal de Lisbonne.

Enfin, *Ac. tetradactylum* montre sur  $P^{3-4}$  un hypocône aussi important que le protocône, un contour interne beaucoup plus carré, tandis que, tant sur les dernières prémolaires que sur les molaires, la crista et le crochet se rejoignent.

En conséquence, l'*Aceratherium* du Va de Lisbonne est une espèce nettement caractérisée. Au point de vue du niveau évolutif, elle se place entre *Ac. platyodon*, plus ancien et plus primitif (avec  $P^{3-4}$  à contour interne plus rond et hypocône encore faible) et *Ac. fahlbuschi*, plus récent et plus évolué (avec  $P^{3-4}$  plus carrées, à hypocône aussi développé que le protocône). *Ac. tetradactylum* semble appartenir à un autre rameau du même genre.

Une forme d'âge sensiblement identique, l'*Aceratherium* de La Romieu (cf. VIRET et ROMAN, 1934, pl. VIII et pl. IX, fig. 1-7) semble bien appartenir à la même espèce: on note en effet les mêmes différences qu'avec *Ac. platyodon*: sur les prémolaires  $P^{2-3-4}$  de La Romieu le contour interne est presque carré, l'hypocône est bien développé, la crista ne rejoint pas le crochet et le parastyle est plus individualisé; sur les molaires supérieures un crochet est bien développé ainsi qu'un cingulum postérieur sur  $M^3$ . Cette forme ne peut être assimilée à *Ac. fahlbuschi* car les prémolaires supérieures sont trop larges transversalement, l'hypocône est encore trop court par rapport au protocône et ces deux tubercules sont encore joints par un pont très net, comme sur la forme de Lisbonne.

Genre *Gaindatherium* COLBERT 1934

Sous-genre *Iberotherium* nov.

*Diagnosis* du sous-genre: celle de l'espèce.

*Derivatio nominis*: de Iberia, ancien nom de la Péninsule Ibérique.

*Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli* nov. sp.

(Pl. VI, fig. 1-12; pl. VII, fig. 1-9; pl. VIII, fig. 1; fig. 12-20 du texte)

Syn: 1949 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, pl. I, fig. 9 et 11, pl. III, fig. 17.

1972 *Hispanotherium* (une forme un peu différente de *Hispanotherium matritense* Prado), ANTUNES, p. 18.

1972 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, pl. II, fig. 7.

(pars) 1973 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES et al., p. 2315.

1979 *Gaindatherium* nov. sp., GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

*Holotypus*: fragment de maxillaire droit avec  $P^1$ - $P^2$ - $P^3$  (n.° 112).

*Locus typicus*: Quinta das Pedreiras, Lumiar, banlieue Nord de Lisbonne, Portugal. Coordonnées d'après quadricule principale kilométrique UTM, fuseau 29, ellipsoïde international, datum européen: 29S MC 868911 Carta Militar de Portugal 1:25 000, feuille 417 — Loures.

*Stratum typicum*: sables grossiers jaunâtres ou noirâtres, manganésifères (à pyrolusite) fluviatiles; couche 7 de la coupe décrite par ZBYSZEWSKI, 1949, p. 10; formation,

«Argilas, Areias com *Ostrea crassissima* e molassos calcários com *Placuna miocenica*» (division Va<sub>2</sub>, Helvétien inférieur selon les cartes géologiques et d'après la classification stratigraphique de J. C. BERKELEY COTTER).

*Aetas*: Burdigalien supérieur (avant apparition des *Orbulina*). Orléanien supérieur d'après la classification biostratigraphique continentale (Round Table, Madrid, 1976).

*Derivatio nominis*: En honneur de Dom Manuel I (né en 1469, roi du Portugal et des Algarves de 1495 à 1521) qui fut le premier à notre connaissance à avoir eu un Rhinocéros indien en Europe, expédié comme un cadeau par Modofar, sultan de Cambaye et Gujarat. La nouvelle fit sensation et a été communiquée ailleurs en Europe, notamment par une lettre datée Mai 1515 adressée par Valentim Fernandes à son frère, commerçant à Nuremberg (où habitait Albrecht Dürer). Cet animal servit aux divertissements de la cour et dut assez attirer l'attention pour qu'il fut dessiné par des artistes. Une esquisse (envoyée peut-être par Valentim Fernandes) en parvint à Dürer, qui s'en servit pour composer sa célèbre gravure, sans avoir vu la bête. Cette dernière eut un destin tragique; offerte au Pape Léon X, elle s'est noyée lors du naufrage du navire qui la transportait en Italie, en 1516.

*Diagnosis*: Rhinocerotidé d'assez grande taille, à légère tendance hypsodonte; dents jugales supérieures à muraille externe assez plate; prémolaires supérieures dépourvues de cingulum lingual et munies d'un parastyle très important, mince, aigu, allongé, bien séparé du paracône;  $P^2$ ,  $P^3$  (et peut-être  $P^4$ ) à vallée transversale tendant à se refermer lingualemment par convergence du protolophe et de l'hypolophe; crochet important sur les dents jugales, divisé en plusieurs digitations de  $P^2$  à  $M^1$  et peut-être  $M^2$ ; sur la face labiale de  $P^2$  à  $P^4$  nervure importante au niveau du paracône et du métacône;  $M^1$  et  $M^2$  à parastyle aigu et allongé; molaires supérieures à antécrochet large à la base et disparaissant au sommet;  $M^1$  à crochet important formé de plusieurs digitations;  $M^2$  à crochet plus simple, plus étroit et plus allongé;  $M^3$  à profil occlusal subtriangulaire; dents jugales inférieures assez massives sans cingulum labial, à sillon externe très prononcé, à profil occlusal assez anguleux; absence de  $P_1$ ;  $P_3$  et  $P_4$  (et sans doute aussi  $P_2$ ) à paralophide réduit; par rapport à la longueur de la série des molaires, la longueur de la série des prémolaires est nettement moindre que chez *Aceratherium*; importante présence de ciment dans les médianes des dents supérieures ainsi qu'aux molaires inférieures. Métapodes courts et larges.

## Description

L'incisive supérieure n'est représentée que par un exemplaire unique dont l'appartenance à cette forme paraît logique en raison de sa taille jointe à l'abondance dans le même gisement de Quinta das Pedreiras d'autres pièces lui appartenant. C'est une dent assez petite dont la couronne déborde largement en avant la racine.

La P<sup>1</sup> est allongée, triangulaire, à parastyle très fort; le protocône est bien développé et relié à l'hypocône; un petit crochet est individualisé, et la postfossette bien développée.

P<sup>2</sup> est subcarrée avec un fort prolongement du parastyle en avant, l'hypocône et le protocône sont sensiblement de même taille (voir en particulier en vue linguale), et reliés lingualement l'un à l'autre. Le crochet est divisé en quatre petites digitations, tous les medisinus sont remplis par du ciment ainsi qu'une partie de la postfossette et la base de la face labiale.

P<sup>3</sup> est plus large que P<sup>2</sup>; en vue linguale le protocône est plus important que l'hypocône. Les autres caractéristiques sont analogues à celles de P<sup>2</sup>: importance du parastyle, nervurations de la face labiale au niveau du paracône et du métacône, digitations du crochet, présence du ciment aux mêmes endroits.

La P<sup>4</sup> n'est représentée que par un seul exemplaire très usé. Elle est encore plus large que la P<sup>3</sup>; en vue linguale le protocône est nettement plus important que l'hypocône; sur la face labiale, on distingue bien la base des nervures qui marquent l'emplacement du paracône et du métacône. Le ciment existe sur la face labiale ainsi que sur la face linguale entre l'hypocône et le protocône.

La M<sup>1</sup> est une dent plus longue que large. Le parastyle est moins important que sur les prémolaires mais cependant encore bien individualisé, aigu, aminci et prolongé en avant. Le bord postérieur de la face labiale est courbe. Le crochet est formé de deux parties: a) en arrière une petite digitation partant de la base de l'hypolophe et qui est un vrai crochet; b) un peu plus en avant une autre digitation plus forte, dédoublée à son extrémité et qui part nettement de l'ectolophe; par ce caractère il semble qu'il s'agisse d'une crista. Sur les dents usées le petit crochet postérieur s'efface avant le crochet antérieur. Le ciment remplit largement, comme sur les prémolaires, le medisinus, la postfossette et la base de la face labiale.

La M<sup>2</sup> a des proportions peu différentes de la M<sup>1</sup>. Le parastyle est aussi important et, vu en face labiale, le bord postérieur de la face externe est rectiligne. Le crochet forme une longue et large apophyse à axe longitudinal. Le ciment semble avoir été déposé aux mêmes emplacements que sur M<sup>1</sup>. Malheureusement tous nos échantillons provenant de récoltes anciennes ont été trop dégagés et il n'en reste plus que quelques traces au fond des dépressions.

La M<sup>3</sup> est une dent triangulaire. Quoique plus faiblement individualisé que sur les autres dents jugales, le parastyle reste assez aigu et aminci. Le medisinus est très large, l'antécrochet individualisé vers la base et le crochet vers le sommet; sur une dent assez usée, il a même entièrement disparu. Le ciment occupait au moins une partie du medisinus.

Les trois dernières dents lactéales supérieures nous sont connues, surtout grâce à une très belle portion de maxillaire de Quinta das Pedreiras portant D<sup>2</sup>, D<sup>3</sup>, D<sup>4</sup>, M<sup>1</sup> et le germe dégagé de P<sup>3</sup>. D<sup>2</sup> et D<sup>3</sup>, pour des dents de lait, étonnent par leur largeur et leur profil occlusal subcarré.

Comme sur les prémolaires définitives le parastyle est très individualisé. Le paracône est très fort sur au moins D<sup>2</sup> et D<sup>4</sup> où il détermine un fort relief sur la face labiale; sur la même face, la nervure correspondant au métacône est plus faiblement marquée.

D<sup>2</sup> est subcarrée.

D<sup>3</sup> est plus allongée, le paracône et le métacône ont la même importance, le crochet est fort, allongé, et présente un début de digitation; il existe aussi une petite crista.

La D<sup>4</sup> présente les mêmes caractéristiques mais est beaucoup plus allongée. Du ciment est visible dans les vallées et sur la face labiale de D<sup>3</sup> et D<sup>4</sup>.

Les dents jugales inférieures sont simples, à tendance hypsodonte, dépourvues de bourrelet, régulièrement croissantes en taille de P<sub>2</sub> à M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub> étant plus longue mais plus étroite que M<sub>2</sub>. Le sillon externe est profond, plus vertical sur les dents antérieures que sur les dents postérieures. Il n'y a pas de cingulum labial.

Un fragment d'hémimandibule droite (n.° 103; pl. VII, fig. 5a, b, c) porte les deux premières dents jugales et la barre antérieure. En avant de cette barre l'alvéole pour une incisive est trop petite pour correspondre à une dent définitive. Par ailleurs, les deux dents conservées ont une morphologie très particulière et une radiographie nous a montré que les deux racines de la plus grosse sont très écartées et amincies en profondeur, laissant nettement entre elles l'espace pour un germe dentaire. La réunion de tous ces caractères nous a convaincus qu'il s'agissait de dents lactéales. La D<sub>1</sub> est allongée, la face externe est fortement bombée, le protoconide culmine au centre de la dent; en avant un repli correspond à un paraconide réduit; légèrement en arrière du protoconide se trouve un petit métaconide tandis qu'une longue crête descend vers l'arrière jusqu'à un léger épaississement qui correspond à l'hypoconide. La D<sub>2</sub> est allongée et en forme de W. le paraconide est bifide, le protoconide plus ou moins central, et le métaconide légèrement décalé vers l'arrière par rapport à ces derniers; le talonide est formé par un croissant externe dont l'épaississement maximal correspond à l'hypoconide et qui s'incurve jusqu'à l'angle postéro-lingual de la dent, où il forme un pointement réduit correspondant à l'entoconide.

Les os des membres sont courts et trapus, et de ce fait offrent des ressemblances certaines avec *Diaceratherium*, *Brachypotherium* et *Chilotherium*. Cependant l'absence de restes dentaires caractérisés de *Brachypotherium* jointe à la fréquence du *Gaiotherium* dans les mêmes gisements (essentiellement Quinta das Pedreiras), nous ont poussés à faire le rapprochement avec ce dernier genre. L'examen détaillé de ce matériel osseux confirme sa séparation d'avec les *Brachypotheres*.

Le membre antérieur est seulement représenté par quelques carpiens et par deux métapodes, un Mc II droit et un Mc IV gauche de jeune.

Trois exemplaires incomplets représentent le scaphoïde (fig. 12a, b du texte). Bien qu'il manque toute la partie interne, on peut voir qu'il s'agit d'un os bas et allongé transversalement, à proportions beaucoup plus proches de *Diaceratherium* que d'*Aceratherium*.

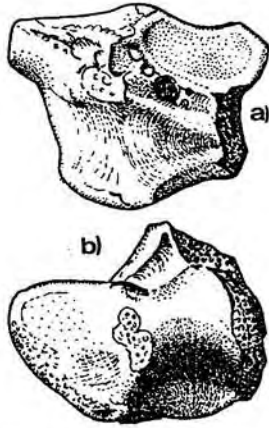


Fig. 12 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: scaphoïde gauche incomplet, vues antérieure (a) et inférieure (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 67. Échelle, × 2/3



Fig. 13 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: trapezoïde droit, vue antérieure. Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 69. Échelle, × 2/3

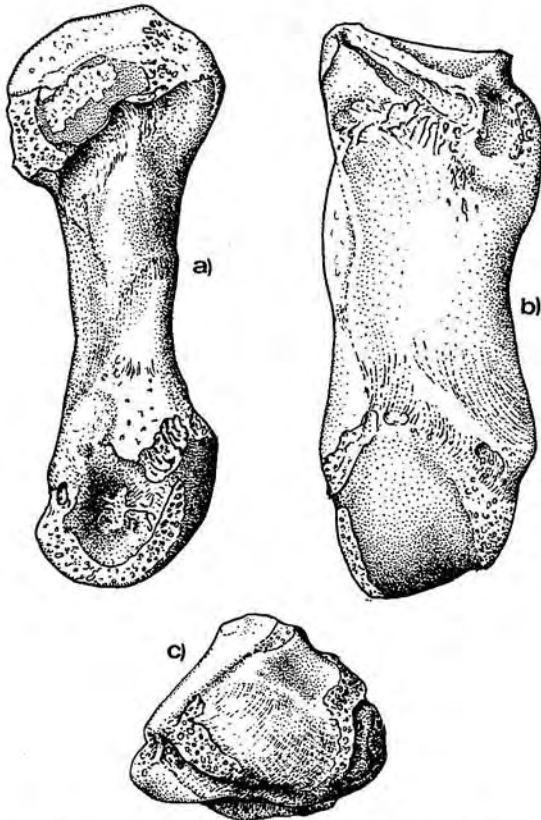


Fig. 14 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: Mc II droit, vues latérale externe (a), de face (b) et supérieure (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 116. Échelle, × 2/3

Un trapézoïde droit (fig. 13 du texte) de Quinta das Pedreiras semble bien avoir appartenu au même sujet que l'un des scaphoïdes précités. C'est un os court et plus bas que chez *Aceratherium tetractylum*. Sa surface d'articulation avec le scaphoïde est plus ensellée que chez

*Diaceratherium aurelianensis*. Sa surface avec Mc II est au contraire un peu plus aplatie.

Le Mc II (fig. 14a, b, c du texte) semble avoir appartenu au même sujet que le trapézoïde précédent. C'est un os complet, légèrement plus long à diamètre égal que ceux de *D. aurelianensis* mais beaucoup plus trapu que celui de *Chilotherium anderssoni* (cf. RINGSTROM, 1924, pl. IX, fig. 1).

Sur le Mc IV, l'extrémité distale n'a pas été conservée. La diaphyse se termine non par une cassure mais par une surface de conjugaison, indiquant que l'os a appartenu à un individu juvénile. Malgré cela, on voit que ce métapode était en proportion légèrement plus long que chez *D. aurelianensis*.

Nous sommes mieux documentés sur le membre postérieur. Un fémur gauche et un tibia droit complets, ainsi que des os du tarse et des métatarsiens nous donnent une bonne idée du train postérieur.

Le fémur (fig. 15a, b, c, d du texte) est un os robuste, un peu plus large proximale que distalement. Les insertions musculaires sont accusées. Par rapport à *Diace-*

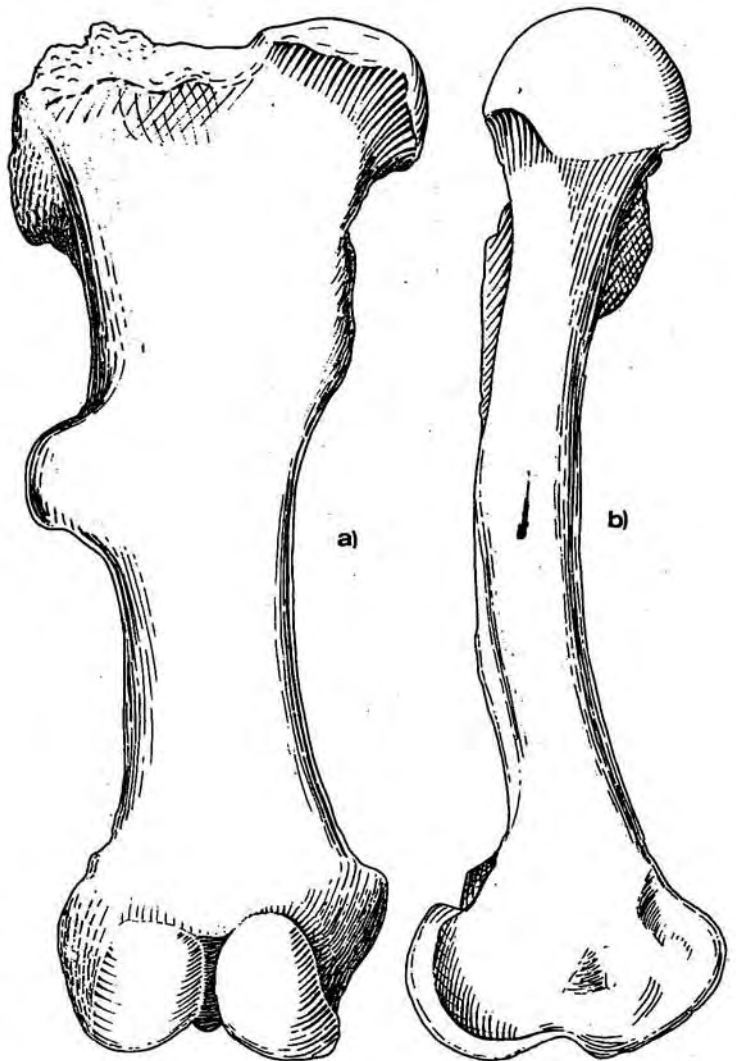


Fig. 15 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: fémur gauche, vues de face (a) et externe (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 111. Échelle, × 1/2