

*ratherium*, l'os est comme moins étiré dans le sens de la hauteur, ce qui se manifeste par sa tête articulaire moins haute, moins détachée du corps de l'os, et dépassant à peine le niveau du grand trochanter, ainsi que par le moindre rétrécissement de la diaphyse au niveau de son diamètre minimal, c'est-à-dire un peu au-dessous du troisième trochanter. Le fémur de *Chilotherium* est plus long, avec un troisième trochanter bien plus important et étalé vers l'extérieur, alors que la tête fémorale est à peine plus élevée.

Le tibia (fig. 16a, b du texte), bien qu'ayant perdu les parties latérales de son plateau supérieur, est assez complet pour être mesuré. C'est un os très court et élargi dans sa partie proximale; il est plus long chez *Diaceratherium*, *Brachypotherium* et *Chilotherium*. La surface articulaire distale indique un astragale à poulie articulaire peu profonde comme chez *D. aurelianensis*.

Le cuboïde (fig. 17a, b, c du texte) est représenté par deux exemplaires du côté gauche. L'os est trapu et allongé dans le sens dorso-plantaire comme chez *D. aurelianensis* et *B. brachypus*. De même les surfaces arti-

culaires pour l'astragale et le calcanéum sont allongées dans ce même sens. La surface d'articulation avec le naviculaire présente aussi une disposition semblable, ainsi que les articulations pour le grand cunéiforme. La tubérosité postérieure est massive, mais moins que chez *D. aurelianensis* et plus pointue vers le bas. Les deux os sont cependant très différents par leur face antérieure qui est beaucoup plus large et basse chez *D. aurelianensis* et *B. brachypus*. La surface d'articulation avec le Mt IV est aussi plus courte que chez ces deux dernières espèces.

Les métatarsiens Mt II (fig. 18a, b, c du texte), Mt III (fig. 19a, b, c, d du texte) et Mt IV (fig. 20a, b, c du texte) sont courts et trapus comme chez les Brachypothères. Les surfaces articulaires proximales ont les mêmes proportions que chez *D. aurelianensis*, hormis les surfaces supérieures (articulations avec le cuboïde et les cunéiformes) qui sont plus courtes dans le sens dorso-plantaire, ce qui correspond à un tarse moins étalé dans cette direction. Les surfaces distales sont aussi plus réduites dans le sens dorso-plantaire, ce qui confirme cette conclusion. Par rapport aux Chilothères, les métatarsiens

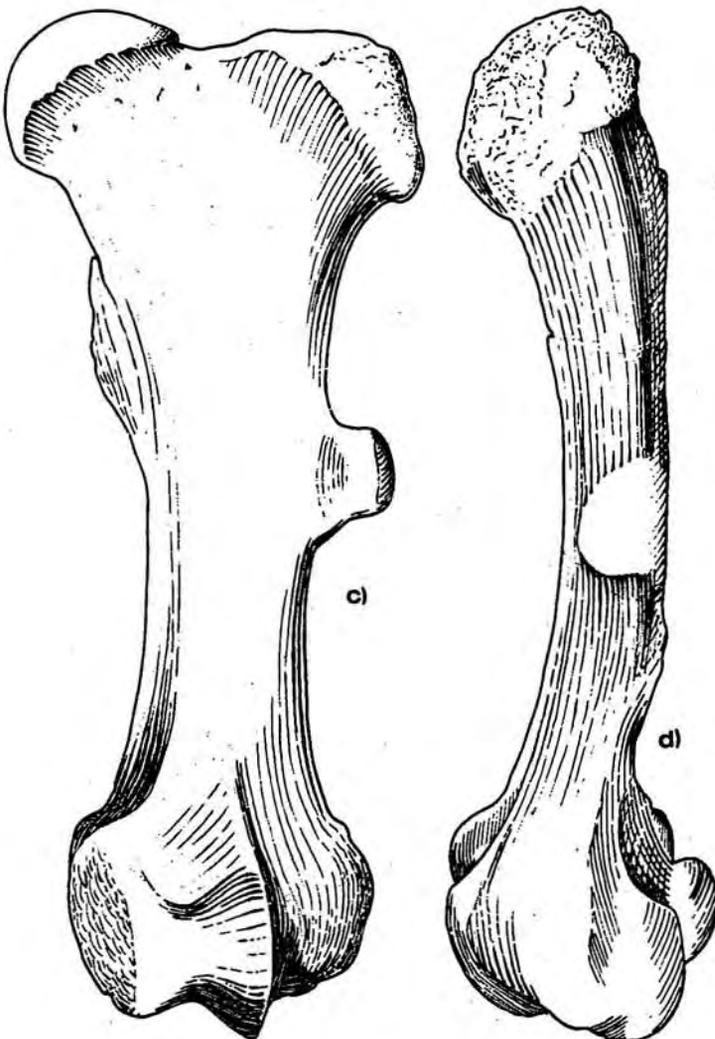


Fig. 15 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: fémur gauche, vues postérieure (c) et interne (d). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 111. Échelle, × 1/2

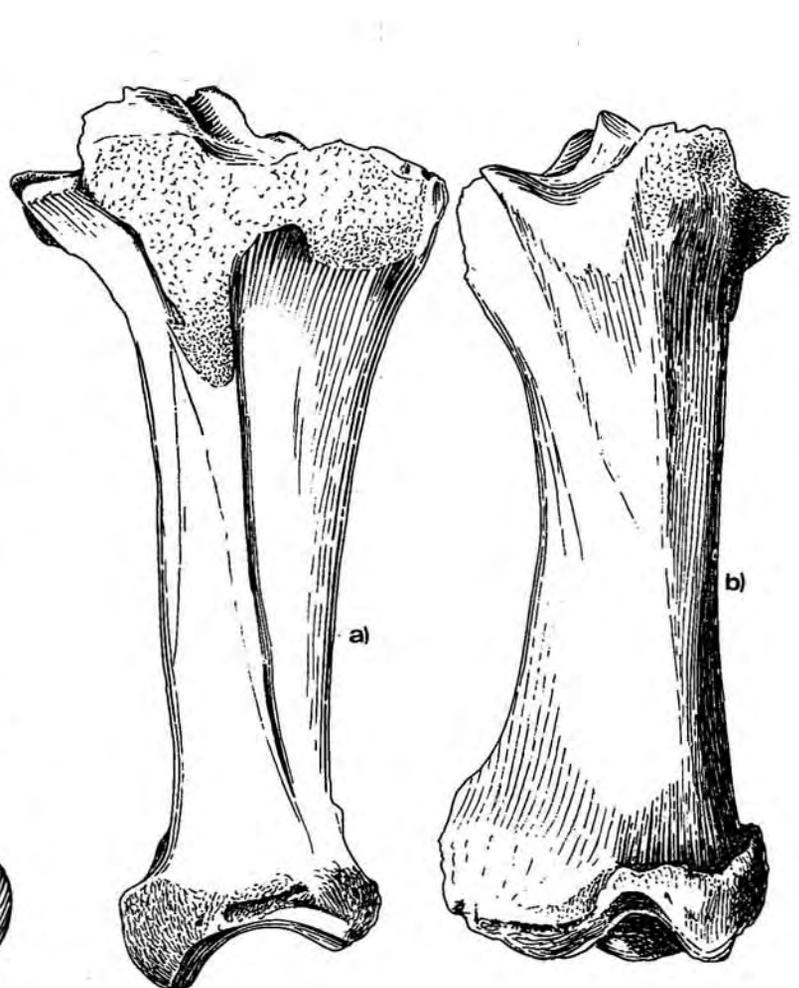


Fig. 16 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: tibia droit, vues externe (a) et de face (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 117. Échelle, × 1/2

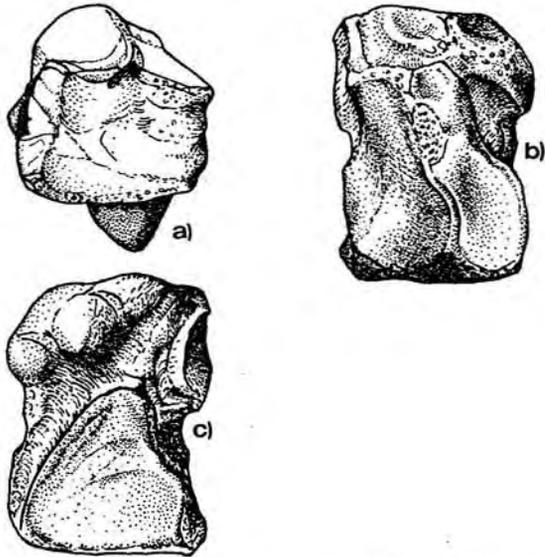


Fig. 17 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanuelli*: cuboïde gauche, vues de face (a), proximale (b) et distale (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 118. Échelle. × 2/3

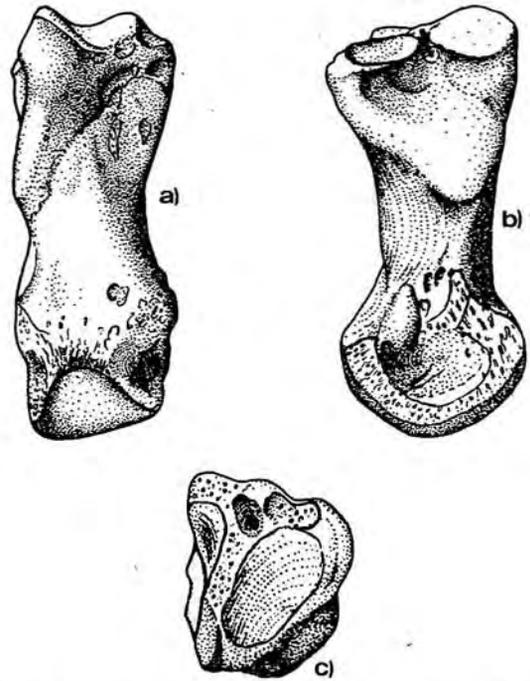


Fig. 18 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanuelli*: Mt II droit, vues de face (a), latérale externe (b) et supérieure (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 123. Échelle, × 2/3

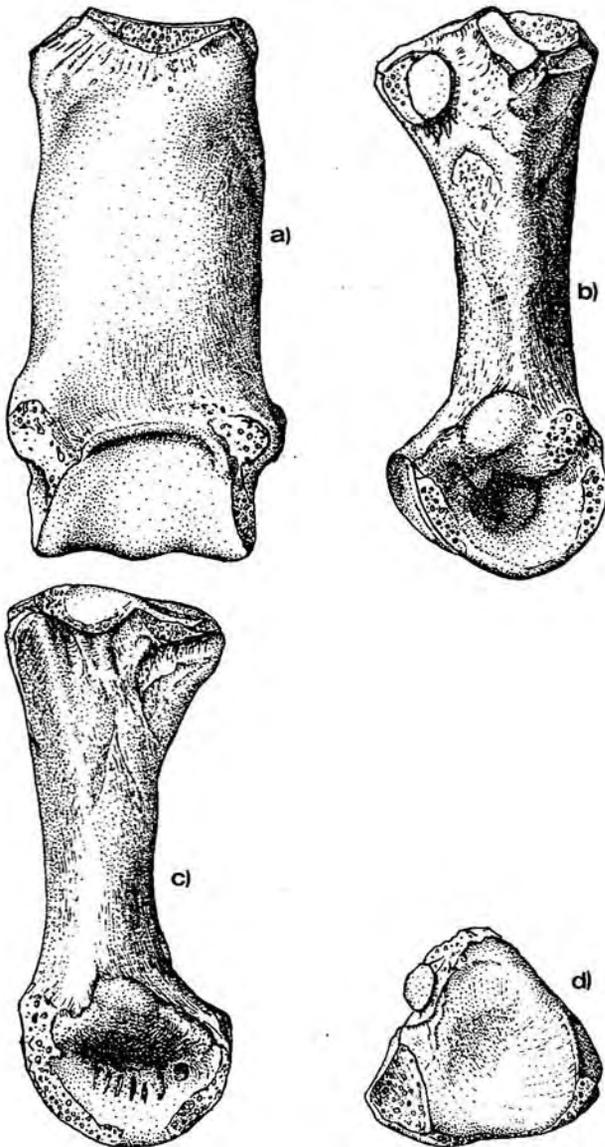


Fig. 19 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanuelli*: Mt III droit, vues de face (a), latérale externe (b), latérale interne (c) et supérieure (d). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 122. Échelle. × 2/3

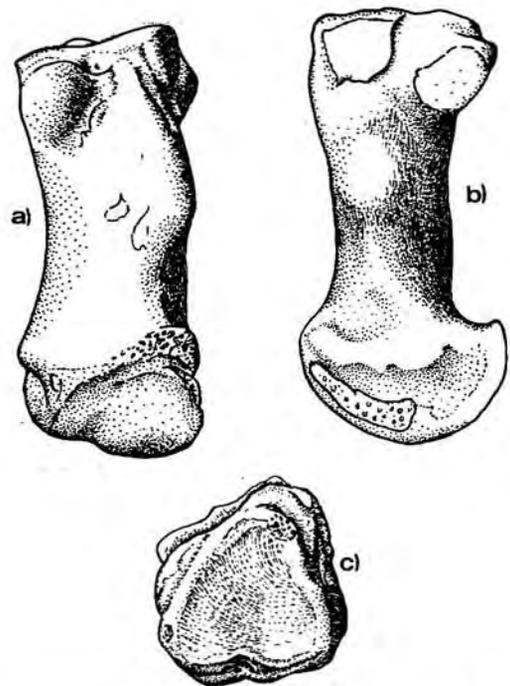


Fig. 20 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanuelli*: Mt IV droit, vues de face (a), latérale interne (b) et supérieure (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 124. Échelle, × 2/3

sont plus courts et plus trapus et la prédominance du Mt III sur les métapodes latéraux est moindre, ce qui indique une patte étalée transversalement et plus proche de *D. aurelianensis*.

Une phalange unguéale du doigt central, large et très réduite dans le sens de la hauteur, a été logiquement attribuée à *Gaidatherium* car elle ne peut avoir appar-

tenu qu'à un animal aux pieds très trapus. Cette pièce est encore plus basse que celle de La Romieu attribuée par ROMAN et VIRET (1934, pl. XII fig. 7) à *Brachypotherium* cf. *brachypus*.

### Rapports et différences

Dans le niveau Va le classement des restes de Rhinocerotidés nous a amenés à regrouper un ensemble de pièces dentaires et ostéologiques correspondant à un animal plus grand qu'*Aceratherium lumiarense* du même niveau et doté de métapodes massifs et courts évoquant à première vue un *Brachypotherium*. Cependant, la structure des molaires inférieures et celle surtout si particulière des prémolaires supérieures et des dents de lait retrouvées nous ont montré qu'il s'agissait sans ambiguïté aucune d'un taxon bien différent que nous n'avons pu rattacher non plus ni à *Hispanotherium* ni à *Chilotherium*, ni à aucun autre des genres déjà signalés dans des niveaux comparables en Europe occidentale. On peut relever notamment les différences suivantes avec les formes précitées:

— par rapport à *Diaceratherium* notre matériel se distingue par l'abondance du cément sur les dents, l'étroitesse des médians et l'allongement du parastyle sur les prémolaires supérieures, ainsi que la forme moins arrondie de l'hypolophide;

— pour *Brachypotherium* qui est présent dans les niveaux de même âge dans le bassin d'Aquitaine et dans l'Orléanais, aucune confusion n'est possible, ne serait-ce que par la structure des molaires inférieures qui, chez cette dernière espèce, sont très allongées et ont perdu presque totalement le sillon labial;

— chez *Aceratherium* la force du bourrelet lingual des prémolaires supérieures et l'allongement des métapodes suffisent à l'en différencier;

— *Prosanthorhinus* est de taille trop faible et les médians de ses prémolaires supérieures sont plus largement ouverts lingualemment;

— chez *Hispanotherium matritense* la taille est aussi nettement plus faible, la série des prémolaires tant inférieures que supérieures est beaucoup plus courte par rapport à la série des molaires, et la structure de ces dernières est beaucoup plus complexe;

— chez *Aprotodon*, les prémolaires supérieures sont moins molarisées et n'ont pas d'expansion du parastyle. Les molaires supérieures ont une muraille externe plus plate; le paracône, en particulier, n'y forme aucune saillie si bien qu'il n'y a pour ainsi dire plus de sillon entre paracône et parastyle;

— enfin, *Chilotherium* montre des prémolaires supérieures pourvues d'un cingulum lingual et à parastyle réduit avec P<sup>1</sup> et P<sup>2</sup> beaucoup plus réduites; les dents inférieures sont beaucoup plus étroites; les molaires inférieures ont un hypolophide plus nettement en forme de croissant, et les métapodes sont plus graciles que sur la forme de Lisbonne avec prédominance plus marquée du métapode central sur les métapodes latéraux.

C'est finalement avec *Gaindatherium* que les affinités sont les plus étroites. Les proportions générales des dents inférieures et supérieures, la petitesse de I<sup>1</sup>, l'étroitesse des vallées linguales et la nervuration si particulière de la muraille labiale des prémolaires supérieures, enfin la division en digitations nombreuses de la région crista-crochet sur M<sup>1</sup> semblent assez caractéristiques pour rattacher la forme en cause au genre *Gaindatherium*. Cependant, le plus grand développement du parastyle sur les prémolaires et les dents lactéales supérieures, la digitation différente de la région crista-crochet sur M<sup>1</sup>, la force du crochet et de l'antécrochet sur la M<sup>2</sup> et le plus grand allongement de la M<sup>3</sup> de notre espèce nous incitent à la considérer comme un rameau un peu différent ne menant pas au genre *Rhinoceros* et justifiant un statut sous-générique particulier. Nous proposons le nom de *Iberotherium* nov. subgenus.

Par rapport à l'espèce type, *Gaindatherium browni*, le parastyle des prémolaires supérieures (lactéales et définitives) de la forme ibérique est plus développé, le crochet de M<sup>1</sup> est plus faible mais la crista plus importante et à nombreuses digitations, le crochet et l'antécrochet de M<sup>2</sup> sont bien plus développés, la M<sup>3</sup> a un contour plus triangulaire, tandis que sur P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> le paralophide est plus réduit; la taille de *G. rexmanueli* est légèrement plus grande.

Le matériel des Siwaliks décrit par HEISSIG (1972, p. 24-27, pl. 3, fig. 6-7-8-9-12) comme une espèce nouvelle, *Gaindatherium vidali*, de taille plus petite que *G. browni*, s'en écarte de ce fait encore plus.

### D — DIVISION Vb, EPISODE REGRESSIF R4 (AGE LANGHIEN INFÉRIEUR — «VINDO-BONIEN INFÉRIEUR» OU «HELVETIEN INFÉRIEUR» SELON LES AUTEURS; ORLÉANIEN SUPÉRIEUR DE L'ÉCHELLE CONTINENTALE)

Genre *Dicerorhinus* GLOGER 1841

Syn.: *Didermocerus* BROOKS 1828 (Catalogue).

*Ceratorhinus* GRAY 1867.

Sous-genre *Lartetotherium* GINSBURG 1974

*Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*  
(LARTET 1851)

(Pl. VII, fig. 10-21; pl. VIII, fig. 2)

Syn.: 1953 *Ceratorhinus sansaniensis* (Lartet), BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 16 (?).

1960 *Dicerorhinus sansaniensis* (Lartet), ANTUNES, tableau.

1969 *Dicerorhinus sansaniensis* (Lartet), ANTUNES, quadro 1.

1979 *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*, GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

Cette espèce, caractérisée par la simplicité structurale de ses dents, est assez bien représentée, en particulier,

par un fragment de maxillaire gauche portant P<sup>2</sup>-P<sup>3</sup> de Olival da Suzana. Cette pièce a été découverte après la publication de BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL (loc. cit.), et nous ne savons pas sur quels spécimens ils ont basé leur détermination.

P<sup>2</sup> et P<sup>3</sup> sont très caractéristiques. Bien qu'usées elles présentent sans ambiguïté les traits significatifs de *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*; l'absence totale de cingulum lingual, la coalescence du même côté du protocône et de l'hypocône, la proportion du protocône par rapport à l'hypocône sont les mêmes que sur le spécimen type de Sansan.

Nous attribuons à la même espèce quelques molaires supérieures qui conviennent aussi par la taille, la simplicité morphologique et la brachyodontie accusée. Les medius sont simples et bien ouverts. Sur une M<sup>2</sup> droite de Quinta das Flamengas l'inclinaison de l'ectolophe vers l'intérieur de la bouche est très marquée; sur une M<sup>3</sup> du même gisement, et qui peut avoir appartenu au même sujet que la dent précédente, le talon postérieur est assez fort.

Pour la denture inférieure, une P<sub>4</sub> droite de Quinta da Farinheira montre comme sur la pièce type de l'espèce une face externe à lobes assez bombés. Sur les molaires ces mêmes lobes sont plus anguleux. Une D<sub>4</sub> gauche de Olival da Suzana a été attribuée à *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* en raison de sa simplicité structurale et de sa taille.

Tous ces matériaux montrent une taille très légèrement inférieure à celle du type de Sansan, distinction bien insuffisante pour l'en séparer spécifiquement.

#### Genre *Prosantorhinus* HEISSIG 1974

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

(Pl. IX, fig. 1-2)

Syn.: 1979 *Prosantorhinus douvillei*, GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

Deux P<sup>4</sup> légèrement plus petites que celles d'*Aceratherium tetradactylum* de Sansan mais totalement dépourvues de cingulum interne et au crochet subdivisé en plusieurs denticulations n'ont pu être rapportées à aucune autre espèce. Elles sont trop grandes, outre la différence de forme du crochet, pour être mises dans le même lot que les petites molaires supérieures très simples que nous avons attribuées à *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*. La comparaison directe avec le maxillaire type de Beaugency (OSBORN, 1900, p. 239, fig. 6 et MAYET, 1908, fig. 25 et pl. III, fig. 3) ne nous a pas permis de trouver des différences morphologiques significatives. Seule la taille indique une espèce plus petite.

#### Genre *Aceratherium* KAUP 1832

*Aceratherium lumiarense* nob.

(Pl. IX, fig. 3-9; fig. 21-22 du texte)

Syn.: 1953 *Brachytherium brachypus* (Lartet), BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 16 (?).

1960 *Aceratherium platyodon* Mermier, ANTUNES, tableau.

1969 *Aceratherium tetradactylum* (Lartet), ANTUNES, quadro I.

1972 ?*Dicerorhinus* cf. *sansaniensis* (Lartet), ANTUNES, pl. II, fig. 9 (pièces à attribution douteuse).

1979 *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon*, GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

Cette forme est assez bien représentée dans le Vb. Deux P<sup>3</sup> subcarrées, à très fort cingulum lingual, crochet et crista bien développées, pouvant se rejoindre, démontrent sa présence d'une manière indiscutable. Une P<sup>4</sup> plus usée mais à fort cingulum interne, crista et crochet importants, se rapporte à la même forme.

Un fragment de maxillaire porte les trois molaires très usées de structure assez simple. L'ouverture des vallées internes, l'importance relative du crochet évoquent plus *A. platyodon* que *A. tetradactylum*. Sur M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> l'ectolophe est très couché, indiquant des dents très brachyodontes; on retrouve ce même caractère sur une M<sup>1</sup> associée sur le même fragment de maxillaire à une P<sup>4</sup> appartenant sans conteste à un *Aceratherium*.

Une hémimandibule complète à série des prémolaires très longue par rapport à celle des molaires et montrant des restes importants de bourrelet sur la face labiale des prémolaires et des molaires, lui appartient aussi.

Sur la face externe de l'os mandibulaire de fortes saillies sont visibles au niveau des racines postérieures de P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub>; ce caractère se retrouve sur toutes les mandibules que nous avons pu attribuer à *Aceratherium* dans les niveaux Va et Vb, ainsi que sur une forte hémimandibule d'un sujet âgé du IVb. Sur un fragment de mandibule d'un sujet plus jeune du IVb (pl. III, fig. 13), ce caractère n'est pas si apparent. Comme toutes les mandibules chez lesquelles le caractère est visible sont de sujets âgés, il semble être général et lié au vieillissement.

Deux hémimandibules en mauvais état et appartenant à des sujets âgés montrent des prémolaires très fortes et des restes importants de cingulum labial, comme il convient à des *Aceratherium*. Ces pièces avaient été déterminées par J. Viret comme *Brachytherium brachypus* et c'est sans doute sur cette détermination que sont appuyés BERGOUNIOUX *et al.* (op. cit., p. 16) pour citer cette dernière espèce dans le niveau Vb.

Une D<sup>4</sup> gauche de Quinta Grande est peut-être à rattacher à la même espèce.

Un Mc II très long et gracile n'a pu être attribué à aucune autre espèce. Il a les mêmes proportions que celui du Va attribué à *Aceratherium*, mais il en diffère par sa surface articulaire proximale avec le trapézoïde plus courte dans le sens dorso-plantaire, par sa tubérosité proximo-interne plus forte, et par son extrémité distale un peu plus large. Il est aussi plus rectiligne. Pour le moment nous ignorons l'éventuelle valeur systématique de ces caractères.

Un astragale droit (fig. 21a, b du texte) reproduit tous les caractères de ceux décrits pour l'*Aceratherium platyodon* dans le IVb.

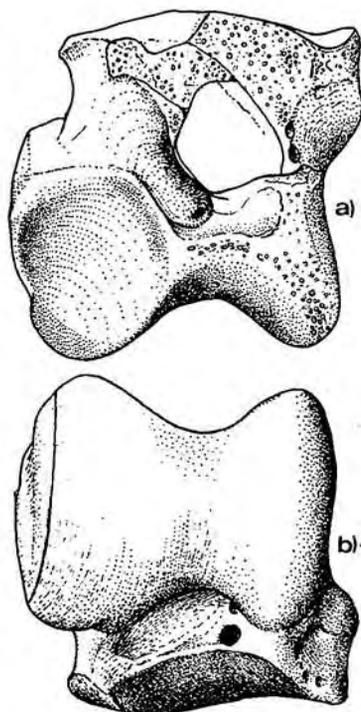


Fig. 21 — *Aceratherium lumiarense*: astragale droit, vues postérieure (a) et antérieure (b). Courelas do Covão, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 128. Échelle,  $\times 2/3$

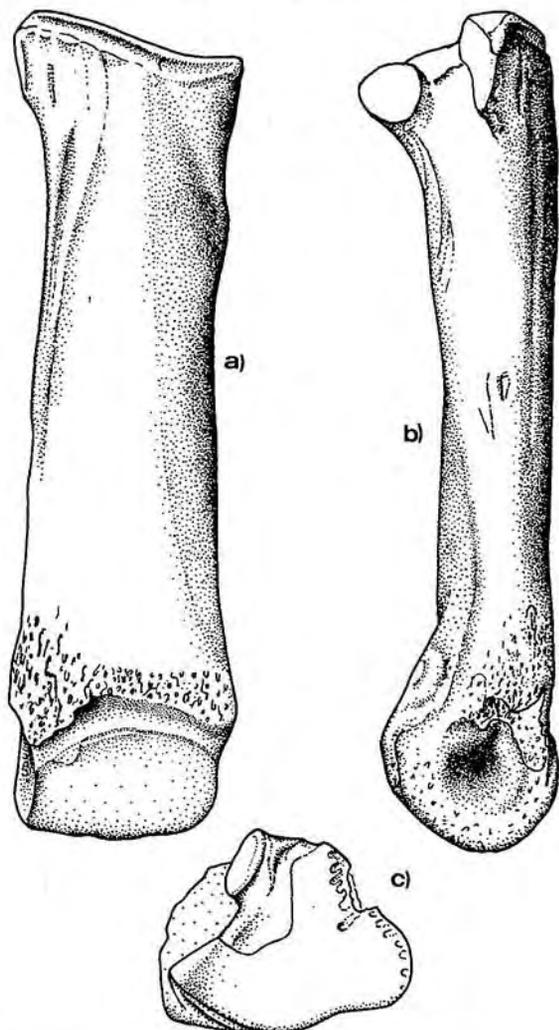


Fig. 22 — *Aceratherium lumiarense*: Mt III droit, vues de face (a), latérale externe (b) et supérieure (c). Quinta da Silvéria, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 161. Échelle,  $\times 2/3$

Le cuboïde est massif, relativement haut, à tubérosité plantaire forte et globuleuse, très peu différent de celui d'*Aceratherium paulhiacensis* figuré par DE BONIS (1973, p. 146, fig. 4).

Un ectocunéiforme de taille compatible avec celle du cuboïde précédent pourrait avoir appartenu à la même espèce. Il est cependant plus court dorso-plantairement que son homologue de Paulhiac. Il n'est pas exclu qu'il doive revenir à *Gaindatherium*.

Le Mt III (fig. 22a, b, c du texte) est un os très long, bien rectiligne; ses surfaces articulaires proximales sont bien délimitées et comparables à celles de *Dicerorhinus sumatrensis*. La surface pour le grand cunéiforme en est différente: plus large transversalement, et plus courte dans le sens dorso-plantaire.

La taille de toutes ces pièces est supérieure à celle du type de *A. platyodon* sans atteindre pour autant celle de l'*A. tetradactylum* de Sansan. La simplicité morphologique des molaires supérieures et des prémolaires inférieures rapproche davantage notre forme de l'espèce *A. platyodon*. Une même simplicité morphologique, cette fois-ci notée sur les prémolaires supérieures, l'écarte d'*A. fahlbuschi*. Il apparaît donc qu'il s'agit d'une forme structurellement intermédiaire entre l'espèce du Burdigalien inférieur (ou Orléanien inférieur) de Saint Nazaire de Royans et celles, plus récentes, de l'Astaracien (*A. fahlbuschi* et *A. tetradactylum*). Elle correspond parfaitement tant par la taille que l'architecture dentaire à l'*A. lumiarense* que nous avons décrit dans le niveau Va.

#### Genre *Gaindatherium* COLBERT 1934

##### *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli* *zbyziewskii* nov. ssp.

(Pl. X, fig. 1-2)

- Syn.: 1960 *Brachypotherium brachypus* Lartet, ANTUNES, tableau.  
1969 *Brachypotherium aurelianense* (Noel), ANTUNES, quadro I.  
1973 *Brachypotherium* cf. *aurelianense* (Noel), ANTUNES et al., p. 2315.  
1979 *Gaindatherium* nov. sp., GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

*Diagnose de la sous-espèce*: *G. rexmanueli* de plus forte taille que la forme typique du niveau Va.

*Holotypus*: Hémimandibule gauche avec  $P_4-M_2$  et  $M_3$  brisée (n.º 142); pl. X, fig. 1.

*Locus typicus*: Casal das Chitas, Charneca do Lumiar, banlieue Nord de Lisbonne.

*Stratum typicum*: *Aetas*: «Areias com *Ostrea crassissima* do Vale de Chelas», division Vb; «Helvétien» inférieur-Langhien inférieur.

*Derivatio nominis*: en honneur de notre collègue et ami Georges Zbyziewski, des Serviços Geológicos de Portugal, pour son importante contribution à la connaissance du Miocène lisbonnais.

Le genre *Gaindatherium* est bien plus faiblement représenté au Vb qu'au Va. La plus belle pièce est une hémimandibule de Casal das Chitas portant  $P_4-M_3$  (type de la

sous-espèce) que nous avons rapprochée du Brachypothère *Diaceratherium aurelianensis* en 1973. L'importance des sillons externes éliminait l'attribution avec *Brachypotherium brachypus* qui pourtant était l'espèce à attendre dans les gisements de cet âge. La taille et la force de ces sillons évoquent *Diaceratherium aurelianensis* que contredisait cependant la présence de ciment et la hauteur nettement plus grande des dents. Elle s'accorde aussi avec *Gaiotherium*; les deux caractères précités se retrouvent en effet sur la belle hémimandibule de Quinta das Pedreiras (Va) attribuée à *Gaiotherium rexmanueli*. Elle en diffère par une taille nettement plus forte.

Les deux autres échantillons du Vb rapportés à la même forme (fragment de mandibule avec P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub>, une P<sub>4</sub> isolée) ont exactement la même taille. On peut donc conclure que le *Gaiotherium* du Vb est plus grand que celui du Va. Or, dans les Siwaliks, Heissig a signalé un phénomène inverse, avec l'espèce la plus récente (*G. vidali*) plus petite que l'espèce la plus ancienne (*G. browni*). Ces faits soulignent l'indépendance de deux rameaux, et justifient, surajoutés aux différences morphologiques, qu'il s'agit de deux sous-genres différents.

#### Genre *Chilotherium* RINGSTROM 1924

##### *Chilotherium ibericus* ANTUNES 1972

(Pl. XVI, fig. 2)

Syn.: 1972 *Chilotherium ibericus* nov. sp., ANTUNES, p. 25-33, pl. I, pl. II, fig. 6.

1979 *Chilotherium ibericus* Antunes, GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

Bien que représenté par une seule M<sup>3</sup> isolée, la présence de *Chilotherium* est incontestable tant la forme de cette pièce est caractéristique. L'extrême développement de l'antécrochet qui rejoint ici l'hypocône, ainsi que l'abondance de ciment, sont significatifs.

La dent est triangulaire, très haute malgré sa forte usure; le crochet est bien développé. Les deux tubercules linguaux (protocône et hypocône) tendent curieusement à s'individualiser; de forts sillons verticaux les séparent respectivement du protolophe et de l'ectométalophe.

L'espèce *C. ibericus* est justifiée, dans l'état actuel des connaissances, par le développement exagéré de l'antécrochet, qui rejoint ici l'hypocône, fait qui n'a jamais été signalé sur aucune des très, voire trop, nombreuses espèces établies de *Chilotherium*. La majorité des *Chilotherium* décrits provient du Miocène supérieur et du Pliocène inférieur (RINGSTROM, 1924, p. 95). Le genre est cependant plus ancien; il est connu au Pakistan dans les couches de Chinji qui correspondent au Miocène moyen et par notre espèce, laquelle est donc l'une des plus anciennes, sinon la plus ancienne connue.

Genre *Hispanotherium* VILLALTA et CRUSAFONT 1947

Espèce type *Rhinoceros matritensis* LARTET in PRADO 1864

Syn.: *Begertherium* BELIAJEVA 1971, p. 80.

*Coementodon* HEISSIG 1972, p. 50.

*Beliajevina* HEISSIG 1974, p. 23.

*Diagnosis*: Rhinocerotidé à dents jugales de tendance hypsodonte; réduction de la série prémolaire par rapport à la série des molaires; sur P<sup>2</sup>, P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> absence de cingulum lingual, muraille externe plate à nervures nettes correspondant au paracône et au métacône, étranglement de l'hypocône entraînant l'élargissement de la postfossette dans le sens transversal, crochet important à digitations multiples, protocône et hypocône reliés sur toute la hauteur du fût, parastyle allongé pour P<sup>2</sup> et P<sup>3</sup> au moins; molaires supérieures à paroi labiale assez plate, M<sup>2</sup> et M<sup>3</sup> beaucoup plus allongées que M<sup>1</sup>; antécrochet assez important sur M<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>; molaires inférieures à métaconide et entoconide étranglés; membres grêles, métapodes allongés.

Par rapport à *Chilotherium*, P<sup>2</sup>-P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup> sont dépourvues de cingulum lingual; l'hypocône et le protocône sont largement reliés jusqu'en haut du fût; le mediusin devient ainsi une fossette fermée; l'hypocône est fortement étranglé, déterminant une postfossette dédoublée et très allongée transversalement; sur M<sup>2</sup> et M<sup>3</sup> l'antécrochet est bien plus faible et est mieux visible sur les dents usées par suite de son élargissement à la base. Toujours par rapport à *Chilotherium*, les molaires inférieures sont d'un type moins aberrant avec trigonide formé de trois éléments rectilignes orthogonaux les uns par rapport aux autres, et un talonide en forme d'équerre et non de croissant; membres bien plus allongés, de type coureur.

##### *Hispanotherium matritensis* (LARTET in PRADO, 1864)

(Pl. XI-XV; pl. XVI, fig. 1, 3; fig. 23-31 du texte)

Syn.: 1952 *Chilotherium quintanensis* nov. sp., ZBYSZEWSKI, p. 67-75, pl. II; pl. III; pl. IV, fig. 16, 17, 20, 21, 23, 24; pl. V; pl. VI, fig. 33, 34, 35, 37, 38.

1955 *Hispanotherium matritensis* (Prado), VILLALTA et CRUSAFONT, fig. 2 et 4.

1960 *Hispanotherium matritense* (Prado), ANTUNES, tableau.

1969 *Hispanotherium matritense* (Prado), ANTUNES, quadro; seule la citation pour le niveau Vb est valable.

1972 *Hispanotherium matritensis* (Prado), ANTUNES, VIRET et ZBYSZEWSKI, p. 5-23, pl. I-II, fig. 1 et 2a du texte.

1972 *Hispanotherium matritensis* (Prado), ANTUNES, p. 27, pl. II, fig. 8.

1973 *Hispanotherium matritense* (Prado), ANTUNES et al., p. 2315.

1979 *Hispanotherium matritensis* (Lartet in Prado), GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

*Diagnosis* de l'espèce: *Hispanotherium* présentant sur P<sup>2</sup>-P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup> un fort cingulum postérieur et un étranglement marqué de l'hypocône entraînant une importance accrue de la postfossette. M<sup>1</sup> subcarrée, à fort hypocône; molaires inférieures à constriction plus ou moins marquée au niveau du métalophide et de l'hypolophide, entraînant un certain isolement du métaconide et de l'entoconide, phénomène visible surtout sur M<sub>3</sub>.

*Remarque stratigraphique*: cette espèce est de loin la mieux représentée au niveau Vb, alors qu'elle est totalement inconnue dans les niveaux plus anciens. L'abon-

dance du matériel permet d'apprécier l'amplitude des variations individuelles, qui sont particulièrement importantes, comme on pouvait *a priori* le prévoir dans une espèce à émail dentaire au dessin fort compliqué.

Outre le matériel du Vb lisbonnais nous étudierons ici les pièces du gisement de Quintanelas, décrites autrefois par Zbyszewski sous le nom de *Chilotherium quintanelensis*. Ce gisement, dont l'âge est, d'après la faune et les corrélations stratigraphiques, à peine plus moderne que le niveau Vb, n'appartient pas au bassin du Tage sensu stricto mais à un diverticule qui s'y rattachait à partir de l'Océan à la faveur d'effondrements qui se sont produits au Nord de l'anticlinal Sintra-Canças.

L'équivalence stratigraphique exacte des couches du Vb de Lisbonne et celles du gisement de Quintanelas n'étant pas démontrée d'une part, et les pièces de *Hispanotherium* du Vb étant morphologiquement un peu différentes de celles appartenant à un seul individu de Quintanelas, nous décrirons séparément par prudence ces dernières.

### Matériel de Lisbonne (Vb)

Un fragment de crâne portant la denture jugale montre le début des arcades zygomatiques, qui s'écartent rapidement.

Les dents jugales sont hautes et fortement remplies de ciment.

La P<sup>2</sup>, représentée par cinq échantillons, est une dent subcarrée à fort parastyle, paracône moins important que le métacône, et nervures relativement bien marquées sur l'ectolophe au niveau de ces deux éléments; le protocône est plus petit que l'hypocône et fortement soudé à ce dernier; le protolophe est faible, le métalophe important; le crochet s'en détache sur tous les échantillons; l'importance du cingulum postérieur est variable, ainsi que l'étranglement postérieur de l'hypocône; de ce fait la postfossette est plus ou moins évasée lingualemment.

La P<sup>3</sup> (trois exemplaires complets) est plus grande que la P<sup>2</sup>; le paracône est aussi important que le métacône; des nervures correspondantes à ces éléments sont aussi en relief sur l'ectolophe; le parastyle est aigu et allongé; l'hypocône est parfois plus petit et parfois plus grand que le protocône; leur limite, marquée en général par un sillon sur la face linguale, peut être complètement effacée; le protolophe est plus important que sur P<sup>2</sup>; l'hypocône est parfois assez nettement séparé du métalophe; le cingulum postérieur est irrégulièrement développé.

La P<sup>4</sup> (quatre exemplaires incomplets, plus deux complets mais très usés) est plus large que les dents précédentes; protolophe et métalophe sont très développés, le sillon qui sépare le protocône de l'hypocône est fortement marqué; le cingulum postérieur est toujours assez fort; le parastyle est bien plus réduit que sur P<sup>2</sup> et P<sup>3</sup> mais est aigu cependant; des nervures comparables sur l'ectolophe marquent l'emplacement du paracône et du métacône.

La M<sup>1</sup> (sept exemplaires) est une dent subcarrée, à muraille externe rectiligne dans son ensemble sur les dents usées; le parastyle est aigu; le paracône, le métacône et le mésostyle marquent la surface de l'ectolophe; l'hypocône et le protocône sont bien développés; un fort cingulum antérieur longe le protocône; crochet et antécrochet bien développés.

La M<sup>2</sup>, représentée par huit exemplaires en bon état, est une dent beaucoup plus allongée; l'ectolophe présente des caractéristiques semblables à M<sup>1</sup>; le crochet est très allongé; le métalophe tend à être isolé de l'ectolophe par une constriction parfois très forte, visible surtout sur les dents fraîches, ce qui met en évidence l'individualisation de l'hypocône.

Enfin, la M<sup>3</sup>, dont nous possédons six exemplaires, est étirée dans le sens de la longueur; le parastyle est mince, aigu et court; le protocône est épais et allongé; l'antécrochet est faible et évident seulement sur les dents très usées; il y a une constriction sur la face postéro-externe au niveau de l'avant de la base de l'hypocône plus ou moins accentuée selon les individus et pouvant dans les cas extrêmes rendre bien visible la délimitation entre l'ectolophe et le métalophe (dans ce dernier cas elle a presque la structure d'une M<sup>2</sup> dont elle ne se distingue que par l'absence de métastyle, un peu à la manière de *Coelodonta antiquitatis*).

La denture lactéale supérieure n'est représentée que par deux D<sup>4</sup> dont une seule est complète. La taille par rapport aux P<sup>4</sup> impose que ce soient des D<sup>4</sup>, et la présence bien apparente de ciment nous oblige à les rapporter à *Hispanotherium*. La dent est subcarrée, à ectolophe ondulé grâce au renforcement du paracône, du métacône et du mésostyle. Le parastyle est mince et aigu; le métastyle, aigu aussi, se relève en aile vers l'extérieur. Le protocône et l'hypocône sont développés comme sur une M<sup>1</sup>; de même l'antécrochet, le crochet et un reste de cingulum antérieur sont bien développés.

En ce qui concerne la mandibule, un bel échantillon possède encore la symphyse. La mandibule est assez courte, et sa hauteur décroît faiblement mais régulièrement vers la symphyse. Les trous mentonniers ont une disposition et un nombre variables.

L'incisive n'est connue que par son alvéole, de petites dimensions; le diastème entre I et P<sub>2</sub> est assez court.

P<sub>1</sub> est absente. La longueur de la série des prémolaires est bien réduite par rapport à la série des molaires. Toutes les dents jugales sont hautes, dotées d'un fort sillon externe, et avec du ciment déposé dans les vallées internes ainsi que dans le sillon externe. Tous les lophides sont anguleux.

Sur P<sub>4</sub>, une légère constriction au niveau du métaconide tend à marquer l'isolement de ce tubercule.

Sur M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub> la constriction au niveau du métaconide est légèrement plus marquée, et une constriction apparaît au niveau de l'avant de l'entoconide; sur M<sub>3</sub> ces restrictions sont encore plus marquées.

Une dent plus grêle, à émail plus mince, lophide bien anguleux et traces de ciment, semble bien correspondre à

une  $D_4$  d'*Hispanotherium*; le paraconide est aussi développé que sur les molaires définitives. Comme chez ces dernières, il existe aussi une constriction à l'avant du métaconide et de l'entoconide.

### Matériel dentaire de Quintanelas

Nous possédons la presque totalité de la denture, supérieure et inférieure, ainsi qu'un certain nombre d'éléments post-cranéens, ayant appartenu à un même sujet et récoltés puis décrits par ZBYSZEWSKI (1952).

Une première prémolaire supérieure gauche incomplète et usée est la seule dent connue de ce type. Malgré sa petite taille, sa structure n'est pas regréssée et tous les éléments habituels aux prémolaires supérieures s'y retrouvent. L'ectolophe est courbé comme il convient à une  $P^1$ , et est sculpté par deux nervures en saillie correspondant respectivement au paracone et au métacone; le mesinus sépare nettement le paracone de l'hypocône. Cependant l'hypocône est très petit, la dent étant réduite en longueur du côté lingual. Comme sur les autres prémolaires d'*Hispanotherium*, le parastyle est aigu et prolongé en pointe vers l'avant.

$P^2$  et  $P^3$  sont bien plus larges que sur le matériel du Vb.  $P^4$  et  $M^1$  ont les mêmes proportions que les dents correspondantes du Vb. Au contraire, la  $M^2$  ne présente pas l'allongement caractéristique des  $M^2$  du Vb. Les dents jugales présentent des constriction très particulières et très fortement marquées au niveau de la partie linguale des deux loches internes: sur  $P^2$ ,  $P^3$ ,  $P^4$  le protocône est plus détaché que sur les pièces du Vb. Sur  $M^1$  et  $M^2$  la différence avec les pièces du Vb n'est pas sensible puisque ce caractère y existe aussi. Sur  $M^3$  la constriction du protocône paraît plus marquée sur l'individu de Quintanelas. Par contre, sur  $M^1$ ,  $M^2$  et  $M^3$  l'hypocône présente, chez ce dernier sujet, une forte constriction l'isolant en presque île; cette particularité se retrouve sur les pièces du Vb mais à des degrés très divers selon les échantillons. Le caractère s'efface en plus sur les dents très usées.

Les incisives inférieures sont petites, divergentes, et à couronne de section peu anguleuse.

Sur les dents jugales inférieures on retrouve des caractères correspondants aux dents jugales supérieures: l'extrémité linguale des lochides présente des constriction plus fortes que sur les pièces du Vb, avec même un développement plus important du métaconide que de l'entoconide, bien visible de  $P_3$  à  $M_3$ . Sur les pièces du Vb cette particularité est sujette à variations, en général moins marquées, mais parfois aussi importantes.

Ainsi, l'individu de Quintanelas, malgré d'apparentes différences, se trouve seulement à la limite des variations individuelles observées au Vb. Le seul caractère vraiment notable se trouve sur  $P^2$  qui présente un développement habituellement rencontré sur les  $P^3$ . Ce phénomène est d'ailleurs fréquent chez les Rhinocerotidés.

### Squelette post-cranien

Nous rapportons à *Hispanotherium* un lot d'os qui, par leur nombre et leur petite taille, ne peuvent accompagner que les dents d'un Rhinocerotidé à la fois très petit et très abondant. Seul *Hispanotherium* répond à ces caractéristiques. Ce sont des os grêles et élancés. Nous décrivons ensemble les pièces de Lisbonne et celles du gisement de Quintanelas.

L'humérus est représenté par des restes trop incomplets pour être décrits.

Un exemplaire de radius auquel il ne manque que l'extrémité distale est assez gracile et semble un peu plus allongé que celui de *Diceratherium paleosinensis* figuré par RINGSTROM (1924, pl. IX, fig. 6), mais de mêmes proportions que celui de «*Dicerorhinus caucasicus*» figuré par BORISSIAK (1938, p. 24, fig. 4).

Notre seul exemplaire de cubitus a appartenu à un sujet jeune. La diaphyse, relativement épaisse, devait être plus allongée chez l'adulte. L'olécrâne est fort et comme basculé vers l'arrière; la surface postérieure, sur laquelle s'insèrent le long anconé, le petit anconé, le vaste externe et le cubital interne est presque verticale.

Le scaphoïde est un os beaucoup plus étroit que chez *Diaceratherium aginensis* et moins haut que chez *Aceratherium paulhiacensis*. Les proportions sont les mêmes que chez celui de «*Coementodon oettingenae*» (HEISSIG, 1972, pl. 14, fig. 7-8-9).

Le semilunaire (fig. 23a, b et 24a, b du texte) a les proportions de l'*Aceratherium cf. platyodon* du Vb, ainsi que celles du «*C.*» *oettingenae* (HEISSIG, 1972, pl. 15, fig. 7-8-9), et du «*D.*» *caucasicus* (BORISSIAK, 1938, fig. 7). Comme eux il est plus allongé dorso-plantairement que sur l'Acérathère plus ancien *Aceratherium paulhiacensis*, ainsi que chez *Diaceratherium aginensis*.

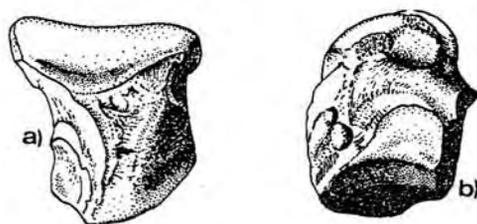


Fig. 23 — *Hispanotherium matritensis*: semilunaire gauche incomplet, faces antérieure (a) et externe (b). Courelas do Covão, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 225. Échelle,  $\times 2/3$

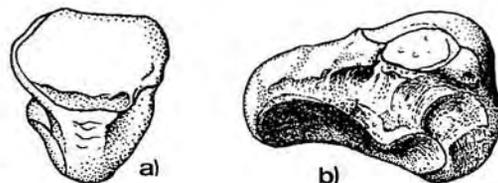


Fig. 24 — *Hispanotherium matritensis*: semilunaire gauche, faces antérieure (a) et latérale (b). Courelas do Covão, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 226. Échelle,  $\times 2/3$

Le pyramidal (fig. 25 du texte) a sensiblement les mêmes proportions que chez l'*Aceratherium lumiarensis* du Va. Il est haut mais plus étroit. En vue dorsale il paraît donc plus élancé. Il est aussi plus allongé dans le sens dorso-plantaire. La surface d'articulation cubitale descend un peu plus bas que chez «*C.*» *oettingenae* (HEISSIG, 1972, pl. 16, fig. 12-13-14) et de «*D.*» *causicus* (BORISSIAK, 1938, fig. 6, p. 29) chez qui la hauteur est cependant la même.

Le trapézoïde est aussi plus haut et étroit que son correspondant de l'*Aceratherium lumiarensis* du Vb. L'articulation avec le Mc II est fortement concave dans le sens dorso-palmaire. Il n'y a pas de différences notables avec celui de «*D.*» *causicus*.

L'unciforme est plus haut et étroit que chez *Diaceratherium* et plus étroit que chez *Aceratherium tetradactylum*; ce fait correspond sans doute à la disparition du Mc V.

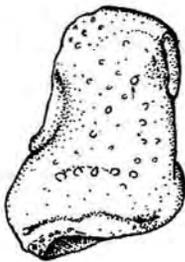


Fig. 25 — *Hispanotherium matritensis*: pyramidal gauche, face antérieure. Quinta das Flamengas, Chelas, Langhien Vb. N.º 227. Échelle,  $\times 2/3$

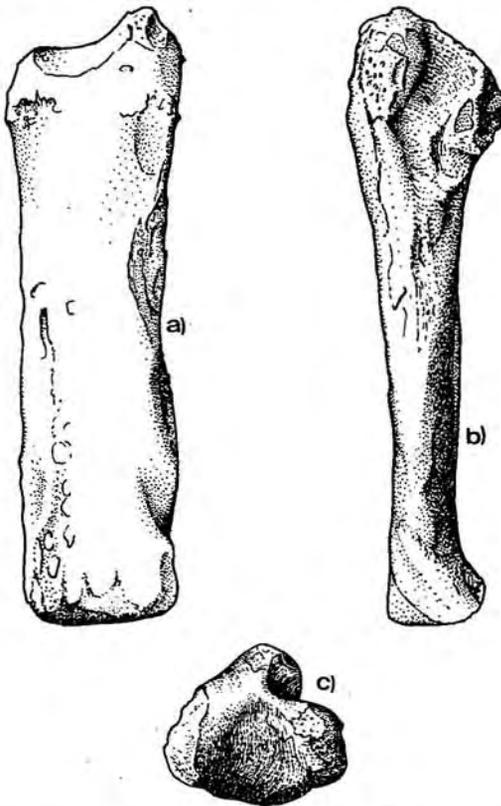


Fig. 26 — *Hispanotherium matritensis*: Mc III gauche un peu incomplet à l'extrémité distale, vues de face (a), latérale externe (b) et supérieure (c). Olival da Suzana, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 230. Échelle,  $\times 2/3$

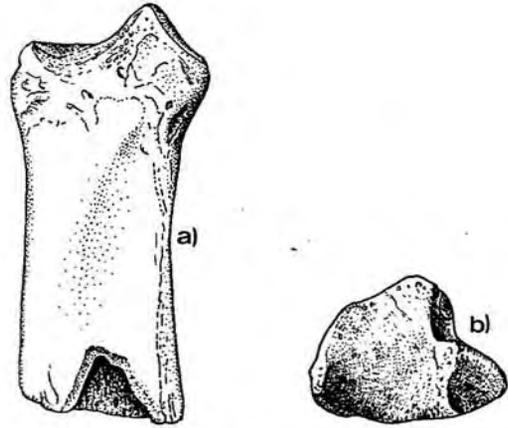


Fig. 27 — *Hispanotherium matritensis*: Mc III gauche incomplet, vues de face (a) et supérieure (b). Quinta Grande, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 233. Échelle,  $\times 2/3$

Les métacarpiens sont longs et graciles (fig. 26a, b, c et 27a, b du texte); les deux latéraux (Mc II et Mc IV) s'écartent fortement du doigt central comme le montre leur forte torsion latérale. Les extrémités proximales des trois os sont assez raccourcies dans le sens dorso-plantaire.

Mc II a la même morphologie de détail de celui de l'*Aceratherium* du Va, mais est plus grêle et plus allongé. La même gracilité relative s'observe pour les trois métacarpiens par rapport à ceux de *Aceratherium tetradactylum*. Les métapodes de *Chilotherium* sont énormément plus courts et massifs, et se rapprochent beaucoup plus de ceux de *Diaceratherium aurelianensis*, de *Brachypotherium* et de *Gaindatherium*. Le Mc IV semble un peu plus tordu que l'os correspondant de «*D.*» *causicus*.

Le fémur n'est représenté que par une diaphyse, sans doute de jeune, et plus allongée que chez *Diaceratherium* et *Chilotherium*. Le troisième trochanter est plus réduit et semble plus haut placé.

L'astragale (fig. 28a, b, c), représenté par neuf spécimens, est un os fort petit, étroit, ramassé sur lui-même, et pouvant s'inscrire approximativement dans un carré. La poulie est assez peu profonde. La surface articulaire calcanéenne postérieure est par contre relativement profonde; la surface calcanéenne antéro-interne est bien développée et légèrement plus longue que large. De profil, cet astragale est un peu plus carré que celui de «*C.*» *oettingenae* (HEISSIG, 1972, pl. 20, fig. 12-14) mais sensiblement identique à celui de «*D.*» *causicus* (BORISSIAK, 1938, p. 46, fig. 14).

Le calcanéum (fig. 29a, b du texte) est un os petit, court et ramassé sur lui-même. Le manubrium est court, haut et étroit. Les surfaces d'articulation astragaliennes sont bien dessinées; la postérieure est en forme de S dont la concavité et la convexité sont beaucoup plus accentuées que chez *Diaceratherium* et surtout *Brachypotherium*. La surface d'articulation antéro-interne pour l'astragale est assez étroite; le sustentaculum tali est d'ailleurs peu proéminent. La surface d'articulation avec le cuboïde est basse et allongée transversalement. C'est exactement le calcanéum de «*D.*» *causicus* (cf. BORISSIAK, 1938, p. 48, fig. 15).

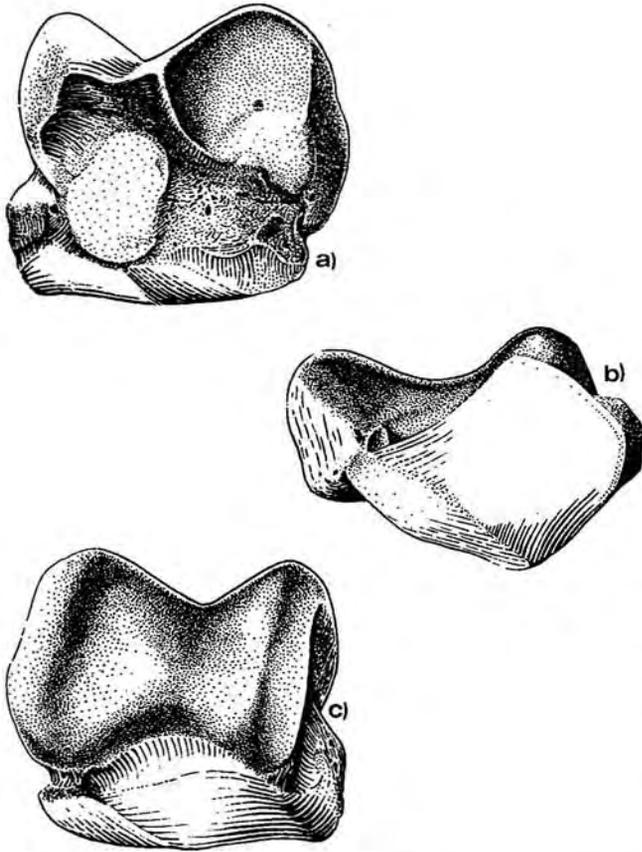


Fig. 28 — *Hispanotherium matritensis*: astragale droit, reconstitution composite basée sur les spécimens n.ºs 244 (Olival da Suzana) et 249 (Quinta da Farinheira), vues postérieure (a), distale (b) et antérieure (c). Langhien Vb. Échelle, × 2/3

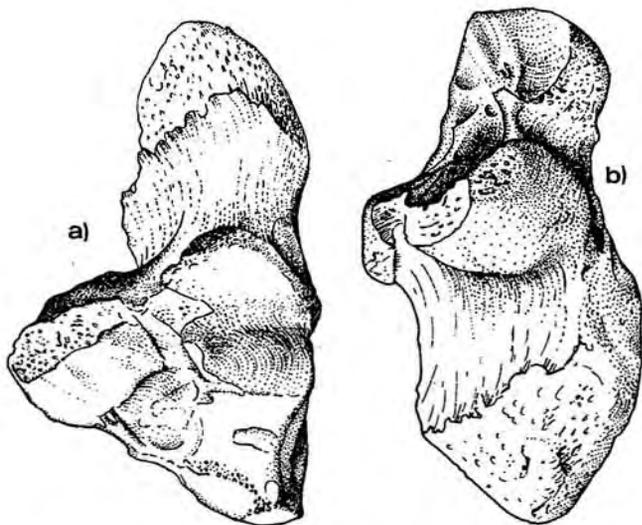


Fig. 29 — *Hispanotherium matritensis*: calcanéum gauche, vues de face (antérieure) (a) et latérale interne (b). Quinta da Farinheira, Chelas, Langhien Vb. N.º 252. Échelle, × 2/3

Le cuboïde (fig. 30a, b, c du texte) est haut et étroit, non seulement par rapport à *Diaceratherium* mais aussi par rapport à *Chilotherium*. Ses proportions se rapprochent plus de celles des *Aceratherium*. Il ne diffère pas de celui de «*D.*» *caucasicus* (BORISSIAK, 1938, p. 49, fig. 16).

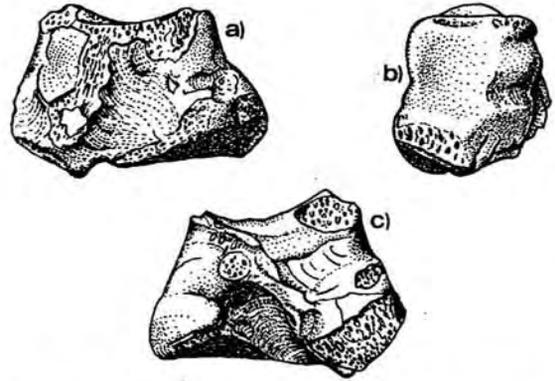


Fig. 30 — *Hispanotherium matritensis*: cuboïde gauche, vues de la face interne (médiale) (a), antérieure (b) et latérale (c). Quinta da Farinheira, au N de Chelas, Langhien Vb. N.º 255. Échelle, × 2/3

Deux métatarsiens subcomplets, Mt II et Mt III (fig. 31 du texte), ont été conservés. Tout comme les métapodes de la main, ils sont grêles et allongés, et le Mt II s'écarte du Mt III dès le premier tiers de son parcours. Bien qu'usés à l'arrière, ces os paraissent bien être raccourcis dans le sens dorso-plantaire.

Tous les ossements appartenant à l'individu de Quintanelas sont légèrement plus grands que les autres, bien que morphologiquement semblables.

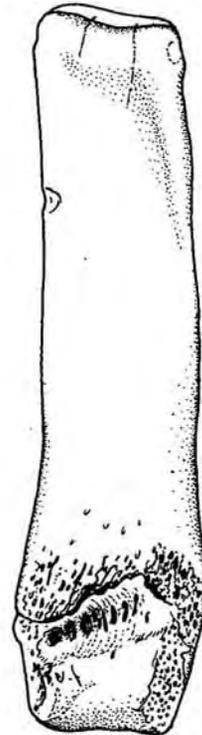


Fig. 31 — *Hispanotherium matritensis*: Mt III droit, vue de face. Quinta da Raposa, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 259. Échelle, × 2/3

### Rapports et différences

Comme on peut le constater déjà à la seule lecture de la diagnose générique, tous les caractères proposés par BELIAJEVA (1971) pour établir son genre *Begertherium* et ceux donnés par HEISSIG (1972, 1974) pour *Coementodon* et *Beliajevina* se retrouvent chez *Hispanotherium*.

Pour *Begertherium*, tous les caractères significatifs donnés par Beliajeva soit dans sa diagnose, soit dans sa description des pièces de *Begertherium borissiakii* (l'espèce type du genre), sont les mêmes que ceux qui ont servi à caractériser *Hispanotherium*. Ce sont: la subhypodontie des dents jugales, les prémolaires supérieures à ectolophe ondulé (nervures correspondant à la trace du paracône et du métacône), à protocône et hypocône se rejoignant du côté lingual et fermant la vallée interne, à crochet bien développé et crista plus faible; la mandibule basse à portion symphysaire courte, élargie et légèrement surélevée, se terminant postérieurement au niveau de l'extrémité postérieure de P<sub>2</sub>, à barre courte en avant de P<sub>2</sub>; prémolaires inférieures sans paralophide, P<sub>2</sub> étroite et allongée, P<sub>3</sub> à branche antérieure du métalophide à peine incurvée vers l'intérieur et croissant postérieur plus fortement courbé, tubercules internes (métaconide et entoconide) des deux croissants presque isolés par étirement et étranglement; molaires inférieures à paraconide développé, branches internes des deux croissants orientées obliquement (comme sur P<sub>3</sub> et sans doute sur P<sub>4</sub>) par rapport à un axe transversal, développement de cément sur les dents jugales. On pourrait ajouter, au vu de la figuration, la complication du crochet des prémolaires supérieures, l'absence de cingulum lingual sur les mêmes prémolaires supérieures et la longueur de M<sup>2</sup> par rapport à M<sup>1</sup>.

Si l'on prend d'autre part un par un les signes de la diagnose de *Coementodon* (HEISSIG, 1972, p. 50) on constate que tous les caractères cités (I<sub>2</sub> petites mais normalement développées; la muraille externe aplatie des molaires supérieures et le faible plissement secondaire de ces dernières; les prémolaires sub-molariformes, petites et non élargies; les molaires allongées et l'importance du cément qui remplit les dépressions dentaires) non seulement se retrouvent chez *Hispanotherium* mais font partie de ses signes distinctifs. Le seul point sur lequel nous n'avons pas retrouvé une identité de caractères porte sur l'aspect conique de la I<sup>1</sup>, mais nous n'avons aucun exemplaire de cette dent. La seule chose que l'on peut dire est que notre *Hispanotherium* possédait une I supérieure petite, comme le montre bien l'usure laissée sur la I<sub>2</sub>.

Enfin, si l'on compare avec nos descriptions la diagnose de *Beliajevina* (HEISSIG, 1974, p. 23), on constate que la présence de I inférieures, les molaires hypodontes, les molaires supérieures à nervures puissantes sur l'ectolophe (correspondant au paracône et au métacône mais non au mésostyle), les molaires inférieures à fort hypoconide, ainsi que les extrémités hautes et élancées, font aussi partie des caractéristiques d'*Hispanotherium*. Les structures des prémolaires supérieures sont particulièrement significatives.

L'analyse comparative de toutes les figures justificatives de ces genres confirment, à notre point de vue, l'identité des trois genres.

L'holotype de *Begertherium borissiakii* Beliajeva, espèce sur laquelle est établi le genre *Begertherium*,

est une portion de crâne avec P<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> (BELIAJEVA, 1971, p. 83, fig. 3-4) provenant du Miocène (moyen à supérieur) de Mongolie occidentale. Ces dents ne se distinguent de celles d'*Hispanotherium matritensis* de Casal das Chitas figuré par ANTUNES, VIRET et ZBYSZEWSKI (1971, pl. I) que, peut-être, par un plus grand diamètre transversal et une nervuration plus affaiblie de l'ectolophe des prémolaires. Le crochet paraît moins denticulé mais la pièce est fortement usée et ces détails s'estompent dans le creux des dents. Pour la même raison sans doute, la crista rejoint le crochet sur P<sup>3</sup>. Mais sur les pièces d'*Hispanotherium* de Quintanelas (cf. ZBYSZEWSKI, 1952, pl. II), le diamètre transversal des prémolaires est aussi allongé que sur la pièce mongole et la nervuration de l'ectolophe différente que sur les prémolaires de Casal das Chitas.

Pour *Coementodon*, l'holotype de l'espèce-type du genre, *C. oettingenae*, une M<sup>1</sup> et une M<sup>2</sup> en connexion des couches de Chinji (HEISSIG, 1972, pl. 6, fig. 1-2) ne se distingue pas de l'*Hispanotherium matritensis* du bassin de Lisbonne. Mélangées à notre matériel, ces deux dents pourraient bien difficilement en être séparées car elles ne sortent pas du cadre des variations individuelles. Elles sont même tout à fait semblables à nos échantillons n.° 186 (M<sup>1</sup>) et n.° 187 (M<sup>2</sup>). De même, les P<sup>2</sup>-P<sup>3</sup> figurées par HEISSIG (1972, pl. 6, fig. 3-4) sont absolument identiques à celles de l'*Hispanotherium matritensis* du Vb qui ont été figurées par ANTUNES, VIRET et ZBYSZEWSKI (1972, pl. I et II). Seul le degré d'usure, plus avancé sur la pièce portugaise, fait apparaître quelques différences. Peut-être aussi le cingulum postérieur est-il plus fort sur la pièce portugaise.

Quant à *Beliajevina*, l'examen des figures tant de «B.» *caucasica* (cf. BORISSIAK, 1938, pl. I) que de «B.» *tekkayi* (cf. HEISSIG, 1974, pl. 2, fig. 1-6) aboutit à un résultat similaire. L'espèce type du genre est le *Dicerorhinus caucasicus* BORISSIAK 1935 des couches à *Anchitherium* du Kuban, dans le Nord du Caucase. Les caractères les plus apparents de cette forme par rapport à *Hispanotherium matritensis* portent sur la partie linguale des dents jugales supérieures, qui est curieusement réduite et déformée sur l'animal du Caucase. Mais ce caractère, qui semble répondre plutôt à une anomalie individuelle, n'a pas été retenu, à juste titre selon nous, par HEISSIG, qui attribue à *Beliajevina* une P<sup>4</sup> (HEISSIG, 1974a, pl. 2, fig. 1-4), dont il fait d'ailleurs l'holotype de *B. tekkayi*. Cette P<sup>4</sup> est aussi élargie lingualement que les P<sup>4</sup> d'*Hispanotherium matritensis* du Portugal.

Ces genres *Begertherium* BELIAJEVA 1971, *Coementodon* HEISSIG 1972 et *Beliajevina* HEISSIG 1974, doivent donc tomber en synonymie devant *Hispanotherium* VILLALTA et CRUSAFONT 1947.

## Résultats généraux

### 1) Composition des faunes:

Dans la basse vallée du Tage, le bassin miocène a permis de retrouver, dans des conditions précises quant à la stratigraphie et prêtant à des corrélations directes

avec des formations marines, quatre faunes successives de mammifères terrestres parmi lesquelles une place importante revient aux Rhinocerotidés. Ainsi, quatre maxima de régression se sont succédés. Parmi les Rhinocerotidés, nous avons pu identifier les formes suivantes:

#### Division I (Burdigalien inférieur)

- + · *Protaceratherium tagicum* (ROMAN), \*
- + · *Diaceratherium cf. aurelianensis* (NOUEL)

#### Division IVb (Burdigalien moyen)

- + · *Prosantorhinus cf. germanicus* (WANG),
- + ● *Diaceratherium aurelianensis* (NOUEL),
- + ● *Aceratherium platyodon* MERMIER.

#### Division Va (Burdigalien supérieur)

- + · *Prosantorhinus cf. germanicus* (WANG),
- + ● *Aceratherium lumiarense* nov. sp.,
- ● *Gaïndatherium (Iberotherium) rexmanueli* nov. sg., nov. sp.

#### Division Vb (Langhien)

- + · *Prosantorhinus cf. germanicus* (WANG)\*,
- + ● *Aceratherium lumiarense* nov. sp.,
- + · *Gaïndatherium (Iberotherium) rexmanueli zbyziewskii* n. ssp. \*,
- · *Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis* (LARTET),
- · *Chilotherium ibericus* ANTUNES,
- ● *Hispanotherium matritensis* (LARTET in PRADO).

- — forme rare ou peu représentée
- — forme commune
- — forme prépondérante
- + — évolue sur place
- — immigrant
- \* — extinction à la suite

### 2) Systématique:

a) Du point de vue taxonomique, le résultat le plus important de cette étude est de signaler pour la première fois en Europe le genre *Gaïndatherium*, qui est considéré comme un ancêtre très proche du rhinocéros actuel de l'Inde, *Rhinoceros unicornis* L. Le *Gaïndatherium* du Portugal se présente comme une forme un peu différente de celles du Pakistan, et nous l'avons nommée *Gaïndatherium rexmanueli*. L'évolution de ce rameau ouest-européen se manifeste par un accroissement de taille assez sensible entre le Va et le Vb justifiant une division en deux sous-espèces:

- *Gaïndatherium rexmanueli rexmanueli* au Va, et
- *Gaïndatherium rexmanueli zbyziewskii*, au Vb.

A l'inverse de cette évolution progressive, le genre *Gaïndatherium* a évolué au Pakistan, ainsi que l'a montré HEISSIG (1972), dans le sens d'une

réduction de taille, l'espèce la plus ancienne, *G. browni*, étant plus grande que l'espèce la plus récente, *G. vidali*. Ces différences de modalités d'évolution, jointes à une assez notable différence de la morphologie dentaire, nous a amené à séparer les deux rameaux au niveau sous-générique. Nous avons nommé *Iberotherium* subgen. nov. le rameau représenté dans la Péninsule Ibérique. Nous n'avons pas voulu opposer génériquement les deux ensembles car ils sont trop proches par leur morphologie et représentent deux aspects de l'histoire d'un même groupe. D'une manière plus générale, nous estimons que la multiplication des genres est souvent néfaste à la Science, car elle tend à masquer les rapprochements et les affinités profondes existant entre les éléments faunistiques pouvant être plus ou moins éloignés dans le temps et l'espace pour des raisons secondaires. La notion de genre, tant en Paléontologie qu'en Zoologie, reste tout de même, au delà de sa réalité biologique, une notion humaine et un outil destiné à faire passer une information.

b) La richesse du matériel portugais d'*Hispanotherium matritensis* nous a permis de montrer la grande amplitude des variations individuelles, et de faire tomber en synonymie les genres *Begertherium*, *Coementodon* et *Beliajevina* qui ne dépassent guère, ou qui dépassent de trop peu, l'ampleur de ces variations. En effet, ces genres furent établis sur des différences qui, à la lumière de nos données, sont bien trop faibles pour justifier des coupures génériques.

c) L'Acerathère des niveaux Va et Vb du bassin de Lisbonne s'est révélé différent à la fois de l'*Aceratherium platyodon*, plus ancien et plus primitif, et des formes plus récentes et plus évoluées: *Ac. fahlbuschi* et *Ac. tetradactylum*. Nous l'avons nommé *Aceratherium lumiarense* nov. sp. Il est identique aux pièces de La Romieu, d'âge très voisin.

### 3) Evolution faunistique:

L'étude des Rhinocerotidés du bassin de Lisbonne, tout comme celle des autres mammifères qui les accompagnent, doit être envisagée dans le contexte plus large du cadre de l'Europe occidentale. Une partie des faunes y a pratiquement toute son histoire au cours de la période qui nous intéresse. A ce fonds commun se superposent des vagues successives d'immigrants qui transforment peu à peu et par à-coups accumulés le visage de la faune préexistante. Nous donnerons un rapide aperçu de ces deux ensembles.

#### a) Faunes autochtones

*Protaceratherium tagicum*, du Burdigalien basal de Hortas da Tripas, doit logiquement s'enraciner dans les premières formes de *Protaceratherium* connues en Europe, à savoir celles de Pechbonnieu et de Cintegabelle,

qui sont à placer aux alentours de la limite Stampien-Aquitainien.

*Diaceratherium aurelianensis* a ses ancêtres légitimes dans le *D. aginense* et le *D. lemanense* de l'Aquitainien. Il s'en distingue par des membres plus courts et plus trapus, dénotant une meilleure adaptation à des sols plutôt meubles et humides. Il est caractéristique du IVb lisbonnais et du «Burdigalien ancien» de l'Orléanais au sens de Stehlin (gisements classiques de Chilleurs-aux-Bois et Artenay). Il est relayé dans le «Burdigalien récent» (Baigneaux) par *Brachypotherium brachypus*. La descendance directe de *aurelianensis* à *Brachypotherium brachypus stehlini*, longtemps admise, est aujourd'hui rejetée. L'absence spectaculaire de *B. brachypus* au Va et au Vb peut être interprétée comme une confirmation de l'absence de filiation entre *aurelianensis* et *brachypus*. *Aceratherium platyodon* fait partie d'une lignée conservatrice qui a perduré sans grand changement du Stampien au Miocène supérieur inclus. Animaux de taille moyenne ou grande, dépourvus de cornes, à denture restée simple et aux membres assez élancés, ils représentent un modèle peu spécialisé, de type plutôt coureur, qui ne devait être strictement inféodé à aucun biotope particulier. Ceci pourrait expliquer leur relatif succès, puisqu'au cours de cette assez longue période on les retrouve à peu près dans tous les niveaux, sans être jamais prépondérants. L'*Aceratherium platyodon* ne représente qu'une étape de cette évolution; typique au IVb, il passe à une autre forme, *Aceratherium lumiarense*, un peu plus évoluée, au Va et au Vb.

#### b) Faunes immigrées

Au cours de la séquence étudiée dans le bassin de Lisbonne on voit apparaître cinq genres arrivés par migration: deux communs à toute l'Europe occidentale (*Prosantorhinus* et *Dicerorhinus*), et trois cantonnés à la seule Péninsule Ibérique (*Gaindatherium*, *Chilotherium*, *Hispanotherium*).

*Prosantorhinus*, bien représenté en Europe à partir du Burdigalien supérieur, apparaît pour la première fois au Portugal dès le Burdigalien moyen. Ne pouvant être enraciné dans les formes autochtones, il faut le considérer comme un immigrant.

*Dicerorhinus (Lartetotherium) sansaniensis*, très proche du *Dicerorhinus sumatrensis*, est connu en Europe dans un Vindobonien assez élevé (Sandelzhausen et Georgensmund en Allemagne, Sansan et La Grive en France, notamment) mais aussi à La Romieu et Baigneaux. Le genre *Dicerorhinus* est connu dans les Siwaliks au Chinji mais il y est si rare que l'on est en droit de se demander si, à cette époque, l'Inde faisait partie de son aire de dispersion.

*Gaindatherium* n'était jusqu'ici connu que dans les couches miocènes des Siwaliks au Pakistan. Sa découverte dans le Va du bassin du Tage correspond à une migration venue d'Asie. Il est immédiatement le Rhinocerotidé le plus abondant. Du Va au Vb on les voit évoluer légèrement par un sensible accroissement de taille, et se raréfier.

*Chilotherium*, de même, n'était pas connu en Europe occidentale à l'exception de la Péninsule Ibérique et il apparaît à la même époque. Tout semble indiquer qu'il a suivi la même voie d'immigration que le genre précédent.

*Hispanotherium* enfin, fut considéré longtemps comme exclusivement ibérique. Il a été retrouvé depuis en Anatolie (HEISSIG, 1974; SARAÇ, 1978), dans le Caucase sous le nom de *Beliajevina* (HEISSIG, *ibid.*), dans les Siwaliks sous le nom de *Coementodon* (HEISSIG, 1972), en Mongolie sous le nom de *Begertherium* (BELIAJEVA, 1971), et même en Chine (REN-JIE, 1978). Il présente donc une répartition comparable à celles de *Chilotherium* et de *Gaindatherium*. Arrivé en Ibérie à une époque à peine différente et venant des mêmes régions, il est logique de lui faire emprunter la même voie de migration.

#### 4) Voies de migration

Les cinq genres de Rhinocerotidés migrants dans le Miocène de Lisbonne peuvent être classés en deux lots: ceux communs au reste de l'Europe occidentale et ceux n'ayant pas débordé, en Europe, la Péninsule Ibérique.

Au premier lot appartiennent *Prosantorhinus* et *Dicerorhinus*, bien connus dans les gisements du Miocène moyen de France et d'Allemagne particulièrement. Il est logique de considérer que la voie de migration empruntée par ces animaux fut la plateforme européenne qu'ils traversèrent avant d'atteindre la Péninsule.

Par contre, les trois genres *Gaindatherium*, *Chilotherium* et *Hispanotherium* n'ont jamais été signalés en Europe en dehors de la Péninsule Ibérique. Comment ces animaux, évidemment originaires d'Asie, ont-ils pu atteindre les confins atlantiques de l'Europe? Trois solutions se présentent à l'esprit: la voie nord-atlantique, à travers l'Europe, la voie sud-téthysienne par le nord de l'Afrique et une voie médio-téthysienne, à travers l'archipel constitué par les fragments émergés de l'arc alpin au sens large. Envisageons tour à tour ces trois hypothèses.

1) La voie nord-téthysienne est la route normale empruntée depuis l'Eocène par la majorité des mammifères immigrants en Europe occidentale. Les formes asiatiques ont déferlé par les plaines de la plateforme russe et de la plateforme européenne pour venir jusque dans nos régions. C'est la voie certainement utilisée par *Prosantorhinus* et *Dicerorhinus*, comme on vient de le voir. Mais ici se dresse une grave difficulté. Ni *Gaindatherium*, ni *Chilotherium*, ni *Hispanotherium* n'ont jamais été retrouvés dans les gisements pourtant si nombreux de la même époque dans l'Europe nord-pyrénéenne. On pourrait objecter qu'une forme comme *Hispanotherium*, légère, peut-être coureuse et en tous cas à forte tendance hypsodonte était beaucoup mieux adaptée à un milieu de savane qu'à un milieu de forêt ou de marécage et qu'en conséquence elle a évité les grandes plaines couvertes de végétation haute et aurait pu longer une frange périlittorale côtière plus sèche, sorte de côte d'Azur miocène au climat un peu différent du reste de l'Europe. Mais

outre la gratuité de cette hypothèse et le fait que les fleuves devaient déboucher dans la mer par des deltas très étalés et encombrés de végétation, cette explication ne convient pas pour *Gaindatherium* qui, malgré sa tendance à l'hypsodontie, pouvait fréquenter, comme ses proches collatéraux *Rhinoceros unicornis* et *Eurhinoceros sondaicus*, les régions de forêts humides, à plus ou moins forte densité de marécages. Force nous est donc de rejeter l'hypothèse d'une pénétration par la plateforme européenne.

2) La seconde voie de migration envisageable est le passage par le nord de l'Afrique. Cette hypothèse a le mérite de résoudre les difficultés soulevées plus haut par l'absence de *Gaindatherium*, *Chilotherium* et *Hispanotherium* dans les gisements européens situés au nord des Pyrénées. Mais ces trois genres n'ont pas été non plus retrouvés en Afrique. Ni dans les gisements à peine plus anciens de la bordure méditerranéenne (Mogharra, Jebel Zelten), ni ceux plus anciens, du même âge ou légèrement plus récents de l'Est africain (Koru, Songhor, Rusinga Island, Maboko, Fort Ternan, etc.). De plus et surtout, les reconstitutions paléogéographiques actuelles indiquent, pour le Miocène inférieur et le début du Miocène moyen, même avant la grande transgression du Serravalien, une Mésogée largement ouverte à l'Ouest, avec une distance de plus de 500 kilomètres séparant la Péninsule Ibérique du continent africain. Il faut donc abandonner l'hypothèse d'un passage par l'Afrique.

3) Nous sommes donc amenés à considérer une troisième voie de migration, envisagée pour la première fois à notre connaissance dans les relations faunistiques continentales entre l'Asie et la Péninsule Ibérique (GINSBURG et ANTUNES, 1979; ANTUNES, 1979). C'est la voie médio-mésogéenne. Au Miocène inférieur et au début du Miocène moyen, l'arc alpin, alors en pleine évolution, formait des chapelets d'îles plus ou moins rapprochés les uns des autres et pouvant, du Zagros au massif bétique, servir à la fois de passage à des animaux capables de nager et de barrière infranchissable à d'autres.

Outre l'impossibilité de passage par le Nord et le Sud de la Mésogée, quelques facteurs plaident fortement en faveur de cette hypothèse.

Tout d'abord la répartition paléogéographique du genre *Hispanotherium* est révélatrice. Ce genre est actuellement connu dans le Miocène moyen :

— Dans le bassin du Tage à Lisbonne et en Espagne, au Sud de la chaîne centrale ibérique et de son prolongement oriental vers la plaine de l'Ebre (ANTUNES, *in litt.*).

— En Anatolie où HEISSIG (1974) l'a signalé sous le nom de *Hispanotherium grimmi* HEISSIG et de *Beliajevina tekkayi* HEISSIG, tandis que SARAÇ (1978) y a décrit d'autre matériel sous le nom de *Hispanotherium alpani* n. sp.

— Dans le Caucase, où il a été d'abord signalé par BORISSIAK (1935 et 1938) sous le nom de *Dicerorhinus*

*caucasicus*, puis par HEISSIG (1974) sous celui de *Beliajevina caucasica* (BORISSIAK).

— Aux Indes, dans les Siwaliks où HEISSIG (1972) a décrit et figuré, sous le nom de *Coementodon oettingenae* des pièces qui lui appartiennent manifestement.

— En Mongolie, signalé par BELIAJEVA (1971) sous le nom de *Begertherium borissiakii*.

— En Chine dans le Miocène moyen de Lintung, signalé par REN-JIE (1978) sous le nom de *Hispanotherium lintungensis* nov. sp.

Tous ces fossiles sont sensiblement du même âge. Légèrement plus ancien semble être le petit *Hispanotherium* des Bugti Hills du Pakistan que HEISSIG (1976, p. 96) a appelé *Coementodon* sp. et qui proviendrait du Miocène inférieur. Or le Caucase et la Turquie étaient au Miocène moyen séparés de la côte Sud de la Russie par une Paratéthys particulièrement large à ce niveau. Donc *Hispanotherium*, en Méditerranée orientale, est nettement caractérisé sur des massifs émergés relevant de l'arc alpin, et connu ni plus au Nord ni plus au Sud.

L'aire d'expansion de *Chilotherium* complète ce schéma. En effet, ce genre, avant le Miocène supérieur, n'était jusqu'à ces jours connu que dans les Siwaliks (plus précisément dans le Chinji inférieur, où Heissig l'a signalé sous le nom de *Chilotherium intermedium*) et au Portugal. Or Cl. Guérin (communication personnelle) vient de repérer sa présence dans le Miocène moyen des environs de Rome (Italie), c'est-à-dire en plein cœur de l'arc insulaire alpin.

D'autre part, à l'autre extrémité de la Mésogée, le Sud de la Péninsule Ibérique a été le théâtre de mouvements orogéniques importants à la fin du Burdigalien et au début du Langhien (phase tectonique néo-castillane). En même temps que les reliefs de la chaîne centrale ibérique subissaient un important rajeunissement, le bassin du Tage se creusait en gouttière parallèlement à cette chaîne et fonctionnait comme un piège à sédiment particulièrement actif. Au Sud de Lisbonne ce Néogène atteint plus de 1200 mètres et à Madrid plus de 2000 mètres. La cause la plus logique de l'approfondissement de cette gouttière, activement et rapidement remplie, est la collusion du massif bétique contre le vieux craton hespérique. Un tel rapprochement des blocs, à une époque où les faunes migrantes sont signalées, laisse inévitablement penser à une voie de passage possible pour des animaux terrestres, passage direct ou bras de mer étroit que des animaux nageurs, ou simplement puissants, pouvaient franchir.

Au Miocène inférieur et au début du Miocène moyen, les reconstitutions paléogéographiques actuelles montrent le long de l'Arc alpin, de l'Iran à la Bétique, plusieurs bras de mer étroits que des mouvements tectoniques, particulièrement intenses à cette période, ont pu temporairement réduire ou effacer, entre le Zagros et l'Anatolie et le massif balkanique, ce dernier et les Dinarides, les Dinarides et le massif de Trieste, le massif de Trieste et l'Arc alpin sensu stricto, lui-même relié directement par le massif corso-sarde et sans doute les Baléares à la région nord-bétique.

Ainsi *Gaindatherium*, *Chilotherium* et *Hispanotherium* semblent bien avoir gagné le bassin du Tage par la voie médio-mésogéenne. Ce passage par l'Arc alpin a été éphémère. Il a été emprunté à la fin du Burdigalien par *Gaindatherium*, puis au début du Langhien par *Chilotherium* et *Hispanotherium*. La grande transgression serravalienne est venue l'interrompre.

On peut enfin noter qu'au-dessus de l'horizon Vb, les trois migrants «médio-mésogéens» (*Gaindatherium*, *Chilotherium* et *Hispanotherium*) sont totalement inconnus. Leur présence dans le bassin du Tage a donc été de très courte durée. Or tous trois ont des dents à tendance hypsodonte et renforcées par du ciment, caractères que l'on doit mettre en relation avec un régime alimentaire à base d'herbes dures telles que les graminées, évoquant un paysage de savane ou de steppe. Au niveau Vb, un tel biotope semble bien s'appliquer à la région de Lisbonne; des dépôts arkosiques à feldspaths bien conservés sont incompatibles avec un lessivage intensif. Au-dessus, la transgression du Serravalien a modifié le climat dans le sens d'un accroissement d'humidité. Dans la région de Santarem, une cinquantaine de kilomètres en amont de Lisbonne, la mer serravalienne a laissé des dépôts de bordure (marnes à huîtres) qui sont recouverts par des marnes verdâtres continentales montant jusque dans le Vallésien et ayant livré quelques gisements à plantes hygrophiles tant dans le Miocène moyen que dans le Vallésien. Ces gisements à plantes, ainsi que l'absence de tout dépôt à évaporite en bordure de la mer à la fin du Miocène moyen jusqu'au début du Miocène supérieur, révèle un climat assez humide. De telles conditions expliquent la disparition, dès le début de cette époque, d'animaux inféodés à une végétation de climat sec.

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Cette révision des Rhinocerotidés miocènes de la région de Lisbonne a permis d'établir les résultats suivants:

1) Vers le sommet de la division I (échelle stratigraphique locale; âge des couches à mammifères, Burdigalien inférieur), deux Rhinocerotidés seulement sont connus, *Protaceratherium tagicus* (ROMAN) et *Diaceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL). *P. tagicus* est une forme ayant évolué sur place, à partir des premiers *Protaceratherium*; *D.* cf. *aurelianensis* s'enracine aisément dans une forme plus ancienne de France: *D. aginense* de l'Aquitainien, elle-même descendant du *B. lemanense* du Stampien.

2) Dans la division IVb (Burdigalien), trois formes sont connues, toutes les trois communes à l'Orléanien moyen et supérieur de France, à savoir *Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG), *Diaceratherium aurelianensis* (descendant du *D.* cf. *aurelianensis* du niveau précédent) et *Aceratherium platyodon* MERMIER.

3) Dans la division Va (Burdigalien supérieur), *Prosantorhinus* cf. *germanicus* persiste sans évoluer; *Aceratherium lumiarense* nov. sp. montre un degré d'évolution plus grand que l'*A. platyodon* du IVb et doit en être le logique descendant.

4) Au même niveau Va, apparaît par migration une forme tout à fait inédite pour l'Europe, même au niveau générique: *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli* nov. sgen., nov. sp. Inconnu dans les gisements contemporains de l'Europe nord-pyrénéenne (France, Allemagne, etc.), il semble bien avoir gagné l'Ibérie à partir de l'Inde où le genre est connu, par l'Arc alpin peu disloqué et formant un archipel plus ou moins continu du Zagros au massif bétique. Animal fort et capable de nager, comme ses collatéraux proches *Rhinoceros unicornis* et *Eurhinoceros sondaicus*, il était certainement capable de traverser d'étroits bras de mer. Il est intéressant de noter que dans le bassin de Lisbonne il remplace *Diaceratherium aurelianensis* tandis qu'à la même époque ce dernier est remplacé dans le reste de l'Europe, en France notamment (sables de l'Orléanais et Bassin de la Garonne), par *Brachypotherium brachypus*. Il apparaît nettement que les deux migrations sont contemporaines mais les deux migrants, écologiquement un peu différents, et originaires de contrées différentes, n'ont pas emprunté le même chemin migratoire. Plus hypsodonte, donc très vraisemblablement plus apte à vivre en milieu plus sec, *Gaindatherium* a pris une voie plus méridionale.

5) La division Vb (Langhien) voit le nombre de taxons de Rhinocerotidés doubler, par la persistance des trois taxons du Va et l'apparition de trois autres. De ces derniers, *Dicerorhinus sansaniensis* (LARTET), commun dès l'Orléanien supérieur en France, doit vraisemblablement arriver par la plateforme européenne. Par contre *Chilotherium ibericus* ANTUNES et *Hispanotherium matritensis* (LARTET in PRADO), inconnus en Europe hors de la Péninsule Ibérique, ont dû aussi emprunter la voie mésogéenne, par la suite de reliefs émergés formant une guirlande d'îles d'une extrémité de la Méditerranée à l'autre. *Chilotherium* et *Hispanotherium*, à nette tendance hypsodonte comme *Gaindatherium*, ont utilisé la même voie migratoire car ils venaient du même centre de dispersion en Asie et devaient avoir des habitudes écologiques voisines. D'ailleurs, *Hispanotherium* est connu déjà dans les éléments orientaux de l'archipel alpin: en Anatolie et au Caucase, et un *Chilotherium* apparaît également en Italie.

Durant la courte période qui correspond aux dépôts du Vb de Lisbonne a donc vu coexister six espèces de Rhinocerotidés, appartenant à six genres différents. Cette anomalie écologique s'explique fort bien par le fait de la situation géographique du bas bassin du Tage, se trouvant à la confluence de deux voies de migration, une venant du Nord-Est, l'autre venant du Sud-Est. Une telle coexistence ne pouvait durer et de fait, dès les niveaux suivants, correspondant au Serravalien, les trois migrants

venus de la Bétique disparaissent. L'infléchissement du climat dans le sens de l'humidité — corrélatif à la transgression serravaliennne — n'a pu être favorable à ces formes plus ou moins égarées en ce bout de continent, et mieux adaptés à des climats plus secs. Seuls subsistent au Serravalien, dans la Péninsule Ibérique, que des formes communes au bassin d'Aquitaine: *Aceratherium* cf. *tetractylum*, *Dicerorhinus* (*Lartetotherium*) *sansaniensis* et *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorrensis*.

6) En définitive, l'étude des Rhinocerotidés miocènes de Lisbonne a permis de faire connaître une voie nouvelle de migration, la voie médio-mésogéenne. Il serait intéressant d'examiner à la lumière de ce schéma la position et l'origine des autres formes de mammifères miocènes endémiques de la Péninsule Ibérique, tel le Cervidé *Palaeoplatyceros hispanicus* ou les Gliridés *Praearmantomys* (*P. ginsburgi* et *P. crusafonti*) et *Armantomys* (*A. aragonensis*).

## BIBLIOGRAPHIE

- ABEL, O. (1910) — *Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas*. Abh. Geol. Reichs., 20 (3): 1-52, 2 pl., Wien.
- ANTUNES, M. T. (1960) — *Notes sur la géologie et la paléontologie du Miocène de Lisbonne. — I. Stratigraphie et faunes de mammifères terrestres*. Bol. Soc. Geol. Portugal, XIII: 257-267, 1 tabl., 1 pl., Porto.
- (1969) — *Mamíferos não marinhos do Miocénico de Lisboa: ecologia e estratigrafia*. Bol. Soc. Geol. Portugal, XVII: 75-85, 1 tabl., Porto.
- (1971) — *Vertebrados fósseis da região de Lisboa; seu enquadramento paleoecológico. III Curso Extens. Univ. Ciênc. Geol., Centr. Estud. Geol. Fac. Ciênc. Lisboa, 49-72, 7 pl.*
- (1972) — *Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne — Un nouveau Rhinocerotidé, Chilotherium ibericus n. sp.* Bol. Mus. Lab. Miner. Geol. Fac. Ciênc., 13 (1): 25-33, 3 pl., Lisboa.
- (1979) — «Hispanotherium fauna» in *iberian middle Miocene, its importance and paleogeographical meaning*. Ann. Géol. Pays Hélién. Tome Hors série, fasc. I: 19-26, 1 fig., Athènes VII th International Congress on Mediterranean Neogene.
- ANTUNES, M. T., GINSBURG, L., TORQUATO, J. R. et UBALDO, M. de LOURDES (1973) — *Age des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire moyenne (France)*. C. R. Acad. Sc. Paris, 277-D: 2313-2316, 1 tabl.
- ANTUNES, M. T., VIRET, J. et ZBYSZEWSKI, G. (1972) — *Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne. — X. Une conférence de J. Viret sur l'Hispanotherium (Rhinocerotidae). Quelques données complémentaires, autochtonie et endémisme*. Bol. Mus. Lab. Miner. Geol. Fac. Ciênc., 13 (1): 5-23, 5 fig., 2 pl., Lisboa.
- ASTRE, G. (1925) — *Le plus ancien Cératorhiné connu en Europe*. Bull. Soc. Géol. Fr., S.4, 25: 383-389, 1 fig.
- (1933) — *Sur quelques mammifères oligocènes de la vallée de l'Ariège*. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, 65: 120-126.
- BELIAJEVA, E. I. (1971) — *Über einige Nashörner, Familie Rhinocerotidae, aus dem Neogen Westlichen Mongolei (russ.)*. — Fauna Mesozoja i Kajnozozja zapadnoj Mongolii, 3: 78-97, 7 fig., 9 tabl., Moscou.
- BERGOUNIOUX, F. M., ZBYSZEWSKI, G. et CROUZEL, F. (1953) — *Les Mastodontes miocènes du Portugal*. Mém. Serv. Géol. Portugal, n.º 1, N. S.: 1-139, fig. A-H, tabl., 60 pl., Lisbonne.
- BONIS, L. de (1973) — *Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Périssodactyles*. Mém. Mus. natl. Hist. Nat., N. S., sér. C, Sc. de la Terre, XXVIII: 1-192, 50 fig., 14 pl., Paris.
- BORISSIAK, A. (1935) — *Neue Materialien zur Phylogenie der Dicerorhinae*. C. R. Acad. Sc. URSS, III (VIII), 8 (68): 381-384, 2 fig.
- (1938) — *A new Dicerorhinus from the Middle Miocene of North Caucasus*. Trav. Inst. Paléozool., Acad. Sc. URSS, VIII (2): 1-69, 20 fig., 2 pl., Moscou, Leningrad.
- COLBERT, E. H. (1934) — *A new Rhinoceros from the Siwalik beds of India*. Amer. Mus. Novitates, 749: 1-13, 5 fig., New York.
- (1942) — *Notes on the Lesser One-Horned Rhinoceros, Rhinoceros sondaicus. 2. The position of Rhinoceros sondaicus in the phylogeny of the genus Rhinoceros*. Amer. Mus. Novitates, 1207: 1-6, 3 fig., New York.
- COTTER, J. C. B. (1903-1904) — *Esquisse géologique du miocène marin portugais. In: Molusques tertiaires du Portugal. Planches de Céphalopodes, etc.* Mém. Com. Serv. Geol. Portugal.
- CRUSAFONT, M. et VILLALTA, J. F. (1947) — *Sobre un interesante Rhinocerotone (Hispanotherium nov. gen.) del Mioceno del Valle del Manzanares*. Las Ciencias, 12, 4: 869-883, 4 fig., Madrid.
- CRUSAFONT, M., VILLALTA, J. F. et TRUYOLS, J. (1955) — *El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés*. Mem. Com. Inst. Geol., Diput. Prov. Barcelona, XII: 1-272, 54 fig., 11 pl.
- DIETRICH, W. O. (1931) — *Neue Nashornreste aus Schwaben (Diaceratherium tomerdingensis n. g. n. sp.)*. Zeitsch. Säuget. 6 (5): 203-220, 23 fig., 2 pl.
- GINSBURG, L. (1972) — *Sur l'âge des Mammifères des faluns miocènes du Nord de la Loire*. C. R. Acad. Sc. Paris, 274-D: 3345-3347.
- (1974) — *Les Rhinocerotidés du Miocène de Sansan (Gers)*. C. R. Acad. Sc. Paris, 278-D: 597-600, 1 fig.
- (1980) — *Hyainailourus sulzeri, Mammifère Créodonte du Miocène d'Europe*. Ann. Paléont. 66 (1): 19-73, 47 fig.
- GINSBURG, L. et ANTUNES, M. T. (1968) — *Amphicyon giganteus carnassier géant du Miocène*. Ann. Paléont. (Vert.), LIV (1): 1-32, 31 fig., 1 pl., Paris.

- (1979) — *Les Rhinocerotidés du Miocène inférieur et moyen de Lisbonne (Portugal). Succession stratigraphique et incidences paléogéographiques.* C. R. Acad. Sc. Paris, t. 288: 493-495.
- GINSBURG, L. et GUERIN, C. (1979) — *Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit Rhinocerotidé miocène Aceratherium (Alicornops) simorreense (Lartet 1851) nov. subgen.* C. R. somm. Soc. Geol. Fr., 3: 114-116, 1 fig.
- GLOGER, C. W. L. (1841) — *Gemeinnütziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte.* Aug. Schultz and Comp., vol. 1, XXXIV + 495 p. Breslau.
- HEISSIG, K. (1969) — *Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozän Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung.* Bayer. Akad. Wissensch. Math.-Naturl. Kl., Abh., N. F. 138: 1-133, 34 fig., 24 tabl., 5 pl., München.
- (1972a) — *Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten.* Bayer. Akad. Wissensch., Math.-Naturl. Kl., Abh., N. F. 152: 1-112, 3 fig., 41 tabl., 25 pl., München.
- (1972b) — *Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mamm.), Systematik und Ökologie.* Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. Hist. Geol., 12: 57-81, 2 fig., 3 tabl., 1 pl., München.
- (1974a) — *Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens.* Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. Hist. Geol., 14: 21-35, 1 pl., München.
- (1974b) — *Prosanthorhinus pro Brachypodella Heissig 1972 (Rhinocerotidae, Mammalia) (= non Brachypodella Beck 1837 (Gastropoda)).* Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. Hist. Geol., 14: 37, München.
- (1976) — *Rhinocerotidae (Mammalia) aus der Anchitherium-Fauna Anatoliens.* Geol. Jahrb., 19: 3-121, 40 fig., 24 tabl., 5 pl. Hannover.
- KAUP, J. J. (1832) — *Über Rhinoceros incisivus Cuv. und eine neue Art, Rhinoceros Schleiermacheri.* Isis, 8: 898-904, 2 fig., 1 tabl., Dresden.
- LAVOCAT, R. (1951) — *Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay.* Sciences et Avenir Edit., p. 1-153, 26 pl., 1 carte, Paris.
- MERMIER, E. (1895) — *Sur la découverte d'une nouvelle espèce d'Aceratherium dans la molasse burdigalienne de Royans.* Ann. Soc. Linn. Lyon, (n. s.) XLII: 163-189, 8 fig., 1 pl.
- NOUEL, A. (1866) — *Mémoire sur un nouveau Rhinocéros fossile.* Mém. Soc. Agric. Sc. B.-Lett. Arts Orléans, VIII: 1-13, 5 pl.
- OSBORN, H. F., (1900) — *Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe.* Bull. amer. Mus. nat. Hist., 8: 229-267, 19 fig., 1 tabl., New York.
- PRADO, Casiano de (1864) — *Descripcion fisica y geologica de la provincia de Madrid.* Madrid: Imp. Nac., XVI + 219 p., 98 fig., 4 pl.
- REN-JIE, Z. (1978) — *A primitive Elasmothere from the Miocene of Lintung, Shensi.* Professional papers of Stratigraphy and Palaeontology, n.º 7: 122-126, 1 fig., pl. 14. Chinese Academy of Geological Sciences, Geological Publishing house, Peking, China.
- RINGSTRÖM, T. J. (1924) — *Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas.* Pal. sinica, C, 1 (4): 1-159, 92 fig., 12 pl., Peking.
- (1927) — *Über quartäre und jungtertiäre Rhinocerotiden aus China und der Mongolei.* Palaeont. sinica, C, 4 (3): 1-21, 1 fig., 2 pl., Peking.
- ROMAN, F. (1907) — *Le Néogène continental dans la basse vallée du Tage (rive droite).* Paléontologie. Comm. Serv. Géol. Portugal, p. 1-88, 10 fig., 5 pl., Lisbonne.
- (1924) — *Contribution à l'étude de la Faune de Mammifères des Littorinenkalk (Oligocène supérieur) du bassin de Mayence. — Les Rhinocéros.* Trav. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon, 7 (6): 1-54, 25 fig., 5 pl.
- ROMAN, F. et VIRET, J. (1934) — *La faune de Mammifères du Burdigalien de la Romieu (Gers).* Mém. Soc. Géol. Fr., N. S. 21: 1-67, 25 fig., 12 pl., Paris.
- SARAÇ, G. (1978) — *A new Hispanotherium species (Mammalia, Rhinocerotidae): Hispanotherium alpani n. sp. from the upper Miocene of southwest Anatolia.* Bull. of the Mineral Research and Exploration Institute of Turkey, n.º 89, 1977: 90-95, 2 fig., 1 pl.
- VILLALTA, J. F. et CRUSAFONT, M. (1955) — *Chilotherium quintanelensis Zebysz., sinonimo de Hispanotherium matritensis (Prado).* Not. Com. Inst. Geol. Min. Esp., 37: 1-9, 4 fig., Madrid.
- WANG, K.-M. (1928) — *Die obermiozänen Rhinocerotiden von Bayern.* Palaeont. Z., 10 (1-4): 184-211, 10 pl., Berlin.
- (1929) — *Die fossilen Rhinocerotiden des Wiener Beckens.* Mem. Geol. Inst. China, 7: 53-59, 3 pl., Peking.
- ZBYSZEWSKI, G. (1952) — *Les mammifères miocènes de Quintanelas (Sabugo).* Com. Serv. Geol. Portugal, 33: 1-22, 10 pl., Lisboa.
- (1949) — *Les Vertébrés du Burdigalien supérieur de Lisbonne.* Mém. Serv. Geol. Portugal, 1-77, 22 pl., Lisboa.