

Phylogénie et évolution des **Elasmotheriina**

(Mammalia, Rhinocerotidae)

Pierre-Olivier Antoine

Tapirus

Hyrachyus

Rhinoceros

Teleoceras

Plesiaceratherium

Protaceratherium

Diceratherium

Menoceras

Hispanotherium

Elasmotherium

SOMMAIRE

RÉSUMÉ	9
EXTENDED ABSTRACT	11
INTRODUCTION	13
MATÉRIEL ET MÉTHODES	15
Cadre biostratigraphique et systématique	15
Évolution spatiotemporelle des Rhinocerotoida	21
Évolution spatiotemporelle des Rhinocerotidae	22
Historique des Elasmotheriina	24
Présentation de la méthode (analyse de parcimonie)	26
Matériel étudié	31
Les Elasmotheriina contrôlés dans l'analyse	39
CARACTÈRES ANATOMIQUES	77
Caractères crâniens	77
Caractères mandibulaires	114
Caractères dentaires	121
Caractères du squelette postcrânien	182
ANALYSE DE PARCIMONIE	233
Analyse de la matrice complète (analyse de référence)	233
Analyses partielles	268
Analyses restreintes en termes de taxons	278
Confrontation avec les phylogénies déjà parues	287
Variations ontogénétiques et phylogénie : l'exemple d' « <i>Aegyrcitherium</i> » <i>beonense</i>	297
IMPLICATIONS TAXONOMIQUES	300
Classification des Rhinocerotidae traités dans l'analyse de référence	300
Systématique des Elasmotheriina	301
Diagnose cladistique des Elasmotheriinae disponibles	308
Classification des Elasmotheriina	314

IMPLICATIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES	315
Arbre phylogénétique des Elamotheriinae	315
Extension stratigraphique des Elasmotheriinae : hypothèses et conjectures.....	315
ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES ELASMOTHERIINA	319
Miocène inférieur	319
Miocène moyen	320
Miocène supérieur.....	320
Pliocène et Pléistocène	321
Conclusion	321
IMPLICATIONS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES.....	323
La dispersion des Elasmotheriina.....	323
Conclusion	332
CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES.....	333
REMERCIEMENTS	334
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	335
ANNEXES.....	346
INDEX.....	351

RÉSUMÉ

ANTOINE P.O. 2002. — Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188 : 1-359. Paris ISBN: 2-85653-542-9.

Les Elasmotheriina (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) sont replacés dans leur cadre systématique, spatiotemporel et historique. 282 caractères anatomiques (52 crâniens, 10 mandibulaires, 120 dentaires, 100 postcrâniens) sont décrits et illustrés. Trois arbres également parcimonieux (1247 pas ; I.C.=0,30 ; I.R.=0,58) sont obtenus dans l'analyse cladistique fondée sur les 282 caractères contrôlés chez 36 taxons terminaux : 4 extra-groupes, 19 Elasmotheriina (=groupe interne), 13 Rhinocerotidae (=groupe de branchement). L'arbre de consensus strict est de la forme (Rhinocerotidae ((Rhinocerotinae (Rhinocerotini (Rhinocerotina, Teleoceratina) (Elasmotheriinae (*Diceratherium armatum*, Elasmotheriini (*Menoceras arikarensense* (Elasmotheriina)))))). Plusieurs analyses de parcimonie fractionnées sont effectuées : des analyses partielles fondées sur une partie des caractères et des analyses restreintes en termes de taxons. Un parallélisme évolutif est mis en évidence entre les Elasmotheriina évolués et certains Rhinocerotina ; la séquence de branchement des Elasmotheriina est confirmée et l'influence de l'échantillonnage taxonomique contrôlée. Une classification provisoire des Rhinocerotidae est proposée. La systématique des Elasmotheriina est révisée et les diagnoses cladistiques établies. Le cladogramme des Elasmotheriinae révisés est confronté aux données stratigraphiques : plusieurs lignées-fantômes sont supposées ; les principaux traits de l'évolution morphologique des Elasmotheriina sont récapitulés et leur intérêt biostratigraphique discuté. Les différentes phases de dispersion des Elasmotheriinae (Oligocène/Pléistocène supérieur) sont replacées dans leur contexte paléobiogéographique. L'évolution et les fluctuations de distribution géographique des Elasmotheriina depuis le Miocène inférieur sont mises en relation avec l'évolution de leur régime alimentaire.

ABSTRACT

ANTOINE P.O. 2002. — Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188 : 1-359. Paris ISBN: 2-85653-542-9.

The Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae): phylogeny and evolution.

Systematic, spatiotemporal and historical backgrounds of the Elasmotheriina (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) are discussed. 282 anatomical characters (52 cranials, 10 mandibulars, 120 dentals, 100 postcranials) are described and figured. Three equally parsimonious trees (1247 steps; C.I.=0,30; R.I.=0,58) are obtained, based on 282 characters and 36 terminals (4 outgroups, 19 Elasmotheriina (ingroup), 13 Rhinocerotidae (« branching group »)). The strict consensus tree is [Rhinocerotidae [[Rhinocerotinae [Rhinocerotini [Rhinocerotina, Teleoceratina]]] [Elasmotheriinae [*Diceratherium armatum* [Elasmotheriini [*Menoceras arikarensense*, Elasmotheriina]]]]]. Separate analyses with restricted numbers of characters and/or terminals identify a parallelism between Rhinocerotina and evolved Elasmotheriina. Influence of taxonomic sample and robustness of phylogenetic relations within Elasmotheriinae are tested. A provisional classification of the Rhinocerotidae is proposed. Revised systematics and cladistic diagnoses of Elasmotheriinae are also given. Examination of stratigraphical occurrences suggests ghost lineages within Elasmotheriina. The evolutionary trends of the subtribe are discussed in a biostratigraphical framework. Dispersion of Elasmotheriinae from early Miocene to late Pleistocene is hypothesized, based on palaeobiogeographical data. Evolution and variation of the geographical distribution of Elasmotheriina appear to be linked to the evolution of their diet.

EXTENDED ABSTRACT

ANTOINE P.O. 2002. — Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188 : 1-359. Paris ISBN: 2-85653-542-9.

The Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae): phylogeny and evolution.

The Elasmotheriina Bonaparte, 1845 are fossil rhinocerotids classically considered as close relatives of living rhinoceroses. Although they were widespread and well diversified throughout the Neogene in Eurasia, most species are still poorly documented. No global revision of the Elasmotheriina has been undertaken since the first description of *Elasmotherium* by Fischer (1808). This is the aim of the present volume. The morphological phylogeny of the Elasmotheriina and selected perissodactyls is inferred, leading to a provisional phylogenetic classification of the Rhinocerotidae Owen, 1845. Such a cladistic analysis enables a refinement of biostratigraphical, palaeobiogeographical and palaeoecological scenarios.

First, the evolution of higher systematics within Perissodactyla Owen, 1848 and Rhinocerotidae Owen, 1845 is reviewed, from Owen (1848) to McKenna & Bell (1997) and Heissig (1999). Geographical and stratigraphical distributions of the Rhinocerotidae, the Rhinocerotidae, and the Elasmotheriina are respectively detailed. A review of the Elasmotheriina concept throughout the 19th and 20th centuries shows that descriptions of new taxa go from the largest and most recent animals (e.g. *Elasmotherium* Fischer, 1808) towards the smallest and earliest ones, up to *Bugtirhinus* Antoine & Welcomme, 2000.

Principles of phylogenetic analyses using parsimony and based on morphological characters are examined (i.e., adequacy, weighting, missing data, ontogeny, sexual dimorphism, stratigraphy and cladistics). The cladistic analysis includes 36 terminals. The rooting is made by using four outgroups, each used in turn: the living tapir *Tapirus terrestris*, the early rhinocerotid *Hyrachyus eximius*, and the primitive rhinocerotids *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. The ingroup *sensu stricto* is composed of 19 Elasmotheriina (exhaustive). In addition, a set of 13 rhinocerotid species, thought to be more closely related to the Elasmotheriina than are the outgroups, is included in the analysis in order to determine the branching sequence of the Elasmotheriina within Rhinocerotidae. This set is therefore termed the “branching group”.

The material referred to in this study (Elasmotheriina and other relevant taxa, including living and fossil perissodactyls) is listed and located (localities, ages, collections).

282 anatomical characters are described, for which each character state is illustrated by original drawings. 161 characters are taken from the literature, while 121 appear for the first time in a cladistic analysis of Rhinocerotidae. 52 cranial and 10 mandibular characters are defined. The dental characters correspond mainly to permanent dentition (100 characters), while 20 characters are described for the milk teeth. The remaining 100 characters concern the postcranial skeleton (rachis, fore limbs and hind limbs). 72 characters are treated as morphoclines (additive). Polymorphism is treated by means of morphoclines based on frequency.

The completeness of coded characters is assessed for each terminal: 84,8 % to 92,6 % of the characters are checked in the outgroups and 73 % to 94 % in the branching group. The ingroup shows a variable percentage of checked characters, ranging from 12,4 % (*Kenyatherium bishopi* Aguirre & Guérin, 1974) to 95 % (“*Aegyrcitherium*” *beonense* Antoine, 1997). Three equally parsimonious trees (1247 steps; C.I.=0,30; R.I.=0,58) are obtained with the heuristic “mh* bb*” command of Hennig86, v. 1.5 (Farris 1988). The topology of the strict consensus tree (“reference tree”) is [Rhinocerotidae [[Rhinocerotinae [Rhinocerotini [Rhinocerotina, Teleoceratina]]] [Elasmotheriinae [*Diceratherium armatum* Marsh, 1875 [Elasmotheriini [*Menoceras arikareense* (Barbour, 1906), Elasmotheriina]]]]]]. These clades are well-supported while some nodes within primitive Elasmotheriina have a weaker support.

The branching sequence of the Elasmotheriina in the tree selected by successive weighting is [*Kenyatherium bishopi* [*Bugtirhinus praecursor* [*Caementodon oettingenae* Heissig, 1972 [[“*Tesselodon*” *fangxianense* Yan, 1979, “*Beliajevina*” *caucasica* (Borissiak, 1935)] [*Begertherium*” *grimmi* (Heissig, 1974) [[*Hispanotherium matritense* (Lartet in Prado, 1864), *Hispanothe-*

rium corcolense Antoine, Alférez & Iñigo, 2002] [*Aegyrcitherium*] *beonense* [*Beliajevina*] *tekkayai* Heissig, 1974 [*Begertherium*] *borissiakii* Beliajeva, 1971 [*Procoelodonta mongoliense* (Osborn, 1924) [*Hispanotherium tungurense*] Cerdeño, 1996, [*Hispanotherium*] *lintungense* Zhai, 1978] [*Iranotherium morgani* (Mecquenem, 1908) [*Parelasmotherium schansiense* Killgus, 1923 [*Sinootherium lagrelii* Ringström, 1923 [*Elasmotherium sibiricum*, *E. caucasicum* Borissiak, 1914]]]]]]]]]]]]]]]]].

Partitioned analyses, based on restricted datasets (i.e. cranial / mandibular / dental (permanent and/or deciduous teeth) / postcranial characters) are performed. A parallelism between the living Rhinocerotina and the most evolved Elasmotheriina is identified. Such a parallelism, mainly located on the skull, the mandible and the milk teeth, is assumed to have arisen from similar independently acquired dietary and defence strategies.

Similarly, “restricted analyses” (i.e. based on a restricted number of terminals) are performed 1) excluding the Rhinocerotini, 2) restricted to the Elasmotheriinae, 3) restricted to the Elasmotheriina: an increasing amount of homoplasy disappears step-by-step. Such restricted analyses also illustrate the major influence of taxonomic sampling upon apomorphy distribution. Yet, the stability of the phylogenetic relationships within Elasmotheriina is corroborated, which indicates that homoplasy does not control the topology of the reference tree.

A comparison is made with phylogenies including living and/or fossil rhinocerotids (and based on morphology) already published by Groves (1983), Prothero *et al.* (1986), Fortelius & Heissig (1989), and Cerdeño (1995). In addition taxonomic sampling plays a major role not only on the phylogenetic relationships but also on the distribution of characters, for both Elasmotheriina and Rhinocerotidae.

17 ontogenetic variations (i.e. corresponding to distinct character states between juvenile and adult stages) are observed on the cranial (1 feature) and postcranial skeleton (16) referred to the Early Miocene elasmotheriine species “*Aegyrcitherium*] *beonense*”. A cladistic analysis based on the whole dataset is performed, with the latter taxon split into two series – adult stage (skull, mandible, permanent dentition, postcranial skeleton) / juvenile stage (skull, mandible, milk teeth, postcranial skeleton). The influence of ontogenetic variations seems to be minor since the resulting topology is identical to that of the reference tree, the species “*A.*] *beonense*” being a clade.

A provisional classification of the Rhinocerotidae is derived from the topology of the reference tree (see above). Revised lower systematics of Elasmotheriinae is established using the distribution and the retention index of unambiguous characters in the analysis excluding the Rhinocerotini. Within Elasmotheriina ten genera are considered as valid, among which seven are monophyletic: *Parelasmotherium* Killgus, 1923, *Sinootherium* Ringström, 1923 and *Iranotherium* Ringström, 1924, *Kenyatherium* Aguirre & Guérin, 1974, *Huaqingtherium* Huang & Yan, 1983, *Bugtirhinus* Antoine & Welcomme, 2000 (monospecific genera), and *Elasmotherium* Fischer, 1808 (including *E. sibiricum* and *E. caucasicum*). Paraphyletic genera are recognized in order to avoid excessive splitting of the remaining taxa, which are insufficiently phylogenetically supported: The genus *Procoelodonta* Matthew, 1931 is split into three monophyletic subgenera, *P.* (*Procoelodonta*) Matthew, 1931, *P.* (*Begertherium*) Beliaeva, 1971, and *P.* (*Pasalarhinus* Antoine, 2002); the genus *Hispanotherium* Crusafont & Villalta, 1947 is split into two monospecific subgenera, *H.* (*Aegyrcitherium* Antoine, 1997), and *H.* (*Anatolitherium* subgen. nov.), and the questionably monophyletic subgenus *H.* (*Hispanotherium* Crusafont & Villalta, 1947); the genus *Caementodon* Heissig, 1972 is split into two subgenera, *C.* (*Caementodon*) Heissig, 1972 and *C.* (*Beliajevina*) Heissig, 1974. Cladistic diagnoses of the included Elasmotheriinae are also given.

Confrontation of the phylogeny with stratigraphical occurrences predicts the existence of ghost lineages for Elasmotheriina, especially during the Early Miocene in Minor, Central, and South Asia, throughout the Early and the Middle Miocene in Africa and the surrounding areas and in the Late Miocene of Minor Asia.

The morphological evolution of the Elasmotheriina is placed in a biostratigraphical framework, from the Early Miocene to the Late Pleistocene.

Three alternative scenarios are proposed for the earliest dispersals of Elasmotheriinae, that probably took place during Oligocene and/or Early Miocene times. Each scenario is discussed according to palaeobiogeographical data. Variation in the geographical distributions of Elasmotheriina throughout the Neogene appears to be linked to the evolution of their diet. Moreover, the proportion of grass in the latter increases from the Early Miocene (browsers-grazers) to the Late Pleistocene (exclusive grazers).

INTRODUCTION

La première mention d'un élasmothère, *Elasmotherium*, est due à Fischer (1808). Avec *Mammut* Blumenbach, 1799, ce mammifère compte parmi les premiers genres fossiles reconnus comme tels. Au sein des rhinocerotidés, la description d'*Elasmotherium sibiricum* Fischer, 1809 prélude même à celle des espèces actuelles *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814), *Ceratotherium simum* (Burchell, 1817) et *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822.

La morphologie très particulière d'*Elasmotherium* a longtemps mis en échec la sagacité des naturalistes. Selon Fischer (1809 : 259), il « trouve place entre l'Éléphant et le Rhinocéros ». Il est intermédiaire entre le rhinocéros et le cheval pour Cuvier (1817, 1834), un édenté géant pour Blainville (1839-1864), un mammifère marin pour Milne-Edwards (1868), et enfin un rhinocéros amphibie tétradactyle pour Teriaev (1948).

Plusieurs dizaines d'espèces ont été rapprochées d'*Elasmotherium* au cours des 19^{ème} et 20^{ème} siècles : tout d'abord dans le Quaternaire de Russie et de Chine, puis dans le Miocène de plus en plus ancien d'Eurasie et enfin dans le Miocène supérieur d'Afrique (Aguirre & Guérin 1974). Le groupe est en définitive bien diversifié, avec une large répartition géographique et stratigraphique. Paradoxalement, et à l'exception notable d'*Elasmotherium sibiricum*, la grande majorité des espèces d'élasmothériinés est connue par quelques restes dentaires isolés, mis au jour dans une poignée de gisements – parfois un seul : ce groupe abondant est constitué de formes rares !

Les progrès dans la connaissance du groupe, principalement dus aux travaux de Ringström (1924), Crusafont & Villalta (1947), Heissig (1972, 1974a, 1976), Antunes & Ginsburg (1983), Cerdeño (1989) et Fortelius & Heissig (1989), n'ont pas suffi à lever toutes les incertitudes, notamment en ce qui concerne ses affinités et les modalités de sa différenciation. C'est d'une manière fort inattendue que le gisement miocène inférieur de Montréal-du-Gers (Gers, France), découvert en 1987 (Crouzel *et al.* 1988), allait permettre d'apporter – indirectement – des réponses à ces questions. En effet, depuis le milieu du 19^{ème} siècle, seule l'Ibérie avait livré de rares restes épars d'un élasmothère primitif (*Hispanotherium matritense*) en Europe occidentale. Aussi, Francis Duranthon et Léonard Ginsburg ne s'attendaient-ils pas à découvrir des vestiges similaires dans le Bassin d'Aquitaine. C'est pourtant un crâne complet d'élasmothère primitif – le premier d'une série de six – qui fut exhumé en 1989 à Montréal-du-Gers. Ce crâne est depuis devenu le type d'un nouveau taxon, *Aegyrcitherium beonensis* Antoine, 1997, à ce jour propre aux Bassins d'Aquitaine et de la Loire. Les centaines d'éléments crâniens, dentaires et postcrâniens mis au jour depuis lors donnent un aperçu unique des variations ontogénétiques, du dimorphisme sexuel et de la variabilité individuelle chez un élasmothériiné. De même, il était pour la première fois possible de reconstituer des squelettes plus ou moins complets d'élasmothériinés primitifs, et ce à divers stades ontogénétiques : juvénile, subadulte, adulte. Cette collection de référence s'est en outre révélée précieuse pour qui voulait essayer de comprendre les modalités évolutives du groupe dans une optique phylogénétique.

Indépendamment, de nombreux restes dentaires et postcrâniens du plus ancien élasmothériiné connu à ce jour, *Bugtirhinus praecursor* Antoine & Welcomme, 2000, ont été découverts lors des Missions Paléontologiques Françaises au Balouchistan, menées depuis 1995 par Jean-Loup Welcomme. Ce petit rhinocéros gracile était particulièrement abondant dans les Collines Bugti au Miocène basal. Une grande lacune morphologique et temporelle était ainsi comblée.

Aucune révision d'ensemble de ce groupe de rhinocéros fossiles n'avait été entreprise depuis la description d'*Elasmotherium*. C'est l'objet du présent travail, dont les objectifs initiaux étaient de contrôler la monophylie des Elasmotheriina et d'établir le schéma de parenté à l'intérieur du groupe. Ce faisant, il allait s'agir de vérifier les taxons valides, de déterminer leur position phylogénétique parmi les Rhinocerotidae et de préciser leurs relations avec les rhinocéros actuels. Une telle révision devait également permettre de localiser l'origine du groupe, à la fois dans le temps et dans l'espace, et d'en dégager les principales tendances évolutives.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CADRE BIOSTRATIGRAPHIQUE ET SYSTÉMATIQUE

LES RHINOCEROTOIDEA AU SEIN DES PERISSODACTYLA

Les Périssodactyles forment un groupe monophylétique de mammifères ongulés, dont la monophylie n'est pas très solidement soutenue (Fischer & Tassy 1993). Cet ensemble est étroitement apparenté aux téthythères (proboscidiens, siréniens et desmostyliens) et aux arsinoithères (Fischer 1986, 1989 ; Prothero & Schoch 1989a ; McKenna & Bell 1997). Leur origine remonte à la fin du Crétacé ou au début du Paléocène (Prothero *et al.* 1989 ; Gheerbrant *et al.* 1996 ; McKenna & Bell 1997). Durant tout le Paléogène et le Miocène, ils ont été les ongulés dominants, mais depuis lors, leur déclin est constant (Tableau 1).

Selon Prothero *et al.* (1989), ce taxon comprend hyracoides, chevaux, rhinocéros, tapirs et leurs parents éteints. Wood (1937), Scott (1941), Simpson (1945), Bourdelle & Lavocat (1955), Viret (1958), Radinsky (1966) et McKenna & Bell (1997) considèrent quant à eux que les hyracoides doivent être exclus des Perissodactyla.

Quelle que soit sa composition, l'ensemble des périssodactyles a été baptisé par Owen (1848) et inspiré par Blainville (1816). Celui-ci avait en effet déjà classé les ongulés en fonction de leur nombre de doigts (pair ou impair). En marge, Marsh (1884) a créé le nom Mesaxonia pour regrouper tapirs, rhinocéros, chevaux et leurs parents fossiles. Ce taxon correspond en fait aux périssodactyles non-hyracoides *sensu* Schoch (1989). L'axe de symétrie des membres des périssodactyles passe par le doigt central (rayon III), un trait primitif au sein des Mammalia. Cela est vrai quel que soit le nombre de doigts : un pour les chevaux actuels, trois pour les rhinocéros actuels et la plupart des équidés fossiles, ou quatre pour les tapirs et une part non négligeable des rhinocérotidés fossiles (main).

Au sein de ces Mesaxonia, cinq super-familles sont généralement distinguées : Equoidea, Brontotherioidea, Chalicotherioidea, Tapiroidea et Rhinoceroidea. Cependant, selon les auteurs, elles ont été arrangées de diverses façons au cours du vingtième siècle :

Wood (1937), Simpson (1945), Bourdelle & Lavocat (1955), Piveteau (1958)	Scott (1941)
Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848	Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
Sous-ordre HIPPIOMORPHA Wood, 1937	Sous-ordre ANCYLOPODA Cope, 1889
Super-famille EQUOIDEA Gray, 1821	Super-famille CHALICOTHERIOIDEA Gill, 1872
Super-famille BRONTOTHERIOIDEA Marsh, 1873	Sous-ordre CHELOPODA Scott, 1937
Super-famille CHALICOTHERIOIDEA Gill, 1872	Infra-ordre HIPPIOMORPHA Wood, 1937
Sous-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937	Super-famille EQUOIDEA Gray, 1821
Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830	Super-famille BRONTOTHERIOIDEA Marsh, 1873
Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845	Infra-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937
	Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830
	Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845

TABEAU 1. Corrélations chronostratigraphiques et biostratigraphiques dans le Cénozoïque de l'Ancien Monde et d'Amérique du Nord. D'après Guérin et al. (1983), Guérin (1990), McKenna & Bell (1997) et Steininger (1999). L'échelle verticale (Ma) est variable.

TABLE 1. Chronostratigraphical and biostratigraphical correlations in the Cenozoic of the Old World and North America. After Guérin et al. (1983), Guérin (1990), McKenna & Bell (1997) and Steininger (1999). The vertical scale (Ma) is variable.

Ma	Époques	Étages standard	Étages mammaliens (Europe)	Chrons mammaliens (Europe)	Étages mammaliens (Chine, Mongolie)	Étages mammaliens (Amérique du Nord)	Ma	
1	PLÉISTOCÈNE	Supérieur	Tyrhénien	"Oldenburgien"	MNQ25-26	Salwusien	Rancholabréen	
		Moyen		"Biharien"	20-24	Zhoukoudianien	Irvingtonien	
		Inférieur	Calabrien	19	Nihewanien	Blancien		
2	PLIOCÈNE	Supérieur	Plaisancien	Villafranchien	18		Yushéen	
		Inférieur	Zancléen	Ruscinien	17			
3				16			3	
4				15			4	
5				MNQ14			5	
6	MIOCÈNE	Supérieur	Messinien	Turolien	13	Baodéen	Hemphillien	
7					12			
8			Tortonien	11				
9				10				
10			Vallésien	9		Clarendonien		
11								
12		Moyen	Serravallien	Astaracien	7-8	Tunggurien	Barstovien	
13					6			
14			Langhien	Orléanien	5	Shanwangien	Hemingfordien	
15					4			
16	Inférieur	Burdigalien	3					
17								
18		Aquitaniens	Agénien	2	Xiejien	Arikaréen		
19								
20								
21				MN1				
22	OLIGOCÈNE	Supérieur	Chattien	Arvernien	MP30	Tabenbulukien	Whitnéyen	
23					29			
24					28			
25					27			
26				26				
27				24-25				
28		Inférieur	Rupélien	Suévien	23	Shandgolien	Orellien	
29					22			
30				21				
31				20				
32	ÉOCÈNE	Supérieur	Priabonien	Headonien	19	Ulangochuien	Chadronien	
33					18			
34					17			
35		Moyen	Bartonien	Rhénanien	16	Sharamurunien	Duchesnéen	
36								15
37								14
38								13
39			Lutétien		12	Irdinmanhien	Uintien	
40								
41					11	Arshantien	Bridgérien	
42				10				
43	Inférieur	Yprésien	Neustrien	9	Bumbanien	Wasatchien		
44							8	
45							7	
46	PALÉOCÈNE	Supérieur	Thanétien	Cernaysien	6	Gashatien	Clarkforkien	
47						Sélandien	Nongshanien	Tiffanien
48			Inférieur	Danien	"Dano-Montien"	MP1-5	Shanghuien	Torrejonien
49							Puercien	
50								
51								
52								
53								
54								
55								
56								
57								
58								
59								
60								
61								
62								
63								
64								

Radinsky (1965)	Schoch (1984)
Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848	Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
Sous-ordre HIPPIOMORPHA Wood, 1937	Sous-ordre HIPPIOMORPHA Wood, 1937
Super-famille EQUOIDEA Gray, 1821	Super-famille BRONTOTHERIOIDEA Marsh, 1873
Super-famille BRONTOTHERIOIDEA Marsh, 1873	Super-famille EQUOIDEA Gray, 1821
Sous-ordre ANCYLOPODA Cope, 1889	Sous-ordre MOROPOMORPHA Schoch, 1984
Super-famille CHALICOTHERIOIDEA Gill, 1872	Infra-ordre ANCYLOPODA Cope, 1889
Sous-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937	Infra-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937
Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830	Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830
Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845	Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845

Dans ces quatre classifications, finalement assez proches et où n'apparaissent pas les hyracoïdes, les différences sont essentiellement dues aux problématiques Chalicotherioidea, dont la systématique n'est que partiellement éclaircie (Bonis *et al.* 1995). Le groupe Ceratomorpha (qui inclut les Rhinocerotidae et donc les élasmothériinés) est au contraire particulièrement constant dans ses position et composition.

Parallèlement, Hooker (1984, 1989) a proposé une tout autre classification, reprise par Schoch (1989), et qui comprend les hyracoïdes :

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 Sous-ordre HYRACOIDEA Huxley, 1869
 Sous-ordre MESAXONIA Marsh, 1884
 Infra-ordre TITANOTHERIOMORPHA Hooker, 1989
 Super-famille BRONTOTHERIOIDEA Marsh, 1873
 Infra-ordre HIPPIOMORPHA Wood, 1937
 Super-famille PACHYNOLOPHOIDEA Pavlow, 1888
 Super-famille EQUOIDEA Gray, 1821
 Infra-ordre MOROPOMORPHA Schoch, 1984
 Parv-ordre ANCYLOPODA Cope, 1889
 Super-famille LOPHIODONTOIDEA Gill, 1872
 Super-famille CHALICOTHERIOIDEA Gill, 1872
 Parv-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937
 Magna-famille DEPERETELLIDEA Radinsky, 1965
 Magna-famille LOPHIALETIDEA Matthew & Granger, 1925
 Magna-famille TAPIRIDEA Burnett, 1830
 Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830
 Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845

Prothero & Schoch (1989b), en conclusion de l'ouvrage « *The Evolution of Perissodactyls* » (collectif), proposent la classification suivante :

Grand-ordre ALTUNGULATA Prothero & Schoch, 1989 (=PANTOMESAXONIA *sensu* Fischer, 1986)
 Ordre TETHYTHERIA McKenna, 1975
 Ordre EMBRITHOPODA Andrews, 1906
 Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 Sous-ordre HYRACOIDEA Huxley, 1869
 Sous-ordre MESAXONIA Marsh, 1884
 Infra-ordre HIPPIOMORPHA Wood, 1937

Super-famille PACHYNOLOPHOIDEA Pavlow, 1888
 Super-famille EQUOIDEA Gray, 1821
 Infra-ordre TITANOTHERIOMORPHA Hooker, 1989
 Super-famille BRONTOTHERIOIDEA Marsh, 1873
 Infra-ordre MOROPOMORPHA Schoch, 1984 (= TAPIROMORPHA *sensu* Hooker, 1984)
 Sous-infra-ordre ISECTOLOPHOMORPHA Prothero & Schoch, 1989
 Sous-infra-ordre RHINOTAPIROMORPHA Prothero & Schoch, 1989
 Parv-ordre ANCYLOPODA Cope, 1889
 Super-famille LOPHIODONTOIDEA Gill, 1872
 Super-famille CHALICOTHERIOIDEA Gill, 1872
 Parv-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937
 Magna-famille DEPERETELLIDEA Radinsky, 1965
 Magna-famille LOPHIALETIDEA Matthew & Granger, 1925
 Magna-famille TAPIRIDEA Burnett, 1830
 Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830
 Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845

Dans la même ligne – chaque clade doit être baptisé –, McKenna & Bell (1997) ont proposé leur classification des mammifères, où les Perissodactyla n'incluent pas les Hyracoidea :

Grand-ordre UNGULATA Linné, 1766
 Mir-ordre ALTUNGULATA Prothero & Schoch, 1989
 Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 Sous-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937
 Infra-ordre TAPIROMORPHA Haeckel, 1866
 Super-famille TAPIROIDEA Gray, 1825
 Super-famille RHINOCEROTOIDEA Gray, 1825

Quelle que soit la classification, on constate que Tapiroidea et Rhinoceroidea sont groupes-frères au sein des Ceratomorpha. Les seuls groupes à compter des représentants actuels sont les hyracoïdes, les équoides, les tapiroïdes et les rhinocérotoïdes.

LES RHINOCEROTIDAE AU SEIN DES RHINOCEROTOIDEA

Pour Kretzoi (1943), la systématique des Rhinoceroidea se décline ainsi :

Super-famille : RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845
 Famille HYRACHIDAE Leidy, 1871
 Famille HYRACODONTIDAE Cope, 1879
 Famille FORSTERCOOPERIIDAE Wood, 1939
 Famille BALUCHITHERIIDAE Osborn, 1923
 Famille AMYNODONTIDAE Scott & Osborn, 1883
 Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845
 Famille ELASMOTHERIIDAE Bonaparte, 1845
 Sous-famille IRANOTHERIINAE Kretzoi, 1943
 Sous-famille ELASMOTHERIINAE Bonaparte, 1845

Kretzoi (1943) est le dernier à avoir considéré “Forstercooperiidae” et “Baluchitheriidae” comme deux groupes différents. Ils sont depuis regroupés dans les indricothères, et ce, généralement au sein des hyracodontes. Les élasmothériinés sont aujourd’hui intégrés aux Rhinocerotidae et la distinction entre iranothériinés et élasmothériinés, notamment reprise par Viret (1958), Antunes *et al.* (1972) ou Cerdeño (1995, 1996), est discutée (Heissig 1989, 1999 ; Antoine 1997).

Guérin (1980), dans son étude comparée des rhinocéros du Miocène terminal à l’Actuel, considère le cadre systématique suivant (il ne mentionne ni hyracodontes, ni amynodontes) :

- Super-famille RHINOCEROTOIDEA Gill, 1872
 - Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845
 - Sous-famille ACERATHERIINAE Dollo, 1885
 - Sous-famille TELEOCERATINAE Hay, 1902
 - Sous-famille DICEROTINAE Ringström, 1924 (=DICERINAE Osborn)
 - Sous-famille DICERORHININAE Simpson, 1945 (=DICERORHINAE Osborn)
 - Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845
 - Sous-famille ELASMOTHERIINAE Bonaparte, 1845**

Heissig (1973, 1989, 1999) et Fortelius & Heissig (1989) proposent la classification suivante :

- Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 - Super-famille : RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845
 - Famille AMYNODONTIDAE Scott & Osborn, 1883
 - Famille HYRACODONTIDAE Cope, 1879
 - Famille INDRICOTHERIIDAE Borissiak, 1923
 - Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845
 - Sous-famille DICERATHERIINAE Dollo, 1885
 - Tribu TRIGONIADINI Heissig, 1989
 - Tribu DICERATHERIINI Dollo, 1885
 - Sous-famille ACERATHERIINAE Dollo, 1885
 - Tribu MENO CERATINI Prothero, Manning & Hanson, 1986
 - Tribu ACERATHERIINI Dollo, 1885
 - Tribu TELEOCERATINI Hay, 1902
 - Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845
 - Tribu RHINOCEROTINI Owen, 1845 [inclut les DICEROTINI pour Fortelius & Heissig (1989)]
 - Tribu DICEROTINI Ringström, 1924
 - Tribu ELASMOTHERIINI Bonaparte, 1845**

À la suite de Prothero *et al.* (1986), Prothero & Schoch (1989b) arrangent différemment les Rhinoceroidea :

- Ordre : PERISSODACTYLA Owen, 1848
 - Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845
 - Famille AMYNODONTIDAE Scott & Osborn, 1883
 - Grand-famille RHINOCEROTIDA Owen, 1845
 - Famille HYRACODONTIDAE Cope, 1879
 - Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845
 - Sous-famille DICERATHERIINAE Dollo, 1885

Sous-famille MENO CERATINAE Prothero, Manning & Hanson, 1986

Sous-famille ACERATHERIINAE Dollo, 1885

Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845

Tribu TELEOCERATINI Hay, 1902

Tribu RHINOCEROTINI Owen, 1845

Sous-tribu DICERORHININA Ringström, 1924

Sous-tribu DICEROTINA Ringström, 1924

Sous-tribu RHINOCEROTINA Owen, 1845

Sous-tribu ELASMOTHERIINA Bonaparte, 1845

Entre ces deux dernières conceptions (Heissig (1989) *contra* Prothero & Schoch (1989)), plusieurs différences fondamentales existent, indépendantes des rangs, fluctuants, des groupes (de sous-familles pour les uns, à sous-tribus pour les autres). La première divergence concerne surtout des groupes fossiles. Elle provient du fait que dans cette dernière classification, plus complète et hiérarchisée, Teleoceratini et Rhinocerotini sont groupes-frères au sein des Rhinocerotinae. Heissig, quant à lui (*ibid.*), considère que les Teleoceratini, groupe-frère des Aceratheriini, appartiennent au contraire aux Aceratheriinae. Il estime également que les indricothères ne sont pas des hyracodontes, mais plutôt le groupe-frère des Rhinocerotidae, du fait de leur tétradactylie originelle.

La troisième différence concerne la composition des Rhinocerotini, le seul groupe à compter des représentants actuels. Pour Prothero & Schoch (1989), mais aussi Cerdeño & Nieto (1995), les Rhinocerotini comptent quatre sous-groupes (Dicerorhinina, Dicerotina, Rhinocerotina et Elasmotheriina). En revanche, pour Heissig (1989), les “dicérorhininés” font partie des Rhinocerotini, groupe-frère des Elasmotheriini et des Dicerotini, ce qui revient à enlever un rang à la hiérarchie de Prothero & Schoch (1989b).

Cerdeño (1995), dans son hypothèse phylogénétique des Rhinocerotidae (fondée sur des caractères crâniocentriques et postcrâniens), établit la classification suivante :

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Sous-famille ACERATHERIINAE Dollo, 1885

Tribu ALICORNOPINI Cerdeño, 1995

Tribu TELEOCERATINI Hay, 1902

Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845

Tribu RHINOCEROTINI Owen, 1845

Sous-tribu RHINOCEROTINA Owen, 1845

Sous-tribu DICEROTINA Ringström, 1924

Sous-tribu IRANOTHERIINA Kretzoi, 1943

Sous-tribu ELASMOTHERIINA Bonaparte, 1845

Cette classification est issue d'un cladogramme obtenu par parcimonie. Il faut souligner que cette hypothèse phylogénétique n'est pas des plus solides (avec 3 extra-groupes, 104 arbres également parcimonieux d'indices très faibles : IC = 0,22 ; IR = 0,59).

Cette classification détonne nettement. En effet, seules deux sous-familles subsistent (Aceratheriinae et Rhinocerotinae). La première est largement remaniée, avec l'arrivée des Teleoceratini (déjà proposée par Heissig (1989)), la disparition des Aceratheriini (très partiellement remplacés par la nouvelle tribu Alicornopini) et l'existence de nombreux Rhinocerotidae et Aceratheriinae *incertae sedis*.

Au sein des Rhinocerotinae, dont la composition rappelle celle proposée par Prothero & Schoch (1989b), on constate notamment l'éclatement des élasmothériinés (Iranotheriina et Elasmotheriina), formant selon l'auteur un groupe polyphylétique, et le passage de *Stephanorhinus* et de *Coelodonta* dans les Elasmotheriina.

Enfin, pour McKenna & Bell (1997), la classification est la suivante :

- Super-famille RHINOCEROTOIDEA Gray, 1825
 - Famille HYRACODONTIDAE Cope, 1879
 - Sous-famille HYRACHYINAE Osborn, 1892
 - Sous-famille PARACERATHERIINAE Osborn, 1923
 - Sous-famille HYRACODONTINAE Cope, 1879
 - Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821
 - Sous-famille AMYNODONTINAE Scott & Osborn, 1883
 - Tribu AMYNODONTINI Scott & Osborn, 1883
 - Tribu CADURCOTHERIINI Kretzoi, 1942
 - Sous-tribu CADURCOTHERIINA Kretzoi, 1942
 - Sous-tribu METAMYNODONTINA Kretzoi, 1942
 - Sous-famille RHINOCEROTINAE Gray, 1821
 - Tribu DICERATHERIINI Dollo, 1885
 - Sous-tribu CAENOPINA Cope, 1887
 - Sous-tribu DICERATHERIINA Dollo, 1885
 - Tribu RHINOCEROTINI Gray, 1821
 - Sous-tribu ACERATHERIINA Dollo, 1885
 - Sous-tribu RHINOCEROTINA Gray, 1821
 - Infra-tribu TELEOCERATI Hay, 1902
 - Infra-tribu RHINOCEROTI Gray, 1821
 - Infra-tribu ELASMOTHERII Bonaparte, 1845**

Dans cette hiérarchie, où hyracodontidés et rhinocérotidés sont, comme toujours, groupes-frères, la particularité majeure provient de l'intégration – discutable – des amynodontes au sein des rhinocérotidés (généralement, les amynodontes sont au contraire considérés comme le groupe-frère du clade [hyracodontidés, rhinocérotidés]).

À la lecture de ces diverses classifications, on ne peut que constater les contradictions qui règnent chez les rhinocérotoïdes. Chaque auteur propose sa propre classification, parfois très différente de celle(s) des autres auteurs. Le problème essentiel est que ces classifications, à l'exception de celle de Cerdeño (1995), ne sont pas issues d'analyses de parcimonie publiées. De ce fait, elles n'ont pas pour but de représenter une hypothèse phylogénétique, les groupes nommés ne sont pas forcément des clades. En un mot, elles ne sont ni contrôlables ni réfutables.

ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES RHINOCEROTOIDEA

Les plus diversifiés des périssodactyles (nombre d'espèces, dimensions, biotopes) sont les Rhinocerotidea, groupe auquel appartiennent les amynodontes, les hyracodontes et les rhinocérotidés. Il y règne les mêmes incertitudes systématiques que chez les Périssodactyla. Les travaux de synthèse ont en effet été rares sur ce groupe peu étudié de façon exhaustive. On peut néanmoins citer Cope (1887a, 1887b), Gaudry (1888), Osborn (1900), Viret (1958), Radinsky (1966), Heissig (1973), Prothero *et al.* (1989).

Le plus ancien rhinocérotoïde connu est *Hyrachyus*, de l'Éocène inférieur et moyen d'Amérique du Nord et d'Eurasie. C'est probablement le seul à avoir franchi l'isthme nord-atlantique avant la disparition de ce dernier à l'Éocène moyen (McKenna 1975 ; Prothero *et al.* 1989). Les trois familles principales de rhinocérotoïdes (Amynodontidae, Hyracodontidae et Rhinocerotidae) se sont diversifiées à la fin de l'Éocène en Asie et en Amérique du Nord (Prothero *et al.* 1989).

Les amynodontes et les hyracodontes sont connus de l'Éocène moyen à l'Oligocène supérieur en Amérique du Nord et de l'Éocène moyen au Miocène inférieur en Eurasie. Prothero *et al.* (1989 : 324, 329) mentionnent la survie de *Cadurcotherium* (amynodonte) et de *Paraceratherium* (hyracodonte ou indricothère selon les auteurs) jusqu'au Miocène inférieur dans les Bugtis (Pakistan), ce qui allongerait d'une dizaine de millions d'années l'extension de ces groupes. En réalité, les restes en question, décrits par Forster-Cooper (1911, 1913), proviennent des couches oligocènes de Lundo-Chur, (surnommées "Couches à Baluchithères"), situées à quelques kilomètres au sud du synclinal miocène de Dera Bugti (Welcomme & Ginsburg 1997 ; Welcomme *et al.* 1999, 2001).

Le dernier hyracodonte connu est *Eggysodon*, retrouvé dans le Miocène inférieur du bassin d'Aquitaine (Duranthon 1991 ; Ginsburg *et al.* 1991), tandis que *Cadurcotherium* (Eurasie) et *Metamynodon* (Amérique du Nord) sont, à l'Oligocène supérieur, les derniers amynodontes recensés (Prothero & Schoch 1989a ; Welcomme *et al.* 1999, 2001).

Le seul groupe qui compte des représentants actuels est celui des rhinocéros, les Rhinocerotidae. Bien diversifié dès l'Éocène supérieur en Amérique du Nord, le groupe n'apparaît qu'à l'Oligocène basal en Eurasie (avec *Epiaceratherium* et *Ronzotherium* ; Uhlig 1999). Au cours du Miocène, les rhinocéros connaissent leur apogée, avec jusqu'à douze genres contemporains en Asie, cinq en Amérique du Nord et Afrique et neuf en Europe. En revanche, le Pliocène-Pléistocène leur réussit beaucoup moins bien, puisque leur diversité taxonomique décroît partout de manière spectaculaire : le groupe s'éteint en Amérique du Nord (Pliocène) et en Europe (Pléistocène terminal). À l'heure actuelle, seules l'Afrique et l'Asie abritent encore des rhinocéros. Pour combien de temps ?

ÉVOLUTION SPATIO-TEMPORELLE DES RHINOCEROTIDAE

Les Rhinocerotidae sont connus de l'Éocène moyen au Pliocène inférieur en Amérique du Nord et dans l'Ancien Monde, de l'Éocène supérieur à l'Actuel. Le premier connu est *Teletaceras* (Hanson 1989), proche des hyracodontes, dans l'Éocène moyen de l'Oregon. Bien diversifié dès cette époque en Amérique du Nord (*Teletaceras*, *Penetrigonias*, *Trigonias*, *Subhyracodon*), le groupe connaîtra une expansion plus tardive en Eurasie (Oligocène inférieur).

En revanche, en Amérique du Nord, le début de l'Oligocène est marqué par une chute impressionnante de la diversité générique : les formes éocènes disparaissent, relayées par le seul *Diceratherium* (descendant de *Subhyracodon* selon Prothero *et al.* (1989) et Prothero (1998)). Celui-ci sera d'ailleurs, durant tout l'Oligocène supérieur et le Miocène basal, le seul grand mammifère d'Amérique du Nord (*ibid.*).

Pendant ce temps, en Europe, apparaissent *Ronzotherium* (avec *R. velaunum*, *R. filholi* et *R. romani*), *Epiaceratherium*, puis *Protaceratherium* (avec *P. albigense* et, plus tardivement, *P. minutum*). Plusieurs gisements proches de la limite oligo-miocène livrent également des dicérathériinés, peut-être migrants américains (Heissig 1989). Simultanément, *Menoceras zitteli* est reconnu dans plusieurs gisements d'Allemagne et de Suisse (Heissig 1999). Ce taxon était jusqu'à présent le seul représentant du genre en Eurasie. Quelques restes attribués à cf. *Menoceras* sp. (dents, mandibule) viennent néanmoins d'être mis au jour dans l'Oligocène supérieur des collines Bugti au Pakistan (Welcomme *et al.* 1999, 2001).

C'est également à l'Oligocène supérieur qu'émergent les formes-souches des Rhinocerotinae (au sens de ce volume ; voir Implications taxonomiques), c'est-à-dire *Mesaceratherium* et *Diaceratherium*, de plus grandes dimensions. Leur anatomie révèle une adaptation à des milieux très différents : La « lignée » oligo-miocène *Diaceratherium lemanense*-*D. aurelianense*, de plus en plus brachypode, s'adapte à des milieux semi-aquatiques (Brunet *et al.* 1987), tandis que le gracile *Mesaceratherium* préfigure *Alicornops* et *Aceratherium*, acérathériinés autochtones du Miocène plus avancé (Heissig 1989).

Les Rhinocerotidae apparaissent au cours de l'Oligocène en Asie (Pakistan, Mongolie, Kazakhstan) où ils se diversifient très vite (Welcomme *et al.* 1999, 2001). En outre, dès le Miocène inférieur (MN 3), tous les groupes majeurs sont connus au Balouchistan (Pakistan) : les Rhinocerotinae — au sens de ce volume, c'est-à-dire Aceratheriina, Rhinocerotina, Teleoceratina — et les Elasmotheriina y sont associés à des proboscidiens (Welcomme *et al.* 1997 ; Antoine & Welcomme 2000), ces derniers étant originaires d'Afrique.

Cette association de grands mammifères est due à l'existence vers 20 Ma, au Miocène inférieur (MN 2-3), d'une énorme régression marine (Haq *et al.* 1987). Conjuguée à des mouvements tectoniques globaux (notamment une collision Afrique-Eurasie), celle-ci permet d'importants échanges intercontinentaux de faunes. Ainsi, des Rhinocerotinae eurasiatiques vont presque simultanément gagner l'Afrique (vers -19,5 Ma ; Hooijer 1966, 1978 ; Tassy 1986 ; Antoine & Welcomme 2000), où ils étaient précédemment inconnus, et l'Amérique du Nord (Hemingfordien inférieur). En même temps, plusieurs migrants africains (*Bunolistriodon*, mastodontes, deinothères) atteignent l'Asie centrale.

Cet événement, connu sous le nom de « *Proboscidean Datum Event* » (Madden & Van Couvering 1976 ; Tassy 1990a), est différé en Europe occidentale (fin MN 3 ou base MN 4 selon les auteurs (Mein 1975, 1990 ; Antoine *et al.* 1997, 2000a, 2000b). Il y coïncide avec l'arrivée de rhinocéros d'affinités asiatiques (*Brachypotherium*, *Lartetotherium*, *Plesiaceratherium* et deux élasmothériinés). Jusqu'au milieu du Vallésien, la diversité spécifique est maximale dans l'Ancien Monde, et plus particulièrement en Eurasie : jusqu'à sept espèces sont associées dans un même gisement au Balouchistan (Antoine & Welcomme 2000) et cinq en Europe occidentale (Antoine 1999). Les formes migrantes en Europe (*Brachypotherium*, *Lartetotherium*) y côtoient pendant de longues périodes les taxons autochtones (*Prosantorhinus*, *Alicornops*). Plusieurs échanges fauniques successifs entre l'Europe et l'Asie assurent néanmoins un renouvellement régulier (*Gaiotherium*, *Hoploaceratherium*, *Chilotherium* en provenance d'Asie et *Alicornops* d'Europe).

En Amérique du Nord, l'arrivée hemingfordienne par dispersion est le dernier échange connu concernant les rhinocéros : les migrants asiatiques (*Floridaceras* et *Brachypotherium*) remplacent rapidement *Diceratherium* et *Menoceras*. Dès lors et jusqu'à la disparition des rhinocéros américains au début du Pliocène, ils évoluent sur place, avec la lignée des *Teleoceras* et les acérathériinés *Aphelops* et *Peraceras*. Les Rhinocerotinae au sens de Heissig (1989), c'est à dire élasmothériinés (éteints), rhinocérotinés et dicérotinés (dont les rhinocéros actuels), sont inconnus dans le Nouveau Monde.

Au contraire, dès l'apparition des rhinocérotidés en Afrique au Miocène inférieur (Hooijer 1966, 1978 ; Hamilton 1973 ; Tassy 1986 ; Antoine & Welcomme 2000), le groupe est bien représenté. Les migrants sont *Dicerorhinus*, mais aussi « *Aceratherium* », *Chilotheridium* et *Brachypotherium* (Rhinocerotinae), tous très proches d'espèces asiatiques contemporaines. À l'instar des formes américaines, ces rhinocérotidés semblent évoluer en vase clos pendant tout le Miocène moyen. Ce n'est en effet qu'au Miocène supérieur que les échanges Afrique-Eurasie recommencent de manière tangible. La présence en Europe méditerranéenne de *Pliodicerus*, originaire d'Afrique (Heissig 1975 ; Guérin 1980 ; Prothero *et al.* 1989), en est notamment la preuve.

À partir du Vallésien, plusieurs événements (crise mi-vallésienne, puis crise messinienne) provoquent une chute globale de la diversité spécifique des rhinocérotidés. Acérathériinés et téléocératinés disparaissent simultanément de l'Ancien et du Nouveau Monde au début du Pliocène. Les derniers connus sont le téléocératiné *Brachypotherium lewisi* en Afrique et l'acérathériiné « *Sinorhinus* » *brancoi* en Chine (Heissig 1989 ; Prothero *et al.* 1989). En même temps, après 35 millions d'années d'évolution, les rhinocérotidés disparaissent définitivement d'Amérique du Nord.

Seuls subsistent alors élasmothériinés, rhinocéros vrais et dicérorhininés en Eurasie, et les dicérotinés en Afrique.

Au Pliocène-Pléistocène, deux provinces distinctes abritent des rhinocéros en Eurasie.

La première, où seuls *Dicerorhinus*, *Coelodonta* et les derniers élasmothériinés sont connus, regroupe Europe et Asie septentrionale. *Dicerorhinus* – genre paraphylétique selon Prothero *et al.* (1989) – y comprend plusieurs espèces, qui occupent diverses niches écologiques et sont parfois associés dans les gisements rusciniens et villafranchiens (Guérin 1980).

Coelodonta, le rhinocéros laineux, apparaît plus tardivement, probablement en Asie – Villafranchien supérieur de l'Ordos (Teilhard de Chardin & Leroy 1942) et Pléistocène inférieur de Choukoutien (Chow 1979) –, avant de coloniser l'Eurasie tout entière. L'espèce *C. antiquitatis*, connue au Pléistocène supérieur depuis la Corée du Sud jusqu'à l'Espagne et les îles Britanniques, n'a cependant jamais traversé le détroit de Béring pour atteindre l'Amérique du Nord (Prothero *et*

al. 1989). Les élasmothériinés (voir Implications paléobiogéographiques), après un Miocène florissant, connaissent un Pliocène-Pléistocène très difficile : *Elasmotherium* est le seul élasmothériiné connu, avec *E. caucasicum* (Villafranchien d'Europe de l'Est et d'Asie) puis *E. sibiricum* (Pléistocène moyen et supérieur de la province Paléarctique). Le groupe s'éteint à la fin du Pléistocène supérieur (Heissig 1989 ; ce volume).

Dicerorhinus et *Coelodonta* disparaissent quant à eux de cette province, comme la plupart des grands mammifères quaternaires, il y a une douzaine de milliers d'années. L'Holocène européen n'aura jamais abrité de rhinocéros autre part que dans les zoos.

La deuxième province eurasiatique, l'Asie du Sud-est, a livré au Pliocène-Pléistocène plusieurs espèces successives du genre unicolore *Rhinoceros* et du genre bicorne *Dicerorhinus*. Le premier est connu dès le Miocène supérieur au Pakistan (Heissig 1972). Il compte les espèces actuelles *R. sondaicus* et *R. unicornis*, respectivement apparues au Pléistocène inférieur et moyen. Leurs aires de répartition et leurs populations se sont extrêmement réduites, puis morcelées au cours du vingtième siècle. Ainsi, *R. unicornis* compte environ 2100 individus répartis en Assam et au Népal (Mainka 1997 ; Zecchini 1998). *R. sondaicus*, quant à lui, est aujourd'hui essentiellement restreint à la réserve javanaise d'Udjung Kulong, avec de possibles refuges à Bornéo et en Indochine (Groves & Guérin 1980). Sa population totale, terriblement menacée, est actuellement estimée à 75 individus (Mainka 1997 ; Zecchini 1998).

Le genre *Dicerorhinus*, connu dans le Néogène de l'Ancien Monde (voir plus haut), ne compte qu'une espèce actuelle, *D. sumatrensis*, apparue au début du Pléistocène. Le rhinocéros de Sumatra, souvent présenté comme une relique des temps préhistoriques avec son pelage hirsute, est limité à quelques forêts et marécages de Sumatra, Bornéo et d'Indochine. On estime sa population totale à 270 individus (Mainka 1997 ; Zecchini 1998). La menace d'extinction est constante.

Sur le continent africain, depuis la disparition du dernier téléocératiné, *Brachypotherium lewisi*, au début du Pliocène (Hooijer 1966, 1973), les rhinocérotydés dominants sont les dicérotynés. Ce groupe comprend les deux espèces actuelles, toutes deux bicornes, *Diceros bicornis* (le rhinocéros noir) et *Ceratotherium simum* (le rhinocéros blanc).

Le rhinocéros noir est la dernière espèce du genre essentiellement africain *Diceros* ; plusieurs gisements tardi-miocènes du pourtour méditerranéen (Europe et Moyen-Orient) en ont cependant livré des restes (Guérin 1980). Le genre est connu depuis la fin du Miocène inférieur en Afrique (Guérin 2000), mais c'est au Pliocène inférieur qu'apparaît *Diceros bicornis*. Abondant dans toute l'Afrique sub-saharienne jusqu'à une époque récente, il n'a cependant jamais gagné le Maghreb ni l'Eurasie (Prothero *et al.* 1989). C'est le rhinocéros qui a le payé le plus lourd tribut aux braconniers : de 65 000 individus en 1970, la population totale est tombée à 4000 en 1986 (Penny 1988) et 2400 en 1996 (Mainka 1997 ; Zecchini 1998).

Ceratotherium simum, connu à partir du Pléistocène moyen, ne compte plus que deux sous-espèces. La première, *C. s. simum*, restreinte à l'Afrique australe (7400 individus), voit sa population augmenter à nouveau (Zecchini 1998). En revanche, la population de *C. s. cottoni* (Congo) était en 1996 estimée à 18 individus (Mainka 1997 ; Zecchini 1998).

HISTORIQUE DES ELASMOTHERIINA

Elasmotherium est baptisé par Fischer (1808), à partir d'une mandibule provenant des confins de la Sibérie et du Kazakhstan ; historiquement, il s'agit du deuxième genre de rhinocérotydé décrit, après *Rhinoceros* Linné, 1758 : même le genre actuel *Diceros* Gray, 1821 lui est postérieur. Fischer (1809) applique bientôt la nomenclature binomiale : *Elasmotherium* de Sibérie devient *Elasmotherium sibiricum* Fischer, 1809.

Tout au long du dix-neuvième siècle, le Pléistocène de Russie et des régions attenantes livre des dents isolées de cet animal gigantesque. Les spéculations vont bon train quant à son appartenance systématique : « pachyderme qui trouve place entre l'Éléphant et le Rhinocéros » (Fischer 1809) ; « chaînon intermédiaire » entre le cheval et le rhinocéros (Cuvier 1817 ; Desmarest 1820 ; Owen 1845) ; dinothère (Laurillard, cité par Duvernoy 1852) ; édenté géant (Blainville 1839-1864) ; « mammifère aquatique et [...] même un mammifère marin » (Milne-Edwards 1868).

Kaup (1840, 1841) est bien isolé, qui y voit un rhinocéros fossile. À sa suite, seul Bonaparte (1845) intègre les « Elasmotherina » parmi les Rhinocerotidae. Duvernoy (1852, 1853) et Brandt (1864, 1878) sont du même avis. Pour cela, un arrière-crâne provenant prétendument « des Bords du Rhin » et dont l'origine russe sera plus tard argumentée par Milne-Edwards (1868) joue un rôle-clé. Kaup, consulté pour la détermination de ce spécimen, comprend qu'il s'agit d'un crâne d'*Elasmotherium*. Il le rapproche alors des rhinocérotidés (Kaup 1840, 1841). Malgré les arguments du spécialiste de Darmstadt, Duvernoy (1852, 1853) attribue ce crâne à un nouveau rhinocérotidé, *Stereoceros galli*. Le premier crâne complet, du Pléistocène de Russie, est bientôt décrit par Brandt (1877, 1878). Il n'y a plus de doute : c'est bien un rhinocérotidé fossile. À partir de là, la majorité des auteurs se rallie à l'opinion de Kaup. On peut citer Dollo (1885), Lydekker (1886), Cope (1887a, 1887b), Gaudry (1887, 1888). Gaudry & Boule (1888) sont ensuite les premiers à décrire des éléments du squelette appendiculaire, qui confirment que « ce genre a été un bien proche parent des rhinocéros ».

En dépit de toute cette effervescence, il aura fallu attendre plus d'un siècle pour qu'à partir de restes plus anciens soit créée une nouvelle espèce valide : *E. caasicum* Borissiak, 1914. Les élasmothériinés *Parelasmotherium schansiense* Killgus, 1923 et *Sinootherium lagrelii* Ringström, 1923, sont ensuite presque simultanément décrits dans le Tertiaire récent de Chine. L'année suivante, le même Ringström (1924) crée *Iranotherium* à partir du « *Rhinoceros morgani* Mecquenem, 1908 » de Maragha. Sans exception, ce sont les formes les plus récentes du groupe (Miocène supérieur et Pliocène-Pléistocène).

Kretzoi (1942) est le premier à reconnaître un élasmothériin primitif (« *Gobitherium mongoliense* ») dans le crâne de « *Baluchitherium mongoliense* Osborn, 1924 », entretemps baptisé *Procoelodonta mongoliense* par Matthew (1931). Dans l'immédiat après-guerre, Crusafont & Villalta (1947) ont la géniale intuition de rapprocher le madrilène « *Rhinoceros matritensis* Lartet in Prado, 1864 » d'*Iranotherium morgani* (Mecquenem, 1908). Les élasmothériinés remontent ainsi jusqu'au Miocène inférieur et « gagnent » l'Europe occidentale. Les élasmothériinés sombrent dans l'oubli pendant plus de vingt ans, mise à part la description de nouvelles espèces d'*Elasmotherium* et de *Sinootherium* en Chine par Chow (1958). Selon Schaurte (1964), le « Rhinocéros unicolore » peint sur le « Grand Plafond » de la Grotte de Rouffignac et découvert en 1956 serait un *Elasmotherium*. *Elasmotherium* aurait-il vécu en Europe occidentale au Magdalénien moyen et final (13000 BP) ?

En revanche, sous l'impulsion de plusieurs auteurs perspicaces, pas moins de neuf nouveaux taxons sont attribués au groupe au cours des années 1970. C'est d'abord Beliajeva (1971) qui crée *Begertherium borissiakii* d'après un crâne de Mongolie occidentale. Puis, en trois articles, Heissig (1972, 1974a, 1976) prouve la présence d'élasmothériinés primitifs dans le Miocène moyen du Pakistan (*Caementodon oettingenae* Heissig, 1972), d'Anatolie et du Caucase. Dans cette dernière région, le gisement de Belometschetskaya avait livré de nombreux restes de « *Dicerorhinus caasicus* Borissiak, 1935 ». Heissig (1974a) rebaptise le taxon *Beliajevina caucasica*, le rapproche des spécimens anatoliens du gisement de Pasalar (*Beliajevina tekkayai* Heissig, 1974) et intègre les deux espèces dans les élasmothériinés. Ce même auteur (*ibid.*) les distingue des fossiles découverts dans les autres gisements d'Anatolie, pourtant subcontemporains : l'élasmothériiné *Hispanotherium grimmeri* Heissig, 1974 est nommé.

Pendant ce temps, l'aire de répartition des élasmothériinés, jusqu'alors restreinte à l'Eurasie est élargie à l'Afrique. Aguirre & Guérin (1974) reconnaissent un iranothériiné, *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp., à Nakali, un gisement du Kenya décidément très particulier. Les deux dents en question sont encore aujourd'hui les seuls restes fiablement reconnus d'élasmothériinés hors d'Eurasie.

De nouveaux élasmothériinés – *Ninxiatherium longirhinus* Chen, 1977 dans le Miocène supérieur de Chine ; *Hispanotherium lintungensis* Zhai, 1978 et *Tesselodon fangxianensis* Yan, 1979 – sont également décrits dans le Miocène moyen de Chine.

La décennie suivante est marquée par plusieurs travaux de synthèse (Antunes & Ginsburg 1983 ; Cerdeño 1989 ; Fortelius & Heissig 1989 ; Heissig 1989) et la découverte d'*Hispanotherium matritense* en France (Ginsburg *et al.* 1987).

Dans la première analyse de parcimonie sur les Rhinocerotidae (Cerdeño 1995), les élasmothériinés sont éclatés en deux groupes, les Elasmotheriina et les Iranotheriina. De plus, toutes les formes du Miocène inférieur et moyen sont mises en synonymie avec *Hispanotherium matritense*. L'année suivante, Cerdeño (1996) nomme pourtant *Hispanotherium tungurense*

nov. sp. dans le Miocène moyen de Mongolie intérieure. Une pléthore d'élasmothériinés cohabite décidément dans la région à l'époque. Parallèlement, les missions paléontologiques françaises au Balouchistan, initiées en 1995, vont permettre de confirmer l'intuition de Heissig (1974a) quant à la présence d'un élasmothériiné dès le Miocène inférieur au Pakistan (*Bugtirhinus praecursor* Antoine & Welcomme, 2000).

En 1997, un élasmothériiné primitif, mis au jour dans le gisement de Montréal-du-Gers (Miocène inférieur), est baptisé *Aegyrcitherium beonensis* Antoine, 1997. La même année, plus de six cents restes provenant du gisement espagnol de Córcoles et attribués à *Hispanotherium matritense* sont décrits par Iñigo & Cerdeño (1997).

PRÉSENTATION DE LA MÉTHODE (ANALYSE DE PARCIMONIE)

Depuis une vingtaine d'années, l'émergence des méthodes de reconstruction phylogénétique, également connues sous le nom d'analyse cladistique ou de parcimonie, a permis aux biologistes et aux paléontologues de reconsidérer l'arbre du vivant, à la fois dans son ensemble et dans le détail. Les chercheurs s'attachent désormais à reconstruire des phylogénies – arbres d'espèces considérés en termes de groupes frères ou d'espèces sœurs – fondées sur le partage de caractères dérivés, au détriment des relations ancêtre-descendant. Les données recueillies (caractères anatomiques ou mutations génétiques) sont traitées à l'aide de logiciels spécialisés. Ces derniers permettent désormais la formalisation objective et réfutable d'un très grand nombre de données. Un tel renouvellement méthodologique entraîne de nombreux bouleversements du point de vue des sciences biologiques (systématique, évolution, biodiversité) et de leurs implications sur les géosciences (biostratigraphie et paléobiogéographie).

La méthode cladistique consiste à définir des caractères qui peuvent, lorsqu'ils sont partagés par plusieurs taxons, soit signifier leur parenté phylogénétique (homologies), soit seulement correspondre à une ressemblance indépendante d'une histoire commune (homoplasies : convergences ou réversions). Les synapomorphies sont les caractères dérivés présents chez plusieurs taxons et hérités d'une espèce ancestrale propre. Les autapomorphies sont les caractères dérivés présents chez un seul taxon terminal, qui vont permettre d'établir sa diagnose cladistique. Les principes de base de cette méthode ont été énoncés par Hennig (1966), avec notamment la notion de congruence des caractères. En analyse informatisée, le principe de congruence est nommé parcimonie et appliqué au moyen de l'algorithme de Wagner (Kluge & Farris 1969 ; Farris 1970) : les convergences et réversions sont autorisées, mais minimisées. L'analyse de parcimonie revient à constituer un schéma phylogénétique (le cladogramme) qui soit le plus parcimonieux possible, c'est-à-dire celui qui compte le moins de transformations d'un état en un autre, ou « pas ».

Il reste à préciser que la partie fondamentale d'une analyse cladistique (ou analyse de parcimonie) demeure l'étude anatomique des pièces concernées (morphologie osseuse et dentaire, présence-absence et forme des surfaces articulaires, etc.) L'approche exhaustive du groupe étudié est nécessaire. La description paléontologique n'est pas, en analyse cladistique, une fin en soi, mais le moyen d'aboutir à une reconstruction théoriquement sans *a priori* de liens de parenté entre taxons : plus l'analyse morphologique est approfondie, meilleur devrait être le résultat phylogénétique. Pour autant, les cladogrammes demeurent, et demeureront des hypothèses, en l'état « contemporain » des connaissances, réfutables en cas de nouvelles découvertes.

Depuis l'avènement des analyses informatisées, la cladistique connaît un essor très rapide. Les principaux aspects théoriques et pratiques de cette méthode sont développés – et parfaitement explicités – par Darlu & Tassy (1993), Kitching *et al.* (1998) et Lecomte & Le Guyader (2001). L'analyse cladistique des Elasmotheriina, qui fait l'objet de ce volume, présente néanmoins des particularités qui nécessitent quelques explications spécifiques. Celles-ci apparaissent dans les paragraphes suivants (pages 27-30).

REPRÉSENTATIVITÉ

On pourra me reprocher d'établir parfois un état de caractère sur un seul spécimen d'un taxon, ce qui réduit évidemment, faute de mieux, le caractère à une dimension typologique. Cependant, un contrôle est exercé sur les autres taxons qui permet de vérifier la validité de tels caractères et de minimiser les expressions de la variabilité individuelle.

PONDÉRATION

L'analyse ne prend en compte que des caractères discrets, jugés indépendants les uns des autres : par exemple, on ne peut considérer la présence d'une surface articulaire cubitus/semi-lunaire comme un caractère et l'absence d'articulation radius/pyramidal comme un autre (ce sont en réalité deux expressions synonymes du même caractère). Le point de vue inverse reviendrait à affecter un poids double à ce caractère précis.

Par ailleurs, certains caractères, notamment crâniens ou dentaires, sont classiquement considérés dans la littérature comme liés et donc dépendants les uns des autres. Afin de tester cladistiquement ces opinions, j'ai utilisé un moyen de vérification simple : les caractères ne sont séparés, après avoir été contrôlés, que s'ils ne sont pas strictement codés à l'identique taxon par taxon. Sinon, je tâche de signaler les expressions synonymes des caractères. L'intérêt de l'opération est alors double, puisqu'elle peut permettre de tester ce caractère en l'absence de l'un (ou de plusieurs) des éléments concernés, lorsqu'il s'agit de contacts articulaires par exemple. C'est notamment le cas pour le caractère 211 (articulation semi-lunaire/cubitus), contrôlable sur le radius, le cubitus, le semi-lunaire et le pyramidal.

STRATIGRAPHIE ET CLADISTIQUE

En systématique cladistique, la position stratigraphique ne présume en rien, *a priori*, de l'état primitif ou dérivé du caractère chez les taxons étudiés. L'argument stratigraphique (ancien = primitif ; récent = évolué), surtout dans le domaine continental – les dépôts sont discontinus et les gisements rares –, peut en effet être biaisé. Ainsi, par exemple, la plupart des élasmothériinés ne sont connus que dans un ou quelques gisements seulement, ce qui empêche d'apprécier leurs véritables extensions géographique et stratigraphique. En outre, l'argument stratigraphique, fonctionnant par nature dans le cas d'une lignée anagénétique, est faillible en cas de diversification taxonomique et de lignées-fantômes (Flessa & Jablonsky 1983 ; Norell 1992 ; Smith 1994, 1998 ; Forey 2001).

LES PROBLÈMES DU CODAGE

La reconnaissance des états de caractère implique un traitement, notamment au niveau du codage.

CARACTÈRES À ÉTATS MULTIPLES

Un caractère morphologique peut se présenter sous plusieurs états, même si le cas de figure général est binaire : primitif (état 0) ↔ dérivé (état 1). Les caractères à états multiples peuvent être déclinés selon les deux schémas suivants (Fig. 1) :

Le premier cas (Fig. 1A) correspond à un morphocline (états ordonnés) : il faut trois pas pour passer de l'état 0 à l'état 3 (traitement additif). Le second (Fig. 1B) correspond à des états non ordonnés : tout passage d'un état quelconque à un autre nécessite un pas et un seul (traitement non additif).

Il est parfois nécessaire de combiner ces deux types de caractères, ce qui revient à envisager *a priori* une hypothèse phylogénétique du caractère en question. J'essaierai dans la mesure du possible d'éviter ce cas de figure, pour éviter de forcer l'analyse. On résout généralement le problème en scindant le caractère à états multiples en plusieurs caractères binaires. C'est notamment le cas pour les caractères qui concernent la présence/absence de corne(s) ou les relations existant entre les cônes linguaux des prémolaires supérieures dans la présente analyse.

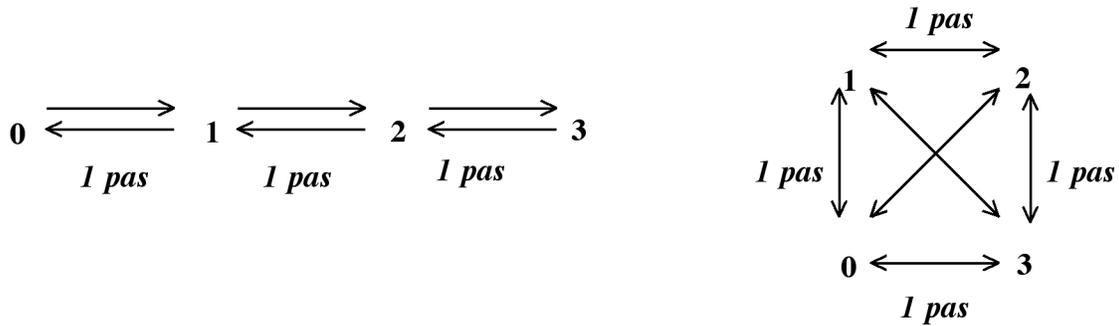


FIG. 1. Déclinaison des états additifs/non additifs d'un caractère cladistique à quatre états (0, 1, 2 et 3). A : Il faut trois pas pour passer de l'état 0 à l'état 3 (caractère additif = ordonné ; morphocline) ; B : un seul pas est nécessaire pour passer de tout état à un autre (caractère non additif = non ordonné).

FIG. 1. Additive/non-additive declination of a multistate cladistic character (four states: 0, 1, 2 and 3). A: Three steps are necessary to reach 3 from 0 (additive character = ordered; morphocline); B: One step is sufficient to go from one state to another (non-additive character = unordered).

ONTOGENÈSE

Je ne considère généralement dans l'analyse que l'état des caractères de l'adulte (os longs épiphysés, M^3 et M_3 fonctionnelles). Cependant, la rareté ou le manque de matériel fossile m'a parfois obligé à coder, faute de mieux, des restes provenant d'individus juvéniles ou subadultes.

L'âge individuel des restes, qu'ils soient dentaires, crâniens ou postcrâniens, est généralement déterminable. Groves (1967) a identifié 6 stades de croissance successifs chez les rhinocéros asiatiques actuels, grâce au remplacement dentaire.

J'en retiendrai les grandes lignes, en ramenant cependant sa succession à 4 stades :

- le premier, nouveau-né, est caractérisé par une série dentaire très limitée (D1 à D3), une texture osseuse particulière (ostéogenèse en cours) et des os non épiphysés,
- le stade suivant, dit juvénile, correspond à la présence de la série lactéale complète associée ou non aux M1, la plupart des os demeurant non épiphysés,
- le stade subadulte est défini par le remplacement complet des dents de lait et l'entrée en fonction des M2, puis la saillie des M3,
- l'état adulte débute quand les M3 commencent à s'user.

J'ai pu observer cette séquence chez les séries fossiles de référence (voir paragraphe « variabilité individuelle » ci-après), appartenant pourtant à trois taxons supragénériques différents (l'élasmothériiné « *Aegyrcitherium* » *beonense*, l'acérathériiné *Plesiaceratherium mirallesi* et le téléocératiné *Prosantorhinus douvillei*). Tous trois proviennent du Miocène inférieur de Montréal-du-Gers (Antoine 1997, 1999). J'ai pu tester la plupart des caractères à chaque stade ; toute différence d'ordre ontogénétique est alors mentionnée lors de la description des caractères. Ces observations permettent de prévoir dans une grande mesure la validité de l'état des caractères codés sur des éléments juvéniles lorsque la morphologie adulte est inconnue chez un taxon. L'interprétation d'un état juvénile comme état primitif chez un taxon peut en effet être source d'erreur, dans le cas d'un développement ontogénétique du type « non-récapitulation ».

DIMORPHISME SEXUEL

Comme le note Guérin (1980 :156-159), un dimorphisme sexuel est notable chez la plupart des rhinocéros actuels. Il en est de même chez plusieurs taxons fossiles considérés dans l'analyse, dont *Teleoceras* (Mead 2000). Ce dimorphisme porte essentiellement sur les dimensions du squelette, quelques caractéristiques crâniennes, notamment liées à la présence/absence de corne(s) nasale(s), la forme de la mandibule et des incisives et les caractéristiques inférées. Là encore, toute variation remarquable au sein d'un taxon sera discutée dans le texte.

VARIABILITÉ INDIVIDUELLE ET POLYMORPHISME

L'examen des séries de référence (rhinocérotidés de Montréal-du-Gers) a permis d'estimer la variabilité spécifique, voire « intrapopulationnelle » chez trois espèces appartenant à autant de taxons supragénériques contemporains. Dans le gisement de Montréal-du-Gers, on peut estimer que les restes de *Prosantorhinus douvillei* correspondent à environ 35 à 40 individus (Wermelinger 1998), dont un quart de juvéniles et subadultes. Ils sont associés à 25 individus – au moins – attribués à *Plesiaceratherium mirallesi*, dont plus d'un tiers de juvéniles et de subadultes. Enfin, « *Aegycitherium* » *beonense*, l'élasmothériiné du gisement, est représenté par une vingtaine d'individus, dont près d'une moitié de juvéniles et subadultes.

La variabilité n'a pas la même amplitude chez ces taxons. Elle est plus forte chez *P. douvillei* que chez les deux autres espèces, tant pour les proportions et les dimensions que pour les structures (facettes articulaires, insertions musculaires). On retrouve également une grande variabilité morphologique chez *Teleoceras fossiger*, téléocératiné très abondant en Amérique du Nord au Miocène supérieur (Osborn 1898 ; Harrison & Manning 1983). En revanche, j'ai pu constater une morphologie plus constante chez le petit *Menoceras arikareense*, dont le gisement miocène inférieur d'Agate Springs a livré les restes de plusieurs centaines d'individus, pour la plupart conservés à l'AMNH.

La palette de morphologies rencontrée chez une même espèce, voire une même population, peut se traduire par plusieurs états de caractère (polymorphisme). Partageant l'opinion de Wiens (2001 : 690), selon lequel les caractères polymorphes « *can contain useful phylogenetic information* », j'ai choisi d'inclure les caractères polymorphes dans l'analyse, parmi lesquels ceux qui mettent en jeu une présence/absence de structure. Citons par exemple la crista sur P³, présente chez *P. mirallesi* de Montréal-du-Gers sur 5 des 12 spécimens disponibles, et absente sur les autres spécimens. Le polymorphisme pose un problème de codage. Je le traite de la manière suivante :

Le codage habituel de caractères présence/absence est de type binaire (0-1). Prenons le cas où la comparaison extra-groupe indique que 0 = absent, 1 = présent. Ce type de codage, simple, valable pour des caractères constants au sein de chaque taxon, est inutilisable dans ce cas précis (crista sur les P³ de *P. mirallesi*).

Je préfère affiner l'analyse en considérant non plus deux, mais quatre états, pour le même caractère, d'après les modalités suivantes :

- 0 crista toujours absente,
- 1 crista plutôt absente (absence dans 50 % au moins des cas),
- 2 crista plutôt présente (présence dans 50 % au moins des cas),
- 3 crista toujours présente.

Dans ce cas précis, *P. mirallesi* est défini par l'état 1 (plutôt absente). Le caractère est ordonné (il faut trois pas pour passer de l'état 0 à l'état 3).

Pour tous les caractères traités de la sorte, les états correspondent à la fréquence de présence/absence et non au développement de la structure en question (petit/grand), qui est systématiquement traité indépendamment.

Préalablement à l'analyse de parcimonie, j'ai également procédé à un contrôle de tous les caractères polymorphes. Ce contrôle m'a permis d'éliminer *a priori* ceux pour lesquels l'état 0 et l'état 3 n'étaient observés chez aucun des taxons intégrés à l'analyse. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle la position de l'échancrure post-palatine par rapport à la série dentaire n'apparaît pas comme caractère cladistique dans le présent travail.

DONNÉES MANQUANTES ET CARACTÈRES NON APPLICABLES

Lorsqu'un état de caractère est inconnu chez un ou plusieurs taxons, faute de figuration, de description, ou de spécimen correspondant, le logiciel Hennig86 version 1.5 (Farris 1988) – comme tous les logiciels de parcimonie – permet

d'optimiser les caractères. On code alors « ? » et le logiciel optimise l'état du caractère manquant en fonction de l'environnement du taxon dans l'arbre. Un caractère est également optimisé quand la structure concernée est elle-même absente chez un taxon, comme par exemple la morphologie des incisives supérieures chez *Elasmotherium*, lequel est exempt de denture antérieure. Dans ce cas, le caractère non applicable sera codé « - » dans la matrice, ce qui permettra au lecteur de distinguer les deux types d'absence de donnée (donnée manquante – caractère non applicable).

On peut voir ci-dessous un exemple d'optimisation, valable dans les deux cas discutés ci-dessus (Fig. 2) : la parcimonie implique que l'état chez C est 1. L'état 1 du caractère est une synapomorphie du groupe (B, C, D). L'état 0 chez C aurait nécessité 2 pas, soit que l'état 1 ait été indépendamment acquis par B et D (convergence), soit qu'il y ait eu réversion chez C.

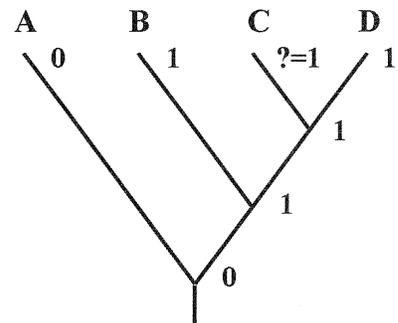


FIG. 2. Optimisation d'un caractère, dont l'état est inconnu chez le taxon C. Les taxons analysés sont A, B, C, D. 0 est l'état plésiomorphe du caractère ; 1 est l'état apomorphe du caractère ; ? signifie que l'état du caractère est inconnu (taxon C).

FIG. 2. Optimization of a character which state is unknown in one taxon (C). The taxa are A, B, C and D. The plesiomorphic state is 0; the apomorphic state is 1; the missing observation is indicated by "?" (taxon C).

POLARITÉ DES CARACTÈRES CLADISTIQUES ET EXTRA-GROUPES

Les états de caractères sont orientés (primitifs/plésiomorphes « dérivés/apomorphes), grâce à un ou plusieurs taxons extérieurs au groupe étudié (extra-groupes/outgroups). On doit, pour cette raison, porter un soin particulier à leur choix. Les extra-groupes ne doivent pas être « étroitement apparentés à l'un quelconque des groupes étudiés » (Darlou & Tassy 1993). Si tel est le cas, le traitement de la racine doit faire l'objet de manipulations particulières : déplacements successifs de chaque extra-groupe en première position dans la matrice afin d'identifier la partie du groupe interne réellement monophylétique (Barriel & Tassy 1998).

Pour réduire l'incertitude quant à la polarité des caractères, quatre extra-groupes ont été retenus (*Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzootherium filholi*), dont le matériel étudié pour la présente analyse (grâce à la littérature ou par l'observation directe en collection) est mentionné ci-après (voir paragraphe « matériel étudié » ci-contre).

À plusieurs reprises dans l'arbre de référence (Tableau 12), l'ambiguïté est artificielle. Elle est due à l'utilisation de caractères non applicables, codés « - » : par exemple, les quatre extra-groupes – inermes – ne possèdent évidemment pas de corne nasale bien développée (28⁽¹⁾) ; le caractère 85 (crochet simple ou digité sur les prémolaires) ne peut être contrôlé que chez les taxons dont les prémolaires sont pourvues de crochet. Cependant, la parcimonie implique que chez les taxons non contrôlés, dont les extra-groupes, le crochet – s'il était présent – serait « le plus souvent digité » (état 2), parce que cet état correspond à la première transformation (nœud 3). Enfin, la polarité du caractère peut être ambiguë en raison des lacunes d'observation. C'est notamment le cas pour le sillon lingual sur le *corpus mandibulae* (58) ou la présence/absence de I² (164).

En définitive, comme le signale Tassy (1990b : 207) et du fait de la paraphylie *a priori* des extra-groupes, « en règle générale l'analyse de la distribution des caractères n'est donc pertinente que pour le groupe étudié (nœud 1). Les caractères prêtés à la racine exigent de l'utilisateur un examen attentif ».

MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Trente-six taxons ont été intégrés à l'analyse. Ils peuvent être regroupés en trois ensembles : les extra-groupes (quatre taxons), le groupe de branchement (treize taxons) et les Elasmotheriina (groupe interne *sensu stricto* ; dix-neuf taxons). La liste des abréviations utilisées pour les institutions et collections est donnée en annexe (Annexe I).

SYSTÉMATIQUE DES EXTRA-GROUPES

Sous-ordre CERATOMORPHA Wood, 1937

Super-famille TAPIROIDEA Burnett, 1830

Famille TAPIRIDAE Burnett, 1830

Genre **TAPIRUS** Brisson, 1762

Tapirus terrestris (Linné, 1758)

Le tapir d'Amérique vit actuellement en Amérique du Sud. Les tapirs sont consensuellement les animaux actuels les plus proches phylogénétiquement des rhinocérotidés actuels et fossiles. Tapiroïdes et rhinocérotoïdes sont groupes-frères au sein des Ceratomorpha (Wood 1934, 1937 ; Scott 1941 ; Simpson 1945 ; Radinsky 1966 ; Schoch 1984 ; McKenna & Bell 1997) ou des Tapiridea (Hooker 1984 ; Prothero & Schoch 1989b). Si la morphologie du squelette postcrânien et des dents n'a pas beaucoup changé au cours des temps géologiques chez les tapirs, le crâne a en revanche subi de nombreuses modifications, en relation avec la présence d'une pseudo-trompe. Cela m'incite à minimiser le rôle de *T. terrestris* dans la détermination de la polarité de certains caractères crâniens (région périnasale).

J'ai pu étudier le matériel conservé au MHNT (squelette monté subadulte) et dans les collections et la galerie d'Anatomie Comparée du MNHN à Paris (plusieurs crânes et squelettes, juvéniles, subadultes et adultes, montés ou désarticulés). J'ai en outre utilisé les figurations de Blainville (1839-1864).

Super-famille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845

Genre **HYRACHYUS** Leidy, 1871

Hyrachyus eximius Leidy, 1871

Le genre *Hyrachyus*, unanimement considéré comme le rhinocérotoïde le plus primitif, donne une idée assez précise du morphotype ancestral du groupe. *Hyrachyus eximius* est bien connu dans l'Éocène inférieur et moyen d'Amérique du Nord et d'Eurasie (Prothero & Schoch 1989b). J'ai étudié les restes conservés dans les collections de l'AMNH, à New York, qui consistent en un squelette monté (AMNH 5065), deux crânes (AMNH 12371 et 12354), une mandibule (AMNH 12355) et quelques restes postcrâniens isolés.

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Genre **TRIGONIAS** Lucas, 1900

Trigonias osborni Lucas, 1900

Ce rhinocérotidé primitif est connu dans l'Éocène supérieur et l'Oligocène inférieur d'Amérique du Nord (Prothero & Schoch 1989b). Selon Heissig (1989), il forme avec *Ronzotherium* et *Amphicaenopus* le groupe polyphylétique des Trigoniadini. *Trigonias* est selon toute vraisemblance très proche du morphotype ancestral des rhinocérotidés. J'ai examiné les spécimens déposés dans les collections de l'AMNH à New York (dont un crâne adulte et un juvénile), à l'exception du squelette monté AMNH 9847 décrit et figuré par Scott (1941), actuellement inaccessible. J'ai en outre utilisé les descriptions et figurations de Wood (1927) et de Scott (1941) pour les éléments que je n'ai pas pu observer sur le matériel disponible.

Genre **RONZOTHERIUM** Aymard, 1854

Ronzotherium filholi (Osborn, 1900)

Ce rhinocérotidé primitif inerme est bien représenté dans l'Oligocène inférieur d'Eurasie. La description de cette espèce a été détaillée par Heissig (1969) et Brunet (1979). J'ai examiné le matériel crânien, dentaire et postcrânien provenant de Villebramar (Lot-et-Garonne, France) décrit par Brunet (*ibid.*) et conservé dans les collections de l'Université de Poitiers. Le matériel de Villebramar est abondant et permet d'avoir un bon aperçu de la variabilité individuelle au sein de cette espèce.

Pour certains caractères dont la polarité pose problème (états contradictoires, inconnus ou non contrôlables chez les extra-groupes), celle-ci a été déduite d'observations complémentaires chez d'autres périssodactyles (fossiles ou actuels), voire d'autres ongulés. Lorsque la polarité d'un caractère demeure irrésolue malgré tout, seule la topologie de l'arbre pourra permettre de la définir *a posteriori*.

GROUPE DE BRANCHEMENT

Je propose de dénommer « groupe de branchement » le groupe qui rassemble dans l'analyse tous les rhinocérotidés autres qu'élasmothères et extra-groupes. Cet ensemble regroupe tous les rhinocéros actuels ainsi qu'un choix arbitraire de rhinocérotidés fossiles, soit treize taxons. Ceux-ci vont d'abord permettre de tester l'hypothèse de monophylie des élasmothériinés plus fiablement qu'à l'aide des seuls extra-groupes. Le rôle principal de ce « groupe de branchement » est néanmoins de « brancher » les élasmothériinés au sein des rhinocérotidés fossiles et actuels.

La systématique des groupes du niveau famille utilisée dans ce paragraphe est déduite des résultats du présent travail (voir chapitre « Implications taxonomiques »).

RHINOCÉROTIDÉS ACTUELS

Les rhinocéros actuels ont été inclus dans l'analyse car les restes crâniens, dentaires et postcrâniens sont accessibles en nombre, et ce à tous les stades ontogénétiques (Groves 1967 ; Guérin 1980). En outre, leur écologie est connue, ce qui donne des indications quant à celle des formes fossiles. Enfin, les relations phylogénétiques des cinq espèces ont déjà fait l'objet de plusieurs travaux, au demeurant assez contradictoires (Groves 1983 ; Prothero *et al.* 1986 ; Cerdeño 1995, 1996). En ce qui concerne la bibliographie, j'ai surtout utilisé les descriptions de Guérin (1980), immense banque de

données tant quantitatives que qualitatives, mais également les travaux de Cuvier (1834) et Blainville (1839-1864), dont les illustrations sont toujours aussi informatives, et enfin Groves (1983). Rappelons que les observations de Guérin (1980) sont fondées, notamment, sur 53 crânes adultes ou subadultes de *Diceros bicornis*, 29 de *Ceratotherium simum*, 26 de *Dicerorhinus sumatrensis*, 15 de *Rhinoceros unicornis* et 27 de *R. sondaicus*.

Le matériel étudié en collection, dont le détail apparaît ci-dessous, appartient aux collections du MHNT et du MNHN (Galerie et Collections d'Anatomie Comparée).

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845

Tribu RHINOCEROTINI Owen, 1845

Sous-tribu RHINOCEROTINA Owen, 1845

Genre **RHINOCEROS** Linné, 1758

Rhinoceros unicornis Linné, 1758

C'est le premier rhinocérotidé jamais décrit. Cette espèce est également connue sous le nom de « grand rhinocéros unicolore » ou « rhinocéros d'Inde ». Dans la Galerie d'Anatomie Comparée du MNHN, j'ai pu examiner le squelette monté, dit « rhinocéros de Versailles », portraituré par Buffon et figuré par Cuvier (1834). En collection, j'ai étudié le squelette complet désarticulé MNHN 1960-59, la mandibule MNHN 1967-101 et l'hémimandibule subadulte MNHN A-10866.

Rhinoceros sondaicus Desmarest, 1822

Du rhinocéros de Java, l'espèce actuellement la plus menacée d'extinction, j'ai pu étudier les spécimens conservés dans les collections du MHNT (crâne et mandibule MHNT sans numéro, initialement rapportés à l'espèce *R. unicornis*) et du MNHN. Ceux-ci consistent en deux squelettes (subadulte A-7966 – peut-être le type (?) ; adultes A-7971 et A-10965) et plusieurs crânes adultes, subadultes et juvéniles conservés en galerie et en collection.

Genre **DICEROS** Gray, 1821

Diceros bicornis (Linné, 1758)

Le rhinocéros noir d'Afrique est présent dans toutes les collections d'anatomie ou presque. J'ai pu contrôler les caractères sur les restes appartenant aux collections du MHNT (squelette adulte monté) et MNHN (crâne 1961-195, crâne et mandibule juvéniles A-2272 ; squelettes désarticulés 1941-208, 1956-51 (juvénile), 1936-644 et squelette monté A 7969).

Genre **CERATOTHERIUM** Gray, 1867

Ceratotherium simum (Burchell, 1817)

Les restes de rhinocéros blanc d'Afrique sont rares dans les collections (et en particulier les restes du squelette appendiculaire). Les seuls restes auxquels j'ai pu accéder sont le squelette monté et les crânes et mandibules associées (adulte et juvéniles) de la galerie et des collections d'Anatomie Comparée du MNHN.

Genre **DICERORHINUS** Gloger, 1841

Dicerorhinus sumatrensis (Fischer, 1814)

Le petit rhinocéros bicolore de Sumatra, généralement considéré comme le plus « primitif » des espèces actuelles, en raison de sa toison hirsute, est assez bien représenté dans les collections d'Anatomie Comparée du MNHN. J'ai étudié le squelette-type (MNHN A-7965) figuré notamment par Cuvier (1834), et le squelette monté 1887-432.

RHINOCÉROTIDÉS FOSSILES

Les rhinocerotidés fossiles considérés dans l'analyse de parcimonie ont été choisis pour plusieurs raisons.

En premier lieu, afin de brancher les élastothériinés au sein de la famille, il était nécessaire de contrôler les états chez une espèce du genre-type de chaque taxon supra-générique décrit chez les rhinocerotidés (infra-tribu, sous-tribu, tribu ou sous-famille). J'ai ainsi intégré *Diceratherium armatum* et *Menoceras arikarensense* dans l'analyse.

J'ai également contrôlé les caractères chez d'autres rhinocerotidés fossiles (*Coelodonta antiquitatis*, *Plesiaceratherium mirallesi*, *Brachypotherium brachypus*, *Protaceratherium minutum* et *Prosantorhinus douvillei*), pour des raisons propres à chaque taxon.

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Genre **PROTACERATHERIUM** Abel, 1910

Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)

C'est un petit rhinocéros inerme (Fig. 3), connu pendant la majeure partie du Miocène inférieur en Europe (Antoine & Duranthon 1997). Il est généralement considéré comme un ménocératiné (Heissig 1989 ; Prothero & Schoch 1989b), ce que la présente analyse réfute (Fig. 288). Son allure tapiroïde et sa possible tridactylie m'ont notamment conduit à intégrer cette espèce dans l'analyse pour vérifier s'il s'agissait ou non d'une convergence adaptative avec les élastothériinés du Miocène inférieur. Les descriptions utilisées sont celle du squelette de Budenheim, par Roman (1924), et celle des faunes du Miocène inférieur de l'Agenais par Bonis (1973). J'ai également étudié le matériel provenant des gisements aquitains de Barbotan-les-Thermes, Estrepouy, Issus et Montréal-du-Gers (Béon 2) et conservé dans les collections du MHNT (Antoine & Duranthon 1997) et de l'Université Claude-Bernard de Lyon. Enfin, grâce à l'obligeance du Pr Léonard Ginsburg, j'ai eu accès aux nombreux restes inédits provenant de Selles-sur-Cher et conservés dans les collections du MNHN.

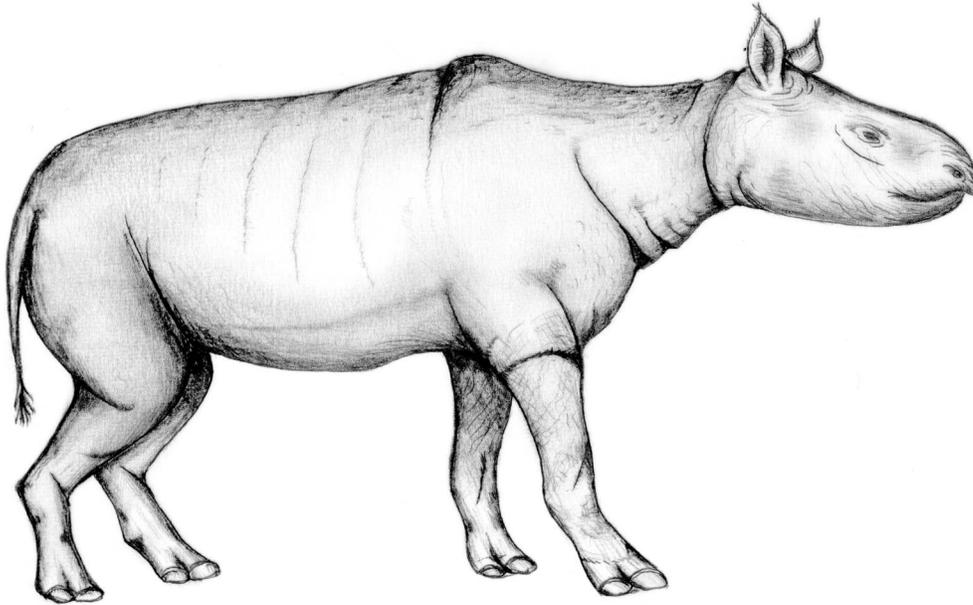


FIG. 3. Reconstitution de *Protaceratherium minutum*. D'après le squelette de Budenheim décrit et figuré par Roman (1924). Moins d'1m au garrot. Dessin original.

FIG. 3. Reconstruction of *Protaceratherium minutum*. After the skeleton from Budenheim, described and figured by Roman (1924). About 1m at the shoulder. Original drawing.

Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845

Genre ***Plesiaceratherium*** Young, 1937

Plesiaceratherium mirallesi (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955)

Cet acérathériiné primitif est le seul contrôlé dans l'analyse. Ce taxon n'est représenté que dans de rares gisements européens (Antoine *et al.* 2000a, 2000b). Le genre *Plesiaceratherium* est néanmoins connu au Miocène inférieur depuis la Chine jusqu'au Portugal. C'est un grand rhinocéros coureur, inerme et robuste (Fig. 4). Je l'ai préféré à *Aceratherium incisivum* Kaup, 1832 (le premier acérathériiné jamais décrit), comme représentant du groupe, parce qu'il est moins dérivé que ce dernier, et donc plus à même de renseigner sur la morphologie initiale des acérathériinés. De plus, le gisement de Montréal-du-Gers (Antoine 1997, 1999) a livré des restes correspondant à plus de 25 individus, dont plusieurs squelettes complets. Cette population permet notamment d'appréhender le dimorphisme sexuel, les variations ontogénétiques et la variabilité individuelle. Tous les restes étudiés appartiennent aux collections du MHNT, à l'exception des spécimens de Pellecahus (Gers), déposés au MNHN et à l'UCBL. Les descriptions et illustrations originales dues à Crusafont *et al.* (1955) m'ont également été utiles.

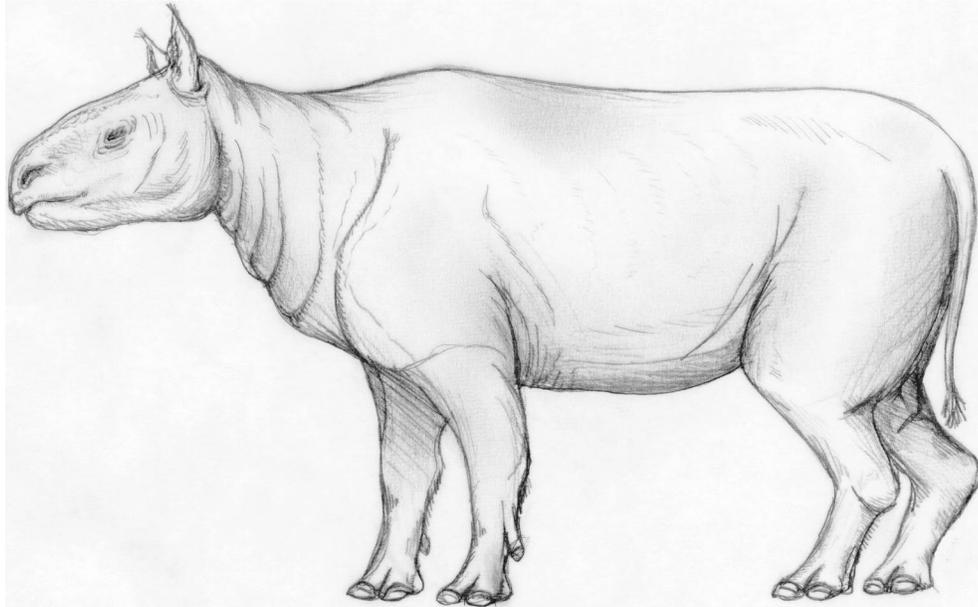


FIG. 4. Reconstitution de *Plesiaceratherium mirallesi*. D'après les restes découverts à Montréal-du-Gers (MHNT). Près d'1,80m au garrot. Dessin original.
FIG. 4. Reconstruction of *Plesiaceratherium mirallesi*. After the remains unearthed in Montréal-du-Gers (MHNT). About 1,80m at the shoulder. Original drawing.

Tribu RHINOCEROTINI Owen, 1845

Sous-tribu RHINOCEROTINA Owen, 1845

Genre **COELODONTA** Bronn, 1831

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)

Le rhinocéros laineux, dit encore « à narines cloisonnées », connu au Pléistocène dans toute l'Eurasie, est de loin le rhinocérotidé le mieux représenté dans les collections. Outre le facile accès à des restes nombreux de provenances diverses, il doit sa présence ici au nécessaire test d'une hypothèse de Cerdeño (1995, 1996), qui en fait – avec *Stephanorhinus* –, un élasmothériiné groupe-frère du clade (*Elasmotherium*, *Ninxiatherium*).

Le codage des caractères dans la présente analyse a été établi en partie grâce aux descriptions de Guérin (1980). J'ai en outre étudié le squelette monté de la galerie de Paléontologie du MNHN et provenant de Chine, mais aussi six crânes provenant de Sibérie et des restes isolés essentiellement dragués en Mer du Nord, tous conservés dans les collections du NHM à Londres.

Sous-tribu TELEOCERATINA Hay, 1902

Genre **TELEOCERAS** Hatcher, 1894

Teleoceras fossiger (Cope, 1873)

Ce taxon est abondant dans le Miocène supérieur d'Amérique du Nord. Il est caractérisé par des membres très courts, aux extrémités particulièrement trapues, lui conférant une allure hippopotamoïde. Le travail d'Osborn (1900) a permis d'avoir une idée des variations dues au dimorphisme sexuel et à la croissance chez cette espèce. Les restes étudiés en collection proviennent des gisements de Loup Fork et de Long Island Rhino Quarry, du Miocène terminal du Kansas et sont conservés à l'AMNH à New York. Six crânes et autant de mandibules, plusieurs séries lactéales ont été examinés. L'échantillon de restes postcrâniens a varié selon les os de 2 (Mc II) à 14 spécimens (astragales).

Genre **PROSANTORHINUS** Heissig, 1974b

Prosantorhinus douvillei (Osborn, 1900)

Ce petit téléocératiné très trapu, aux extrémités raccourcies (Fig. 5), abondait à l'Orléanien supérieur en Europe occidentale (Antoine *et al.* 2000b). C'est, avec *Teleoceras fossiger*, un des rhinocérotidés dont la morphologie est la plus variable (Wermelinger 1998). La mise au jour dans le gisement de Montréal-du-Gers d'éléments associés appartenant à une quarantaine d'individus a permis d'estimer l'étendue de cette variabilité intraspécifique. Le travail de Wermelinger (1998) m'a été très utile pour les caractères du membre antérieur. Tout le codage a été établi à partir de l'observation directe des spécimens. Le matériel de Montréal-du-Gers est conservé dans les collections du MHNT, celui de Pellicahus étant déposé au MNHN et à l'UCBL.

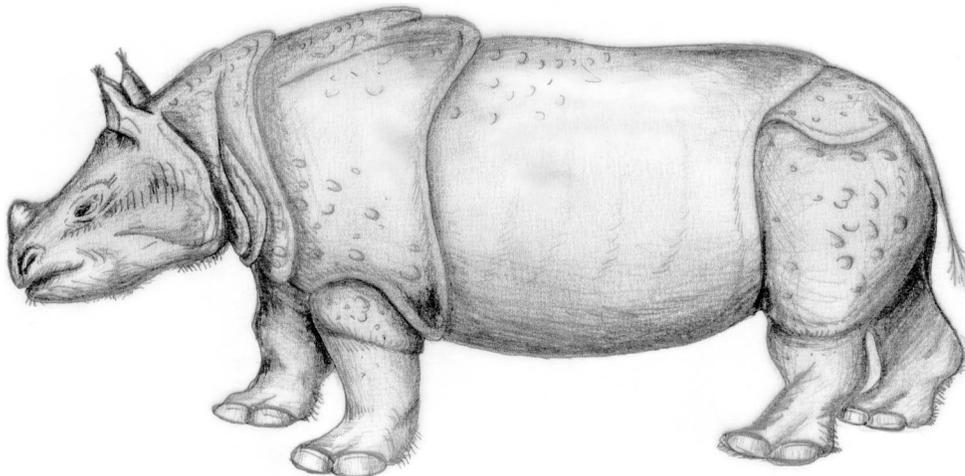


FIG. 5. Reconstitution de *Prosantorhinus douvillei*. D'après les restes découverts à Montréal-du-Gers (MHNT). Environ 1m au garrot. Dessin original.

FIG. 5. Reconstruction of *Prosantorhinus douvillei*. After the remains unearthed in Montréal-du-Gers (MHNT). About 1m at the shoulder. Original drawing.

Genre **BRACHYPOTHERIUM** Roger, 1904

Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

C'est le plus gros rhinocéros miocène connu en Europe occidentale. Inerme, volumineux mais moins trapu que *Teleoceras* ou *Prosantorhinus*, ce migrant asiatique apparaît au milieu de l'Orléanien, pour disparaître à la fin du Miocène moyen (Antoine *et al.* 2000b). Les ouvrages consultés sont Roman & Viret (1930, 1934), Guérin (1980), Ginsburg & Bulot (1984), Cerdeño (1993). Le matériel examiné provient de nombreux gisements du Bassin d'Aquitaine et de la Loire, dont celui de Montréal-du-Gers (MHNT), Castelnau-d'Arbieu, Sansan, Simorre (MHNT et MNHN), La Romieu (UCBL, MHNT et MNHN), Beaugency-Tavers et Faluns (MNHN).

Sous-famille ELASMOTHERIINAE Bonaparte, 1845

Tribu DICERATHERIINI Dollo, 1885

Genre **DICERATHERIUM** Marsh, 1875

Diceratherium armatum Marsh, 1875

Diceratherium est un genre exclusivement nord-américain, connu à l'Oligocène et au Miocène inférieur (Prothero 1998). C'était un animal de grande taille, dont les mâles possédaient deux cornes nasales symétriques. J'ai étudié les spécimens conservés dans les collections de l'AMNH à New York provenant de gisements de l'Arikaréen moyen (Miocène basal) du Wyoming ; ils consistent en un crâne adulte incomplet (AMNH 112174), une association crâne, mandibule, atlas et axis appartenant à un mâle adulte (AMNH 112176), un crâne juvénile (142-905), un pied presque complet (AMNH 132058) et de nombreux éléments isolés du squelette appendiculaire.

Tribu ELASMOTHERIINI Bonaparte, 1845

Sous-tribu MENO CERATINA Prothero, Manning & Hanson, 1986

Genre **MENOCERAS** Troxell, 1921

Menoceras arikareense (Barbour, 1906)

Cette espèce, mieux connue sous le binom invalide *Diceratherium cooki*, était très abondante au début du Miocène en Amérique du Nord (Tanner 1969 ; Prothero 1998). C'est un petit rhinocéros tridactyle aux proportions tapiroïdes. Le gisement d'Agate Springs (Nebraska) a livré un nombre fantastique de restes, pour la plupart conservés à l'AMNH à New York (18 armoires). Des éléments correspondant à plusieurs centaines d'individus sont ainsi accessibles, tous provenant de ce même site. J'ai limité l'échantillon crânien à 2 spécimens mâles (AMNH 22458 et 26892), 3 femelles et plusieurs juvéniles et subadultes (AMNH sans numéro). Le dimorphisme sexuel est exacerbé chez *M. arikareense*, puisque la femelle est inerme, avec un crâne très dolichocéphale, tandis que le mâle possède deux cornes nasales paires sur un crâne brachycéphale. Pour les caractères dentaires, j'ai utilisé les séries des crânes et une quinzaine de rangées dentaires inférieures. Enfin, les très nombreux éléments postcrâniens ont permis d'avoir un aperçu fiable de la variabilité individuelle.

Les caractéristiques (taxonomie, synonymie, historique, matériel) des dix-neuf Elasmotheriina contrôlés dans l'analyse sont énumérées dans la partie suivante.

LES ELASMOTHERIINA CONTRÔLÉS DANS L'ANALYSE

Dans l'analyse de parcimonie, les Elasmotheriina contrôlés portent généralement leur nom de baptême : le nom de genre et/ou d'espèce est mis entre guillemets en cas de contradiction avec les résultats de l'analyse de parcimonie (voir chapitre 4).

Le gisement-type de chaque taxon, dans le cas où il est connu, apparaît en caractères gras dans les tableaux.

Genre **ELASMOTHERIUM** Fischer, 1808

Elasmotherium Fischer, 1808: 23-28

Espèce type : *E. sibiricum* Fischer, 1808.

Autre espèce attribuée au genre : *E. caucasicum* Borissiak, 1914.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 313.

Elasmotherium sibiricum Fischer, 1809

Fig. 6

Elasmotherium Fischer, 1808 : 1-28, pl. 1, 2.

Elasmotherium sibiricum Fischer, 1809 : 253, 255-260, pl. 21, 22.

elasmotherium Fischerii Desmarest, 1820 : 546.

Elasmotherium Fischeri Desmoulin, 1824 : 92.

“animal qui semble tenir le milieu entre le cheval et le rhinocéros” Bivona, 1831 : 112.

Elasmotherium Fischeri Meyer, 1832 : 147.

élasmothérium Cuvier, 1834 : 187-192.

Élasmotherium Cuvier, 1834 : 28, pl. 57, fig. 1-7.

Elasmotherium Blainville, 1839 : Édentés, pl. unique, vol. IV.

Stereoceros typus vel *Galli* Blainville, 1839 : Édentés, pl. unique, vol. IV.

Elasmotherium Fischeri Kaup, 1840 : 453.

Elasmotherium Fischeri Kaup, 1841 : 241.

Elasmotherium Keyserlingii nov. sp. Fischer, 1842 : 457-461.

Elasmotherium Fischeri Keyserling, 1842 : 454-457.

Elasmotherium Fischeri Pictet, 1844 : 267.

Stereoceros typus vel *GALLI* Duvernoy, 1852 : 125-130, 134, pl. II, fig. 3a ; pl. III, fig. 3b ; pl. IV, fig. 3c.

Elasmotherium Fischeri Giebel, 1852: 312.

Stereoceros typus seu *Galli* Duvernoy, 1853 : 109.

Elasmotherium Fischeri Giebel, 1855 : pl. 31, fig. 8.

Stereoceros typus seu *Galli* Bronn, 1856 : 858, pl. XLIX, fig. 4 a, b.

Elasmotherium Fischeri Owen, 1860 : 587.

Elasmotherium Fischeri Brandt, 1863 : 490.

Elasmotherium Fischeri Brandt, 1864 : 1-34, pl. I, figs 1-6 ; pl. II-V.

Stereoceros typus seu *Galli* Duvernoy & Brandt, 1864: 18.

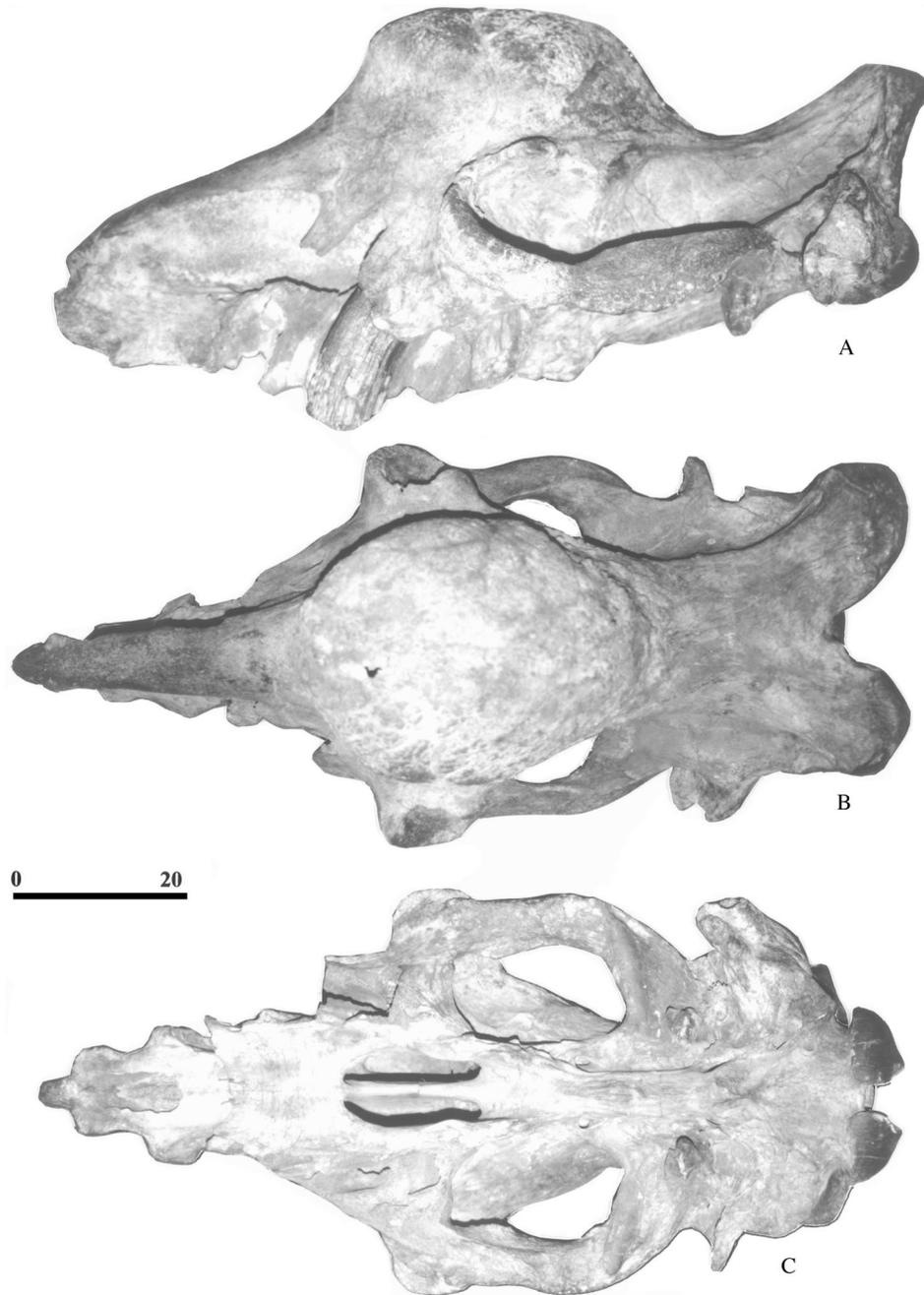


FIG. 6. *Elasmotherium sibiricum*. — Crâne édenté (NHM 12429), Sarepta (Russie), Pléistocène supérieur ; A : vue latérale ; B : vue dorsale ; C : vue ventrale. Seule M² gauche est conservée. X 0,14. Le trait représente 20 cm.

FIG. 6. *Elasmotherium sibiricum*. — Toothless skull (NHM 12429), Sarepta (Russia), late Pleistocene ; A : lateral view ; B : dorsal view ; C : ventral view. The only preserved tooth is the left M². X 0,14. The scale bar represents 20 cm.

- Elasmotherium Fischeri* Brandt, 1865 : 1-7.
 Stéréocère de Gall Milne-Edwards, 1868 : 203-221, pl. 12-14.
Elasmotherium Fischeri Trautschold, 1873 : 457-460, figs 1-2.
Elasmotherium Fischeri Brandt, 1877a : 65, 66 ; pl., figs 1-4.
Elasmotherium Fischeri Brandt, 1877b : 167.
Elasmotherium Fischeri, Brandt 1878 : 1-36, pl. I, figs 1-3, pl. II, fig. 1, pl. III, fig. 1, pl. IV, figs 1-2, pl. V, figs 1-5, pl. VI, figs 1-3.
Elasmotherium Dollo, 1885 : 295, 296, 298, 299, tabl.
Elasmotherium Cope, 1887a : 1002, 1003, 1005.
Elasmotherium typum Cope, 1887b : 1003.
Elasmotherium Ault du Mesnil, 1891 : 295.
Elasmotherium Kersenstein, 1892 : 82.
Elasmotherium Fischeri Pavlow, 1892 : 177.
Elasmotherium Sibiricum Pavlow, 1892 : 177.
Elasmotherium sibiricum Osborn, 1898 : 111-112, text-fig. 23, 24.
Elasmotherium Osborn, 1899 : 162, pl. I.
Elasmotherium sibiricum Osborn, 1900 : 265.
Elasmotherium sibiricum Mecquenem, 1908 : 77, text-fig. 31.
Elasmotherium Fischeri Borissiak, 1914 : 556-557, pl. I, fig. 8.
Enigmatherium stravropolitanum Pavlow, 1916 : 68-80.
Elasmotherium Fischeri Boule, 1917 : 164.
Elasmotherium sibiricum Orlov, 1930 : 161.
Elasmotherium Teriaev, 1930 : 77-82, text-fig. 1.
Elasmotherium Matthew, 1931 : 1-9, text-figs 1-2.
Elasmotherium Pavlow, 1933 : 168, 170, 171.
Elasmotherium Forster-Cooper, 1934 : 575, text-fig. 1.
Elasmotherium Moret, 1948 : 656, fig. 247K, 249B.
Elasmotherium fischeri Vereshchagin, 1959 : 431.
Elasmotherium fischeri Vereschagin, 1967 : 431.

Elasmotherium sibiricum Lydekker, 1886 : 161. Abel 1919 : 860, text-fig. 654. Slodkewitsch 1929 : 30, pl. I, fig. 7. Chow 1958 : 134, text-fig. 2. Viret 1958 : 450-452, text-figs 90, 91. Beliajeva 1959 : 143-145, fig. 1. Vereshchagin 1959 : 100, 237, 243. Orlov & Gromova 1962 : 332-333, text-figs 439-44. Vereshchagin 1967 : 100, 237, 243. Orlov & Gromova 1968 : 454-455, text-figs 439-441. Alexejeva 1974 : 56, tabl. II. Guérin 1976 : 407-408, fig. 1. Guérin 1980 : 625. Fortelius & Heissig 1989 : 227-233, figs 1-2.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype, hémimandibule gauche portant P₄-M₃, conservée dans les collections du Musée zoologique de l'Académie des Sciences de Russie à Moscou, et figurée par Fischer (1808, 1809) ; pas d'holotype décrit dans l'article original de Fischer (1808).

LOCALITÉ TYPE. — « Sibérie ». D'après Cuvier (1834 : 192) et à propos de la mandibule décrite par Fischer (1808), « on ne sait pas de quel canton de la Sibérie venait ce précieux reste de l'ancien monde ».

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Russie, Azerbaïdjan (Bakou), Ouzbékistan (Tachkent), Sibérie méridionale. Probablement une bonne partie de la province Paléarctique (Fig. 312).

Des restes attribués à *Elasmotherium*, rares sont ceux déterminés spécifiquement. Il est donc difficile de préciser l'aire de répartition d'*E. sibiricum*, cependant « plutôt est-européenne que sibérienne » selon Guérin (1980 : 625). Le même problème se pose évidemment avec *E. caucasicum*, l'autre espèce du genre (Villafranchien à Pléistocène moyen).

NIVEAU TYPE. — Pléistocène moyen ou supérieur indéterminé.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Pléistocène moyen et supérieur (zones MNQ 20 à 26). D'après Alexejeva (1974), Guérin (1980) et Guérin *et al.* (1983), *E. sibiricum* est typique de l'association tiraspolienne (Pléistocène moyen), mais on le retrouve également dans les faunes des « Moulins à os de la Volga », avec *Coelodonta antiquitatis*, *Bison priscus*, *Rangifer*, *Ovibos moschatus* (Tscherski 1891), d'âge Pléistocène supérieur (MNQ 26).

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Russie ? ou "Bords du Rhin" ?	MNHN (perdu)	Pléistocène indet.	Duvernoy 1852, Brandt 1878	Guérin 1980 ; Guérin <i>et al.</i> 1983
Serdobsk		Pléistocène moyen-supérieur	Brandt 1878	Teriaev 1948
Bose-Sou (Tachkent)	PMM	Pléistocène moyen-supérieur	Beliajeva 1958	
Bakou (Kura)		Pléistocène moyen-supérieur		Beliajeva 1958
Saratov		Pléistocène moyen-supérieur	Brandt 1878	Teriaev 1948
Kharkov		Pléistocène moyen-supérieur	Brandt 1878	
Lutschka (=Sarepta)	ZIN, NHM	Pléistocène moyen-supérieur	Brandt 1878	Teriaev 1948
Penza (Soura)		Pléistocène moyen-supérieur	Brandt 1878	Teriaev 1948
Donets (Ukraine)		Pléistocène moyen-supérieur	Brandt 1878	
Stavropol (Atruba)		Pléistocène moyen	Trautschold 1873, Brandt 1878	Teriaev 1948
Syngyl		Pléistocène moyen (MNQ 23)		Guérin <i>et al.</i> 1983
Khazar (Volga)		Pléistocène moyen (MNQ 24)		Guérin <i>et al.</i> 1983
Novo Ouzensk	moul. NHM	Pléistocène supérieur	Gaudry 1887	Teriaev 1948
Khorochevsky (Volga)		Pléistocène supérieur (MNQ 26)	Pavlow 1933	Guérin 1980

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 313.

RESTES CONNUS. — L'élasmothériiné le plus récent (disparu au Pléistocène supérieur seulement) est également le premier à avoir été décrit (Fischer 1808, 1809). L'espèce a été nommée pour une hémimandibule provenant probablement de Sibérie et offerte à l'Université de Moscou par la princesse Catharina Daschkow. Les découvertes de dents (inférieures et supérieures) se sont ensuite succédées au cours du 19^{ème} siècle dans l'empire russe, mais il a néanmoins fallu attendre soixante-dix ans pour que le crâne fût identifié et décrit (Brandt 1878). Le spécimen décrit alors est complet, découvert en association avec une mandibule, plus petite, appartenant à un autre individu. La première et seule description du squelette postcrânien d'*E. sibiricum* est due à Gaudry & Boule (1888), sur des pièces provenant du détroit de Novo Ouzensk.

Un crâne inédit provenant de Sarepta – comme le crâne décrit par Brandt (1878) – est conservé dans les collections du Natural History Museum à Londres (Fig. 6). J'ai pu l'étudier.

Sur les centaines de pièces attribuées à *Elasmotherium* découvertes depuis près de deux siècles, il est très délicat de préciser à quelle espèce elles appartiennent en réalité : tous les restes dentaires, crâniens et postcrâniens ont été attribués à *E. sibiricum* jusqu'en 1914, date à laquelle une espèce plus primitive – *E. caucasicum* – a été nommée par Borissiak. Depuis, la plupart des auteurs se contentent de mentionner *Elasmotherium*, sans distinction d'espèce.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — *E. sibiricum* possède plusieurs synonymes (voir liste de synonymie), dont *E. fischeri* Desmarest, *E. keyserlingii* Fischer et *Enigmatherium stavropolitanum* Pavlow, 1916. Fischer a nommé le genre *Elasmotherium* en 1808 pour la mandibule provenant de Sibérie, mais ne lui a associé un nom spécifique (*E. sibiricum*) que l'année

suivante. Desmarest (1820 : 546) a donc probablement considéré la nomenclature ouverte et rebaptisé l'espèce « elasmotherium de Fischer, *elasmotherium Fischerii* ». Cette dénomination a ensuite pris le pas sur l'originale et a couramment été utilisée pendant tout le dix-neuvième siècle, y compris par Fischer (1829) avant que ne soit appliquée la règle d'antériorité.

De même, l'arrière-crâne de la collection du Dr Gall, léguée au MNHN en 1832, appartient à *Elasmotherium sibiricum*. Son histoire est retracée par Brandt (1878) et Gaudry (1887) : signalé comme provenant des bords du Rhin, il est d'abord étudié par Laurillard et Kaup, en 1840 et 1841 ; ensuite, Duvernoy (1852) nomme pour lui le genre *Stereoceros* et l'espèce *S. galli* ; avec la caution de Lartet, Milne-Edwards (1868) n'hésite pas à sectionner le spécimen après avoir moulé l'encéphale. La section axiale obtenue laisse apparaître une épaisseur osseuse inusitée (jusqu'à 20 cm par endroits). Milne-Edwards (*ibid.* : 221) en déduit que le stéréocère, dont « l'identité avec l'*Elasmotherium* n'est pas assez bien démontrée », « était un animal aquatique, comme l'hippopotame » et « qu'il avait sur la région frontale une protubérance ou une trompe, et pas une corne » ; ensuite, Brandt (1877), s'adjoignant l'aide de Fischer, conclut à la synonymie de cette pièce avec le crâne de Lutschka (classiquement *Sarepta*) attribué à *E. sibiricum*. Gaudry (1887 : 846) est, quant à lui, catégorique : c'est bien un crâne d'*Elasmotherium*, « ces doutes ne peuvent plus subsister ». Le spécimen porte comme seule mention « Bords du Rhin », ce qui élargirait tout de même considérablement vers l'ouest l'aire de répartition du genre pléistocène. On peut cependant, comme Milne-Edwards (1868), douter de sa provenance rhénane, car le sable noirâtre retiré de la cavité crânienne contenait un bivalve, « une variété locale du *Dreissena fluviatilis*, désignée par Chemnitz sous le nom de *Mytilus Volgae* », variété endémique « du sud de la Russie et des autres parties orientales de la région européenne » (*ibid.* : 219-220). Ce spécimen est perdu à ce jour, ce qui ne permet pas d'espérer résoudre l'énigme de son origine géographique.

Elasmotherium caucasicum Borissiak, 1914

Fig. 7

Elasmotherium caucasicum Borissiak, 1914 : 555-586, text-fig. 1, pl. I, figs 1-7 et 9-15, pl. II, figs 1-13.

Elasmotherium sp. Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930 : 19-21, pl. II, figs 4, 6, 8.

Elasmotherium sp. Teilhard de Chardin & Leroy, 1942 : 65, 105.

Elasmotherium inexpectatum nov. sp. Chow, 1958 : 133, text-figs 1-2, pl. I, fig. B.

Elasmotherium peii nov. sp. Chow, 1958 : 133-134, 139-140, text-fig. 2, pl. II, figs A-C ; pl. III, figs A, B.

Elasmotherium sp. Chow, 1958 : 139, pl. I, fig. C.

Elasmotherium caucasicus Nikiforova, 1974 : 230.

Elasmotherium caucasicum Boule, 1917 : 163-165. Ringström, 1924 : 134, text-figs 82, 85-86, 90. Slodkewitsch, 1929 : 9-30, pl. I, figs 1-6, pl. II, figs 1-7. Chow, 1958 : 134, text-fig. 2. Vereshchagin 1959 : 64, 77, 237, 242, 243, 431. Vereshchagin, 1967 : 61, 74, 235, 240, 241, 431. Alexejeva, 1974 : 56, tableau II. Guérin, 1980 : 625. Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype, PIN 31 et PIN 5, séries P⁴-M³ et P₃-M₃ appartenant au même individu, décrites par Borissiak (1914) ; pas d'holotype formellement défini dans la publication originale (Borissiak 1914). Ces spécimens sont conservés dans les collections du Musée paléontologique de l'Académie des Sciences de Russie à Moscou.

LOCALITÉ TYPE. — Taman (Russie).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Le même problème se pose qu'avec *E. sibiricum* (voir plus haut). Mis à part Borissiak (1914) et Slodkewitsch (1929), les auteurs se sont généralement contenté de mentionner *Elasmotherium* ou *Elasmotherium* sp. pour les restes isolés.

NIVEAU TYPE. — Pléistocène moyen basal (MNQ 20), d'après Guérin *et al.* (1983).

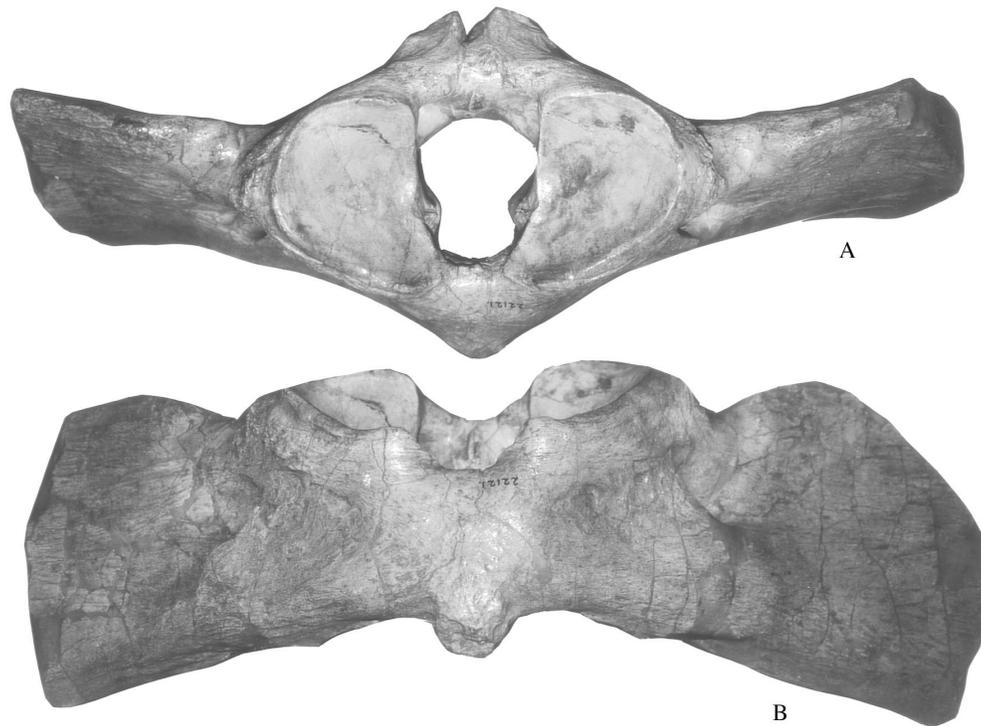


FIG. 7. *Elasmotherium caucasicum*. Atlas (AMNH 22121), Tsagan Nör (Mongolie), Villafranchien ; A : vue rostrale ; B : vue ventrale. X 0,40.

FIG. 7. *Elasmotherium caucasicum*. Atlas (AMNH 22121), Tsagan Nör (Mongolia), Villafranchian; A: rostral view; B: ventral view. X 0,40.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Pliocène supérieur-base du Pléistocène moyen. *E. caucasicum* est caractéristique des faunes khaproviennne et tamaniennne, allant du Villafranchien moyen (Alexejeva 1974) au Pléistocène moyen basal (Guérin *et al.* 1983). Cette espèce est également reconnue dans le Villafranchien inférieur de Mongolie centrale et le Villafranchien moyen de Chine (Nihewanien).

Site	Coll.	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Nihowan (Hebei, Chine)	IVPP, MNHN	Nihewanien, Villafranchien moyen	Teilhard de Chardin & Piveteau 1930 ; Chow 1958	Teilhard de Chardin & Leroy 1942 ; Qiu 1990
Sanmen Gorge (Shanxi, Chine)	IVPP	Nihewanien, Villafranchien moyen	Chow 1958	
Taman (Mer Noire)	PIN	Base du Pléistocène moyen (MNQ 20)	Borissiak 1914 ; Gubkin 1914 ; Slodkewitsch 1929	Teriaev 1948 ; Guérin <i>et al.</i> 1983
<i>Tsagan Nor, Ôbör Hangxy</i> ” (Mongolie centrale)	AMNH	Formation Hung Kurch (Villafranchien inférieur)	inédit	inédit

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans l'article de Borissiak (1914).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 313.

RESTES CONNUS. — Les seules pièces attribuées sans réserve à *E. caucasicum* sont les spécimens dentaires, crâniens et mandibulaires décrits par Borissiak (1914) et l'extrémité antérieure (carpe et métacarpe) étudiée par Slodkewitsch (1929). Quelques éléments dentaires et postcrâniens, provenant de Chine et décrits par Teilhard de Chardin & Piveteau (1930) et Chow (1958), peuvent également faire partie du lot. Enfin, un atlas de grandes dimensions (environ 60 cm de large), provenant de Mongolie centrale et conservé dans les collections de l'AMNH à New York (AMNH 22121), peut être attribué à *E. caucasicum*. L'étiquette mentionne « *Hung Kurch Fm. Near East End of Tsagan Nor, Öbör Hangxy. Prov. C. Mongolia. Coll. C. A. E., 1925* ». Néanmoins, une révision critique de tout le matériel d'*Elasmotherium* serait nécessaire pour préciser les répartitions géographique et stratigraphique de chacune des deux espèces.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — L'espèce *E. caucasicum*, plus primitive qu'*E. sibiricum*, est également plus ancienne (Pliocène supérieur à base du Pléistocène moyen). *Elasmotherium* sp. de Nihowan (Teilhard de Chardin & Piveteau 1930 ; Teilhard de Chardin & Leroy 1942), « *Elasmotherium inexpectatum* Chow, 1958 » et « *E. peii* Chow, 1958 » sont des représentants chinois d'*E. caucasicum*. J'ai pu le vérifier en collection.

Elasmotherium sp. indet.

Fig. 8

- “*Elasmotherii dentes*” Boué, 1831 : 112.
 “*Elasmotherii dentes*” Bivona, 1831 : 117.
Elasmotherium sp. Beliajeva, 1948 : 80.
Elasmotherium sp. Beliajeva, 1948 : 81.
Elasmotherium sp. Beliajeva, 1948 : 81.
Elasmotherium aff. *sibiricum* Beliajeva, 1948 : 82.
Elasmotherium Moret, 1948 : 656, text-figs 247 et 249.
Elasmotherium sp. Vereshchagin, 1959 : 60.
Elasmotherium Agache *et al.*, 1963 M3] : 429.
Elasmotherium sp. Vereshchagin, 1967 : 56.
Elasmotherium sp. Guérin, 1980 : 625-626.

Comme la liste synonymique le laisse entrevoir, le genre *Elasmotherium* a très fréquemment été cité dans la littérature. Malheureusement, s'il est facile de déterminer au premier coup d'œil un fragment de dent de ce genre très particulier, il est beaucoup plus malaisé d'en préciser l'espèce, même si l'on ne retient que deux espèces dans le genre. Or, la plupart des références énumérées ci-dessus correspondent à des citations plutôt qu'à des descriptions ou à des figurations de pièces. Il est donc impossible de faire la part des choses, dans la majorité des cas. C'est pourquoi j'ai décidé d'établir une carte de localisation géographique du genre *Elasmotherium* (Fig. 312), plutôt que de ses espèces. Les quelques gisements pour lesquels la détermination spécifique est fiable sont bien entendu signalés.

Un squelette presque complet, découvert près de Karaman (Volga) en 1938 et signalé par Teriaev (1948), est monté au Muséum de Géologie de l'Académie des Sciences de Moscou (Guérin 1980).

Si le genre *Elasmotherium* n'a formellement été reconnu qu'en Europe orientale (Caucase, Russie) et en Asie (Fig. 312), plusieurs pièces du Quaternaire d'Europe occidentale ou du domaine nord-méditerranéen lui ont cependant été rapportées. Tout d'abord, des “*Elasmotherii dentes*” ont été signalées par Bivona (1831) : une dent aurait été découverte en 1830 dans les environs de Szekszord (comité Tolnok (Szolnok ?), Hongrie) et une autre dans une grotte du Mont Griffone près de Palerme (Sicile). Ces informations, d'ailleurs reprises par Brandt (1878) et Teriaev (1948), n'ont pu être vérifiées.

Un dernier vestige d'Europe occidentale correspond vraisemblablement à *Elasmotherium* : une dent de la collection d'Ault du Mesnil, découverte dans les Marnes à *Elephas meridionalis* près d'Abbeville (Agache *et al.* 1963) a en effet été

déterminée de la sorte par Gaudry. Malheureusement, la collection d'Ault a été détruite pendant la première guerre mondiale et il ne reste aucune preuve de ce qui serait la citation la plus occidentale d'*Elasmotherium*.

Schaurte (1964) émet l'hypothèse qu'une peinture rupestre du Grand Plafond de la grotte de Rouffignac (Magdalénien final, 13000 BP) serait une représentation d'*Elasmotherium*. L'allure de cette silhouette est en effet très proche des reconstitutions d'*Elasmotherium* les plus plausibles (Fig. 8A, 8C) : un port de tête très bas, une corne frontale unique, une tête arrondie, un garrot très puissant. En revanche, elle est très éloignée des autres silhouettes de rhinocéros découvertes dans la même grotte (Fig. 8B), qui représentent toutes *Coelodonta antiquitatis* (Barrière 1982). La question reste posée, d'autant qu'aucun reste fossile d'*Elasmotherium* n'est connu avec certitude en Europe occidentale.

Site	Coll.	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Krivaga Louska (Samara) = "village de Lutschka" (Sarepta)	moul. MNHN		Gaudry 1887	Gaudry 1887
Semipalatinsk			Orlov 1930	Orlov 1930 ; Teriaev 1948
Kokschetaw			Orlov 1930	Orlov 1930 ; Teriaev 1948
Podpusknoje (Tchernoïarka, Irtych)			Orlov 1930 ; Beliajeva 1935	Orlov 1930
Rostov-sur-le-Don				Beliajeva 1948
Marioupol			Pidoplitchko 1938	Beliajeva 1948
Odessa				Beliajeva 1948
Berdiansk			Pidoplitchko 1938	Beliajeva 1948
Nikopol				Teriaev 1948
Donets			Gromova 1932	Teriaev 1948
Don				Teriaev 1948
Manytch-Kalaus, Severnoye				Teriaev 1948
Manytch-Kalaus, Divnoye				Teriaev 1948
Kouban-Psekoups, Lievtchenko				Teriaev 1948
Vorochilovgrad				Teriaev 1948
Terek-Malka, Georgiyevsk				Teriaev 1948
Emba ? (Souriko ?)			Keyserling 1842	Teriaev 1948
Oural-Samara, Tik et Nakaz				Teriaev 1948
Oural-Samara, Tchiebenika			Dampeli 1939	Teriaev 1948
Oural, Nijjié Orenbourg				Teriaev 1948
Oural, lac Indierskoye			Dampeli 1939	Teriaev 1948
Gouriev				Teriaev 1948
Nikol'skoye			Gromova 1932	Teriaev 1948
Krasnoarmeysk			Tscherski 1891	Teriaev 1948
Karaman, Nakhoye				Teriaev 1948
Tchagra-Irgiz, Kamelik			Beliajeva 1935	Teriaev 1948
Khvalynsk				Teriaev 1948
Kineliy				Teriaev 1948
Samara, Bouzoulouk				Teriaev 1948
Kama, Mouisouiy				Teriaev 1948
Oufa				Teriaev 1948
Tchistopol				Teriaev 1948
Bielaiia-Achkadar, Nordovka				Teriaev 1948
Tobol				Teriaev 1948
Irbit				Teriaev 1948
Tourgai			Beliajeva 1935	Teriaev 1948
Pavlograd (Irtytch)				Teriaev 1948
? Abbeville	CAA (perdue)	Gunz-Mindel (MNQ 22)	Gaudry 1888	Agache <i>et al.</i> 1963
? Mont Griffone (Sicile)	?	Quaternaire	Bivona 1831	Brandt 1878
? Szekszord (Hongrie)	?	?	Brandt 1878	Brandt 1878

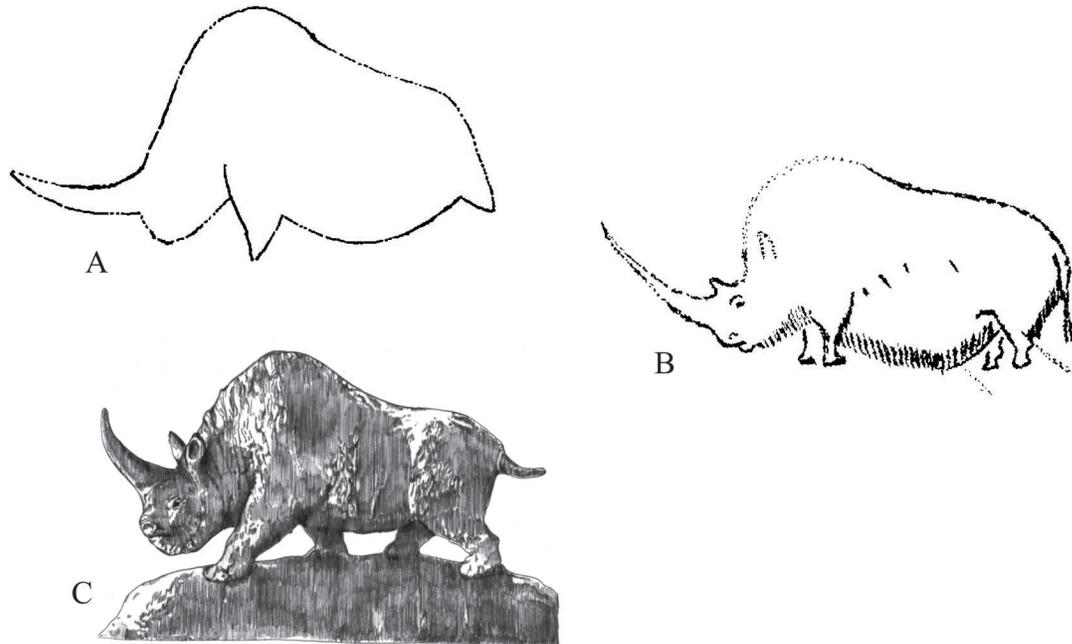


FIG. 8. A : Rhinocéros 67 du Grand Plafond de la Galerie G de la grotte de Rouffignac (Sud-ouest de la France, 13000 BP), d'après Barrière (1982, text-fig. 109). Possible représentation d'*Elasmotherium* ; B : Détail de la frise des trois rhinocéros de la Galerie H. Breuil de la grotte de Rouffignac, d'après Barrière (1982, text-fig. 351). C'est là une représentation classique de *Coelodonta antiquitatis* ; C : Reconstitution d'*Elasmotherium*, réalisée en 1948 à partir des restes du gisement de Taman. Musée Zoologique de l'Académie des Sciences de Russie, à Moscou. Reproduit d'après Schaurte (1964, text-fig. 2).

FIG. 8. A: "Rhinocéros 67 from the Grand Plafond from the Galerie G from the grotte de Rouffignac" (Southwest of France, 13000 BP), after Barrière (1982, text-fig. 109). Hypothetical representation of *Elasmotherium*; B: Detail of the "frise des trois rhinocéros from the Galerie H. Breuil from the grotte de Rouffignac", after Barrière (1982, text-fig. 351), classical representation of *Coelodonta antiquitatis*; C: Reconstruction of *Elasmotherium*, made in 1948 after the remains unearthed in Taman. Zoological Museum, Academy of Sciences of Russia, Moscow. Reproduced after Schaurte (1964, text-fig. 2).

Genre **SINOTHERIUM** Ringström, 1923

Sinootherium Ringström, 1923 : 91

Espèce type : *S. lagrelii* Ringström, 1923.

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans les articles de Ringström (1923, 1924).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle de l'espèce type, voir diagnose cladistique p. 313.

Sinootherium lagrelii Ringström, 1923

Hippopotamus sp. Schlosser, 1903 : 95, pl. VII, fig. 7.

Sinootherium lagrelii nov. gen. nov. sp. Ringström, 1923 : 91-93, text-fig. 1.

Sinootherium Wood, 1927 : 9.

Sinootherium Matthew, 1931 : 1-9, text-figs 1-2.

Sinootherium Forster-Cooper, 1934 : 575, text-fig. 1.

?*Sinootherium* sp. Beliajeva, 1948 : 65.

Sinootherium Borissiak, 1948 : 25.

Sinotherium lagrelii Borissiak, 1948 : 27.

Sinotherium Moret, 1948 : 656.

Sinotherium Viret, 1958 : 452.

Sinotherium sp. Beliajeva, 1971 : 89-91, fig. 7.

Sinotherium Qiu, 1990 : 533.

Elasmotherium lagrelii Cerdeño, 1995 : 2.

Sinotherium Antoine & Welcomme, 2000 : 798.

Sinotherium lagrelii Ringström, 1924 : 123-151, text-figs 76-81, 83-84, 87-88, 91, pl. XI, fig. 5, pl. XII, figs 1-6. Teilhard de Chardin & Leroy, 1942 : 65, 105. Orlov & Gromova, 1962 : 332-334, text-fig. 442. Orlov & Gromova, 1968 : 455-456, text-fig. 442.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype, fragment de crâne avec maxillaire, frontal et P²-M² gauches, conservé dans les collections de l'Université d'Uppsala et figuré par Ringström (1924) ; pas d'holotype décrit dans l'article original de Ringström.

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de T'ai-chia-kou (Localité 30), (Baode, Nord Shanxi, Chine).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Provinces de Shanxi et Gansu (Chine), Mongolie extérieure (?), Kazakhstan ?

NIVEAU TYPE. — Formation des Argiles rouges de Baode (Baodéen, Miocène terminal), corrélée avec le Turolien moyen (MN 12).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Baodéen (Miocène terminal, MN 12). *S. lagrelii* est un élément typique de la Faune des Argiles rouges à *Hipparion* du Nord de la Chine (Ringström 1923, 1924 ; Qiu 1990).

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
T'ai-chia-kou — Loc. 30 (Shanxi)	IVPP, GIUU	Baodéen	Ringström 1923, 1924	Qiu 1990 ; Guan & Made 1993
Pao-Te-Chou (?) (= Baode) (Shanxi)	IVPP, GIUU	Baodéen ?	Ringström 1924	Qiu 1990
? K'ingyang ou Lanzhou (Gansu)	IVPP	"Pontien"		Teilhard de Chardin & Leroy 1942
? Baode ("most probably") (Shanxi)	IVPP	Baodéen ?	Chow 1958	Chow 1958
Shanxi	BSP	Baodéen ?	Schlosser 1903	inédit
? Shanxi	AMNH	Baodéen ?	inédit	

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans les articles de Ringström (1923, 1924).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 313.

RESTES CONNUS. — Ringström (1924) décrit un avant-crâne (frontal et maxillaire) et des restes dentaires appartenant à plusieurs individus, provenant tous du même site, T'ai-chia-kou (Shanxi) : plusieurs séries dentaires supérieures et une inférieure sont ainsi figurées. Les autres pièces connues sont des dents jugales isolées (Schlosser 1903). Un autre spécimen des collections de l'AMNH peut être attribué à *Sinotherium lagrelii*, même si l'on n'en connaît pas l'origine. Acheté à Java (M¹ g AMNH 32754), il a fait l'objet d'un échange avec E. H. R. Von Koenigswald en mai 1947, si l'on en croit l'étiquette.

Sa patine est cependant caractéristique des Argiles rouges du Shanxi, formation qui a livré la plupart des restes de cette espèce.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — *Sinotherium lagrelii* a été nommée pour une M³ isolée de rhinocérotidé dont les caractéristiques très particulières et les grandes dimensions ont fait écrire à son inventeur (Ringström 1923 : 93) : « *in Sinotherium lagrelii we may have found a less specialized form, belonging to the same phylum as Elasmotherium* ». Les spécimens décrits l'année suivante par le même auteur (Ringström 1924) le confortent dans cette opinion ; il rapproche à nouveau *S. lagrelii* d'*Elasmotherium caucasicum*, en en faisant l'ancêtre probable, puis il souligne la ressemblance entre le premier et « *Rhinoceros morgani* Mecquenem, 1908 », qu'il rebaptise *Iranotherium morgani* : « *Elasmotherium und I. morgani repräsentieren also die Endpunkte zweier divergierender Reihen Formen* » (*ibid.* : 149).

Il attribue en outre à *S. lagrelii* (*ibid.* : 145) une molaire précédemment décrite et figurée par Schlosser (1903) sous le nom d'*Hippopotamus* sp. Il met en synonymie avec *Sinotherium* Ringström, 1923 le genre *Parelasmotherium* Killgus, 1923 nommé pour *P. schansiense* des "Argiles rouges du Schansi". À l'instar de Qiu & Xie (1998), cette synonymie ne me paraît pas justifiée (voir plus loin).

Je considère ici que l'espèce *S. simplum*, baptisée par Chow (1958) pour une M³ sans replis d'émail provenant du Shanxi, représente un synonyme plus récent de *P. schansiense* Killgus, 1923.

Pour la plupart des auteurs récents (Heissig 1972, 1973, 1976 ; Cerdeño 1995, 1996 ; Guan, comm. pers. 1998), *Sinotherium* Ringström, 1923, est synonyme d'*Elasmotherium*. Pourtant, *E. caucasicum* et *E. sibiricum* sont caractérisés notamment par la disparition de P² et P₂, toujours présentes chez *S. lagrelii*. La question est discutée dans le chapitre Implications taxonomiques.

Genre **PARELASMOTHERIUM** Killgus, 1923

Parelasmotherium Killgus, 1923 : 251

NINXIATHERIUM Chen, 1977: 143-147, text-fig. 1, pl. I, figs 1-3.

Espèce type : *P. schansiense* Killgus, 1923 seule espèce attribuée au genre.

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans Killgus (1923).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle de l'espèce-type, voir diagnose cladistique p. 312.

Parelasmotherium schansiense Killgus, 1923

Espèce type : Seule espèce attribuée au genre.

Parelasmotherium schansiense nov. gen. Killgus, 1923 : 251-257.

Sinotherium simplum nov. sp. Chow, 1958 : 132-138, text-fig. 2, pl. I, fig. A.

Ninxiatherium longirhinus Chen, 1977 : 143-147, text-fig. 1, Pl. I, figs 1-3.

Ningxiatherium longirhinus Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

Ninxiatherium Prothero & Schoch, 1989b : 536.

Ningxiatherium Qiu, 1990 : 533, 545.

Ninxiatherium Cerdeño, 1995 : 5, 19, 21-23, text-figs 1, 2.

Elasmotherium shansiense Cerdeño, 1995 : 2.

Ninxiatherium longirhinus Cerdeño, 1995 : 18, 24, 25, 27, 30, text-figs 18, 19.

Parelasmotherium simplum Qiu & Xie, 1998 : 13-23, pl. I, figs 1-5.

Ninxiatherium Antoine & Welcomme, 2000 : 798.

Parelasmotherium linxiaense sp. nov. Deng Tao, 2001 : 306-311, pl. 1, 2.

Parelasmotherium schansiense Qiu & Xie, 1998 : 13-23, text-fig. 1.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype, série D⁴-M² droite, décrite par Killgus (1923) et conservée dans les collections de l'Institut de Paléontologie de l'Université de Tübingen. Un moulage de cette série (AMNH 32503) est conservé à l'AMNH ; pas d'holotype décrit par Killgus (1923).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Kutschwan (Shanxi, Chine).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Chine (Shanxi, Ningxia, Gansu).

NIVEAU TYPE. — « Argiles rouges du Shanxi ». Baodéen inférieur à moyen (Miocène supérieur équivalent du Vallésien européen).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Baodéen inférieur à moyen (Miocène supérieur équivalent du Vallésien européen), autrefois Formation Bahe (Qiu 1990 ; Qiu & Xie 1998 ; Qiu *et al.* 1999). Le crâne de « *Ninxiatherium longirhinus* Chen, 1977 » a été découvert en association avec un métapode d'*Hipparion* (Chen 1977), ce qui implique un âge-plancher MN 9.

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Kutschwan, Huangho (Shanxi)	PIUT, (moul. AMNH)	Baodéen inférieur à moyen	Killgus 1923	
Zhongning (Ningxia)	IVPP	Baodéen inférieur à moyen	Chen 1977	Guan 1988; Qiu 1990 ; Qiu <i>et al.</i> 1999
Wangji (Gansu)	IVPP	NMU 8 (Baodéen inférieur)	Qiu & Xie 1998	Qiu & Xie 1998 ; Qiu <i>et al.</i> 1999
? Shanxi	AMNH	Baodéen ?	inédit	inédit

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans Killgus (1923).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 312.

RESTES CONNUS. — La série D⁴-M² décrite par Killgus (1923) n'avait pas à ce jour été figurée. Le radio-ulna et l'astragale découverts en association avec l'holotype et conservés à Tübingen n'ont quant à eux jamais été décrits ni figurés. Ces quatre pièces, dont j'ai étudié des moulages à l'AMNH à New York, appartiennent selon toute vraisemblance au même individu juvénile. Une M³ provenant du Shanxi attribuée à « *Sinothierium simplum* nov. sp. » par Chow (1958) peut être rapportée à *P. schansiense*. La M³ et le fragment de molaire inférieure AMNH 32753, successivement reconnus comme « *Sinothierium* sp. » et « *Elasmotherium* sp. » (étiquettes) peuvent également appartenir à *P. schansiense*. Tout comme la M¹ AMNH 32754 (ici rapportée à *Sinothierium lagrelii*), elles ont fait l'objet d'un échange avec E. H. R. Von Koenigswald en mai 1947.

Le seul spécimen crânien que l'on puisse rapporter à *P. schansiense* était jusqu'à présent attribué à « *Ninxiatherium longirhinus* Chen, 1977 ». C'est un crâne complet, de grandes dimensions, particulièrement long (93 cm) et étroit ; sa cloison nasale est partiellement ossifiée. L'absence de replis d'email développés et la faible hauteur des couronnes dentaires distinguent l'hypodigme de *P. schansiense* de *Sinothierium lagrelii*. Le crâne original est à l'heure actuelle conservé dans une chambre forte anti-radiations car il est dangereusement radioactif. Fort heureusement, j'ai pu en étudier un moulage de bonne qualité exposé au Musée paléontologique de l'IVPP à Pékin.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Killgus (1923 : 253) justifie la création de *Parelasmotherium* par le fait que les dents (D^4-M^{1-2}) sont différentes de celles de *Sinotherium* Ringström, 1923. Les restes semblent pourtant contemporains et proviennent de la même province de Chine (Shanxi). Dès l'année suivante, sur la base de nouveaux spécimens plus complets attribués à *Sinotherium*, Ringström (1924) met donc les deux genres en synonymie : *Sinotherium* Ringström, 1923 est paru quelques semaines avant *Parelasmotherium* Killgus, 1923.

La synonymie proposée par Ringström est très vite consensuelle, d'autant que ce dernier fait autorité pour les rhinocérotidés fossiles. Il est donc logique que Chow (1958) rapproche une M^3 provenant du Miocène supérieur du Shanxi du genre *Sinotherium* (*S. simplum* nov. sp.) et non du genre *Parelasmotherium* tombé dans l'oubli. Cette M^3 est pourtant dépourvue de replis d'émail et sa couronne est relativement basse.

Prothero & Schoch (1989b) estiment que « *N. longirhinus* » demeure rhinocérotidé *incertae sedis*, même si l'article original (Chen 1977) le présente clairement, dans le titre même, comme un iranothériiné. Pour Fortelius & Heissig (1989), au contraire, c'est bien un élasmothériiné très dérivé, le groupe-frère du clade (*Sinotherium*, *Elasmotherium*).

L'allure générale du crâne de Zhongning (« *Ninxiatherium longirhinus* ») est très comparable à celle d'*Iranotherium morgani*, ce qui explique la confusion systématique suivante : Cerdeño (1996) rapporte que E. Manning, en inventoriant le matériel de Tunggur, il y a quelques années, y a reconnu un membre du genre *Iranotherium* : « *I. cf. longirhinus* » ; à partir du matériel de Tunggur, ce taxon a depuis été décrit sous le binom « *Hispanotherium tungurensis* Cerdeño, 1996 » (voir plus haut) et ses restes ne doivent en aucun cas être tenus pour des éléments de *P. schansiense* Killgus, 1923, dont « *Ninxiatherium longirhinus* Chen, 1977 » est un synonyme plus récent.

Qiu & Xie (1998) réhabilitent enfin le genre *Parelasmotherium* Killgus, 1923 : quelques dents mises au jour dans le Miocène supérieur de Wangji (Gansu) sont attribuées à l'espèce « *P. simplum* (Chow, 1958) ». Selon mes observations sur le matériel conservé à l'IVPP, elles présentent une morphologie commune aux dents décrites par Killgus (1923), Chow (1958) et Chen (1977).

Toutes me semblent appartenir au même taxon, dont le nom valide est *Parelasmotherium schansiense* Killgus, 1923.

Genre **IRANOTHERIUM** Ringström, 1924

Iranotherium Ringström, 1924 : 139.

Espèce type : *Iranotherium morgani* (Mecquenem, 1908), seule espèce attribuée au genre.

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans l'article de Ringström (1924).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle de l'espèce type, voir diagnose p. 312.

Iranotherium morgani (Mecquenem, 1908)

Rhinoceros var. *tichorhinus* Pohlig & Keyser, 1885 : 1024.

Rhinoceros (non *tichorhinus*) Kittl, 1886 : 319.

Acerotherium aff. *antiquitatis* Kittl, 1887 : 321.

Rhinoceros Schleiermachersi Kittl, 1887 :

Rhinoceros morgani nov. sp. Mecquenem, 1908 : 73-79, text-fig. 31, pl. VIII, figs 1-3, pl. IX, figs 1-5.

Rhinoceros morgani Mecquenem, 1924 : 16-19, text-fig. 7.

Iranotherium morgani nov. gen. Ringström, 1924 : 139, text-fig. 89, 141, text-fig. 92.

Procoelodonta Matthew, 1931 : 1-9, text-figs 1-2.

Rhinoceros morgani Vereshchagin, 1964 : 45.

Rhinoceros morgani Vereshchagin, 1967 : 42.

Iranotherium morgani Viret, 1958 : 452-453, text-fig. 92. Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2. Geraads & Koufos, 1990 : 163. Cerdeño, 1996 : 25, text-fig. 19. Antoine & Welcomme, 2000 : 798, 808, tabl. 11.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype, MNHN 1905-10, crâne avec P³-M³ gauches et droites, conservé dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et figuré par Mecquenem (1908) ; pas d'holotype décrit dans la publication originale de Mecquenem (1908).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Maragha (Iran).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée aux gisements de Maragha (Iran) et de Kerjavol (Iran).

NIVEAU TYPE. — Niveaux moyens de Maragha (« *Middle Maragheh* » de Bernor *et al.* (1996a)), attribués au Turolien basal (MN 11).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — *idem*.

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Maragha (« <i>Middle Maragheh</i> »)	MNHN, NMW	MN 11	Mecquenem 1908, 1924	Bernor <i>et al.</i> 1996a
Kerjavol (=Ketschawa ?)	BSP	Miocène supérieur	inédit	inédit

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans les articles de Mecquenem (1908, 1924).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 312.

RESTES CONNUS. — Le MNHN possède un crâne et une mandibule dépareillés, avec des séries dentaires presque complètes. Outre ces pièces, exposées, les collections comprennent également quelques éléments du squelette, signalés (Mecquenem 1908 : 73 ; 1924 : 16-17) mais jamais décrits (atlas, cubitus, oncifforme, métapodes, fémur, calcaneums, astragale). Tous proviennent de Maragha.

D'après Mecquenem (1908 : 79), le Musée de Vienne (NMW) conserve quelques molaires et probablement un fragment de nasal, tandis que les collections du BSP à Munich renferment une D³ inédite provenant de « Kerjavol », près de Maragha. Ce gisement pourrait correspondre au « Ketschawa » de Kittl (1887 : 321).

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Dès le début des fouilles à Maragha, à la fin du siècle dernier, un rhinocérotidé de grande taille a été signalé. Tour à tour déterminé comme *Rhinoceros* var. *tichorhinus* [c'est-à-dire *Coelodonta antiquitatis*] par Pöhlig & Keyser (1885), *Acerotherium antiquitatis* [sic] et *Rh. Schleiermacheri* par Kittl (1887), à cause « de ses dimensions et de la hauteur des couronnes dentaires », il n'est attribué à une espèce nouvelle qu'une vingtaine d'années plus tard. En effet, Mecquenem (1908) nomme l'espèce *Rhinoceros morgani* pour un crâne, une mandibule (appartenant à un autre individu) et quelques restes postcrâniens. Il observe alors que plusieurs caractères du crâne le rapprochent d'*Elasmotherium* et de *Coelodonta antiquitatis*, ajoutant néanmoins plus loin que « les caractères du crâne et de la dentition placent cet animal

tout à fait à part dans la série des rhinocéridés, [et] le font aussi original que l'*Elasmotherium* » (*ibid.* : 79).

En 1924, Ringström décrit les Rhinocerotidae des faunes à *Hipparion* du Nord de la Chine (dans lesquelles, l'année précédente, une nouvelle forme avait fait son apparition, « *Sinotherium lagrelii* nov. gen. nov. sp. », étroitement apparentée à *Elasmotherium*, mais plus primitive (Ringström 1923)). Il montre alors que le *Rhinoceros morgani* de Maragha est lui même très proche de *Sinotherium*, en moins dérivé encore. Il propose pour le rhinocéros iranien le nom générique d'*Iranotherium* (*ibid.* : 147). L'année suivante, Mecquenem (1924 : 19, note infra-paginale) considère à son tour que « les molaires du *Sinotherium lagrelii* Ringst., de l'*Elasmotherium caucasicum* Borissiak se placent entre celles du *Rhin. Morgani* et celles de l'*Elasm. sibiricum*, formant ainsi une série morphologique complète et très suggestive ».

Kretzoi (1942), dans ses « Réflexions sur les genres de Rhinocéros post-miocènes », entérine le genre *Iranotherium* et définit même la sous-famille des Iranotheriinae, au sein des Elasmotheriidae. L'année suivante, ce même auteur estime que « cette famille comporte deux lignées particulièrement distinctes : celle qui comprend *Sinotherium* et *Elasmotherium*, avec une corne frontale ; la deuxième, qui va de *Gobitherium* et *Indotherium* à *Iranotherium*, avec une corne nasale et un profil crânien concave » (Kretzoi 1943 : 269-270, ma traduction).

Depuis, la plupart des auteurs (Viret 1958 ; Antunes *et al.* 1972 ; Antunes & Ginsburg 1983 ; Tassy 1986 ; Cerdeño 1989, 1992b) considèrent que la sous-famille des Iranotheriinae est valide et constitue le groupe-frère des Elasmotheriinae. Cerdeño (1995 : 23) attribue quant à elle à ces groupes le rang de sous-tribus, l'ensemble étant polyphylétique. Pour Heissig (1972, 1973, 1975, 1976, 1989, 1999), Fortelius & Heissig (1989), Antoine (1997) et Antoine *et al.* (2000a, 2000b), cependant, la ségrégation iranotheriines élasmothériines n'existe pas.

Genre **PROCOELODONTA** Matthew, 1931

Procoelodonta Matthew, 1931: 1-9.

Gobitherium Kretzoi, 1943 : 268-270, text-figs 1-2.

Sous-genre **PROCOELODONTA (PROCOELODONTA)** Matthew, 1931

Procoelodonta (Procoelodonta) Matthew, 1931 : 1-9.

Espèce type : *P. (P.) mongoliense* (Osborn, 1924), seule espèce attribuée au sous-genre.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce type, voir diagnose cladistique p. 312.

Procoelodonta (Procoelodonta) mongoliense (Osborn, 1924)

Baluchitherium mongoliense nov. sp. Osborn, 1924 : 3-5, text-fig. 2.

“*Baluchitherium mongoliense*” Matthew, 1924 : 5.

“*Baluchitherium*” *mongoliense* Wood, 1927 : 10.

Procoelodonta mongoliense nov. gen. Matthew, 1931 : 1-9, text-figs 1-2.

Procoelodonta Forster-Cooper, 1934 : 575, text-fig. 1.

Baluchitherium mongoliense Teilhard de Chardin & Leroy, 1942 : 62.

Gobitherium mongoliense Kretzoi, 1943 : 268-270, text-figs 1-2.

Gobiatherium Orlov & Gromova, 1962 : 333.

- Gobiatherium* Orlov & Gromova, 1968 : 456.
Gobitherium mongoliense Beliajeva, 1971 : 81, fig. 1.
Iranotherium mongoliense Heissig, 1974a : 26-27.
Iranotherium mongoliense Heissig, 1976 : 21.
Iranotherium mongoliense Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.
Iranotherium mongoliense Cerdeño, 1995 : 2.
Gobitherium mongoliense Cerdeño, 1996 : 25, 26, text-figs 18-19.
Procoelodonta Antoine & Welcomme, 2000 : 798.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, AMNH 19185, crâne incomplet avec P⁴-M² droites, conservé dans les collections de l'American Museum of Natural History de New York, figuré par Osborn (1924) et Beliajeva (1971).

LOCALITÉ-TYPE. — *Field n° 67*, Gisement de Loh (Mongolie extérieure).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Mongolie extérieure et Chine (Ningxia).

NIVEAU TYPE. — Formation Loh (et non « *Hsanda Gol formation* », formation oligocène initialement mentionnée par Osborn (1924)). Le gisement est d'âge Miocène moyen, probablement parallélisé avec le Tunggurien inférieur (Tassy 1985 ; com. pers. 2000).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — *P. mongoliense* n'était jusqu'à présent connu que dans les argiles olivâtres et les grès gris qui reposent sur la Formation Hsanda Gol (Osborn 1924). La présence de gomphothères primitifs (« *Serridentinus mongoliensis* Osborn, 1924 ») à Loh indique un âge Miocène inférieur-moyen (Tassy 1985, com. pers. 2000). Heissig (1976) pense quant à lui que le gisement de Loh est franchement Miocène moyen. Le gisement de Tongxin est quant à lui attribué à la première partie du Miocène moyen (Qiu *et al.* 1999).

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
n°67, Loh (Mongolie extérieure)	AMNH	Miocène moyen	Osborn 1924 ; Beliajeva 1971	Osborn & Granger 1932 ; Heissig 1976 ; Tassy 1985
Tongxin (Dingjiaergou)	BMNH	Tunggurien inférieur	Antoine 2002	Qiu 1990 ; Qiu & Qiu 1995 ; Qiu <i>et al.</i> 1999

DIAGNOSE ORIGINALE. — (Osborn 1924 : 5) « *Nasals strongly arched with lateral flange. P⁴ submolariform with constricted protocone, a metaloph and crochet. Molars subhypsodont with constricted protocone, antecrochet and crochet. Type cranium about half the size of the type skull of B. [Baluchitherium] grangeri* »

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 312.

RESTES CONNUS. — Longtemps, le seul élément décrit a été le fragment de crâne holotype (AMNH n°19185). Cependant, dans la publication originale, Osborn (1924) signale que dans le même horizon, Shackelford a découvert une patte arrière de rhinocéros complète, qui porte le n°19151, encore inédite. Pour Osborn (*ibid.* : 5), « *This pes certainly belongs to a different individual and probably to a different species. (...) The foot is undoubtedly rhinocerotine* ». Il est donc possible que ces restes correspondent bien à *P. mongoliense* : Osborn, pensant avoir affaire à un indricothère pour le crâne, ne pouvait songer à lui associer une patte typique de rhinocéros. Malgré les efforts de J. Alexander, ces spécimens n'ont pas été retrouvés en collection à l'AMNH, lors de ma visite au printemps 1999.

En revanche, j'ai pu examiner un avant-crâne inédit conservé dans les collections du BMNH à Pékin. La description de ce crâne, semblable en tous points au crâne holotype, va paraître indépendamment du présent volume (Antoine 2002). Le

nasal, singulièrement long, est dépourvu de bombement rugueux ; l'orbite n'est pas projetée latéralement ; les caractères dentaires sont similaires. Ce spécimen provient du gisement de Tongxin (Ningxia, Chine), d'âge Miocène moyen, qui livre également *Huaqingtherium lintungense* (voir plus haut). Si l'on en croit Guan & Made (1993), il existe plusieurs niveaux fossilifères dans la colline de Dingjiaergou. Malheureusement, dans les collections du BMNH, aucune mention n'est faite du niveau où le crâne a été extrait. De ce fait, il est impossible de savoir si ce crâne était associé ou non à l'élasmothériiné majoritaire du gisement, « *Caementodon tongxinensis* » (ici synonyme récent de *Huaqingtherium lintungense*). Une telle association d'élasmothériinés serait une première : la seule « association » décrite jusqu'à présent est précisément observée dans le gisement de « Tongxin », avec « *Caementodon tongxinensis* » et « *Huaqingtherium qiu* » (Guan, 1993), mais on a vu plus haut que ces deux taxons étaient synonymes.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Osborn (1924), se fiant à l'apparente similitude naso-frontale avec *Baluchitherium grangeri*, baptise *B. mongoliense* l'élasmothériiné de Loh. Outre la taille du crâne (moitié plus petit, différence non diagnostique selon lui), il remarque plusieurs caractères « spécifiques », comme la molarisation des prémolaires, l'hypsodontie et la constriction des protocônes des molaires.

Matthew (1924 : 4, ma traduction) réagit alors immédiatement, dans le même volume : « Les molaires de « *Baluchitherium* » *mongoliense* sont si complètement différentes de celles de *B. grangeri* que je ne peux pas croire à la moindre parenté. En revanche, molaires et prémolaires sont proches du groupe *Coelodonta* par leur ectolophe ondulé et hypsodonte et par une foule d'autres détails. Bien sûr, je suis pleinement conscient de la ressemblance superficielle des nasaux avec ceux de *Baluchitherium*, mais j'y verrais plutôt un représentant inerte du groupe *Coelodonta* ». En 1931, Matthew nomme d'ailleurs le genre *Procoelodonta* pour le même crâne, le considérant comme l'ancêtre du rhinocéros laineux. Cette détermination est reprise par Forster-Cooper (1934).

Ce spécimen déchaîne décidément les passions des paléontologues, puisque Kretzoi (1943 : 269) estime « *Procoelodonta* » non valide (« *Procoelodonta* Matthew (n. nud.) ? »), ce taxon n'étant pas selon lui l'ancêtre de *Coelodonta*. Même si un tel argument n'est pas retenu par le Code International de Nomenclature Zoologique (Article 23.3.7, 4^{ème} édition, 1999 : « Un nom disponible, valide selon le Principe de Priorité, ne peut pas être rejeté, même par son auteur, pour une raison telle que l'impropriété ou la tautonymie... »), cet auteur nomme alors, toujours pour le même crâne, le genre *Gobitherium*, considérant ce dernier comme un représentant primitif des Iranotheriinae.

Beliajeva (1971) entérine le genre *Gobitherium* et l'inclut avec *Begertherium* nov. gen. dans la nouvelle sous-famille Begertheriinae, au sein des Rhinocerotidae et aux côtés des Elasmotheriinae.

Pour Heissig (1974a, 1976, 1989) et Fortelius & Heissig (1989), le crâne de Loh correspond plutôt à un iranothère, comme l'avait avancé Kretzoi (1943), mais *sensu stricto* : rebaptisé *Iranotherium mongoliense*, il apparaît comme un ancêtre, puis un groupe-frère d'*I. morgani* de Maragha (Mecquenem 1908, 1924 ; Ringström 1924). Cerdeño (1995), dans son analyse cladistique des Rhinocerotidae, le considère aussi comme *Iranotherium mongoliense*, avant de lui attribuer à nouveau le nom générique de *Gobitherium*, en précisant toutefois que « ses affinités sont très incertaines » (Cerdeño 1996).

Le genre *Gobitherium* Kretzoi, 1943 n'est pas valide, puisque synonyme plus récent du genre *Procoelodonta* Matthew, 1931.

Sous-genre **PROCOELODONTA (BEGERTHERIUM)** Beliajeva, 1971

Procoelodonta (Begertherium) Beliajeva, 1971 : 80.

Espèce type : *P. (B.) borissaki* (Beliajeva, 1971), seule espèce attribuée au sous-genre.

DIAGNOSE ORIGINALE. — Voir diagnose originale de l'espèce-type, ci-après.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle de l'espèce-type, voir diagnose cladistique p. 312.

Procoelodonta (Begertherium) borissiaki (Beliajeva, 1971)

Begertherium borissiaki nov. gen. nov. sp. Beliajeva, 1971 : 78-97, figs 1, 3-6.

Begertherium borissiaki Heissig, 1974a : 26.

Begertherium borissiaki Heissig, 1976 : 20.

Begertherium borissiaki Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

Begertherium borissiaki Cerdeño, 1995 : 2.

Begertherium borissiaki Cerdeño, 1996 : 25-26.

“*Begertherium borissiaki*” Cerdeño, 1996 : 25, 27.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, PIN 2737-1, crâne incomplet avec P¹-M³ droites, appartenant aux collections de l'Institut Paléontologique de l'Académie des Sciences de Moscou et figuré par Beliajeva (1971).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Beger Nur (Mongolie occidentale).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée au seul gisement de Beger Nur (Mongolie occidentale).

NIVEAU TYPE. — Miocène moyen indéterminé (couches à proboscidiens anté-*Hipparion*). Voir ci-dessous.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Ponctuelle et indéterminée, au cours du Miocène moyen. La position stratigraphique exacte de Beger Nur est inconnue : tout au plus, Beliajeva (1971 : 92, 95) précise-t-elle que le site d'Ulan Tologoj, antérieur, a livré *Anchitherium aurelianense* et un gomphothère, “*Serridentinus tologojensis*” (= *Zygodolophodon gromovae* pour Tassy (1985)), tandis que la liste faunique de Beger Nur fait état de “*Serridentinus gobiensis*” (= *Zygodolophodon gobiensis* pour Tassy (1985)), *Aceratherium gobiense* et *Gazella* cf. *paotehensis*. *Hipparion* n'est quant à lui connu que dans le gisement géographiquement proche mais plus récent d'Altan Teeli (*ibid.* : 94 ; Vangengeim & Zazhigin 1974). Selon Tassy (com. pers. 2000), les gisements d'Ulan Tologoj et de Beger Nur sont d'âge Miocène moyen et peuvent être parallélisés avec le gisement de Tunggur.

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Beger Nur (Mongolie)	PMM	Miocène moyen (?)	Beliajeva 1971	Beliajeva 1971 ; Tassy 1985

DIAGNOSE ORIGINALE (d'après Beliajeva 1971 : 81). — L'avant du crâne est court. Les nasaux sont courts et leur extrémité, recourbée vers le bas, avec un faible renflement au niveau de la courbure, est étroite. Le sillon nasal n'est pas profond. La symphyse mandibulaire est courte, large et un peu relevée. La branche horizontale est basse et son bord inférieur presque rectiligne. La branche montante est haute et verticale. Les molaires sont subhypsodontes. Sur les dents supérieures, l'ectoploche est ondulé. Les prémolaires ne sont pas molarisées. La formule dentaire, pour les dents jugales, est P⁴₃-M³₃. L'émail est fin, faiblement plissé.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 312.

RESTES CONNUS. — Beliajeva (1971) a décrit un fragment de crâne subadulte avec D¹-M³ d. et une corne nasale, une mandibule appartenant peut-être au même individu, et des dents isolées.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — La connaissance très lacunaire (absence totale d'éléments du squelette) de la morphologie de « *B.* » *borissiaki*, conjuguée à l'incertitude quant à la position stratigraphique de Beger Nur, pose certains

problèmes taxonomiques (Heissig 1974a, 1976 ; Fortelius & Heissig 1989 ; Cerdeño 1995, 1996 ; Antoine 2002) : le genre « *Begertherium* », érigé pour « *B.* » *borissiakii* de Beger Nur (Beliajeva 1971) n'est, pour le moins, pas consensuel. Il était monospécifique avant que Fortelius & Heissig (1989), sur la base de leur hypothèse phylogénétique, n'y placent *Hispanotherium grimmi* Heissig, 1974a et « *Beliajevina* » *tekkayai* Heissig, 1974a. Depuis, Cerdeño (1995, 1996) a mis en synonymie toutes les espèces des genres *Beliajevina*, *Begertherium* et *Caementodon* avec *Hispanotherium matri-tense*.

Cela contraste évidemment avec le point de vue de Beliajeva (1971) qui avait même nommé la sous-famille des Begertheriinae, regroupant *Begertherium* et « *Gobitherium* » (= « *Baluchitherium mongoliense* Osborn, 1924 »).

Cette espèce est dénommée « *Begertherium* » *borissiakii* dans les différentes analyses de parcimonie, où les taxons terminaux portent toujours leur nom de baptême.

Sous-genre **PROCOELODONTA (PASALARHINUS)** Antoine, 2002

Procoelodonta (Pasalarhinus) Antoine, 2002.

Espèce type : *Procoelodonta (Pasalarhinus) tekkayai* (Heissig, 1974a), seule espèce attribuée au sous-genre.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce type, seule espèce attribuée au sous-genre, voir diagnose cladistique p. 312.

Procoelodonta (Pasalarhinus) tekkayai (Heissig, 1974)

Beliajevina tekkayai nov. sp. Heissig, 1974a : 23-25, pl. 2, figs 1-6.

Beliajevina tekkayai Heissig, 1975 : 145.

Beliajevina tekkayai Heissig, 1976 : 13-18, pl. 1, figs 1-8, pl. 2, figs 13-19, pl. 3, fig. 8.

Begertherium tekkayai Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

Beliajevina tekkayai Alpagut *et al.*, 1990 : 449-450, tabl. 1.

Begertherium tekkayai Fortelius, 1990 : 490-499, text-figs 1-5.

«*Beliajevina*» *tekkayai* Cerdeño, 1995 : 2.

Beliajevina tekkayai Cerdeño, 1996 : 25.

Begertherium tekkayai Heissig, 1999 : 183, 188, figs 16.15, 16.22, tabl. 16.1.

Begertherium tekkayai Antoine & Welcomme, 2000 : 800-811, tabl. 2-5.

Procoelodonta (Pasalarhinus) tekkayai Antoine, 2002.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, BSP 1968 VI 593, P⁴ droite conservée dans les collections du Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Museum (Munich) et figurée par Heissig (1974a, 1976).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Pasalar (Anatolie, Turquie).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée au seul gisement de Pasalar (Anatolie, Turquie).

NIVEAU TYPE. — Formation Turgut (Limite MN 5-6, Miocène moyen).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Restreinte à la limite MN 5-6 (Miocène moyen).

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Pasalar	BSP, MTA, PDTFAU	MN 5-6	Heissig 1976 ; Fortelius 1990 ; Saraç 1994	Made 1996 ; Heissig 1999

DIAGNOSE ORIGINALE. — (Heissig 1974a : 23) “*Primitivere Art der Gattung Beliajevina mit schwacher Zement-Entwicklung in den Zahngruben. Obere Prämolaren mit seichter, reduzierter Postfossette und niedrigen Cingula der Vorder- und Rückseite ; Paraconus der Molaren und Prämolaren relativ stark eingesenkt ; Molaren mit breitem, in sich gegliedertem Mesostyl und schwacher, weit hinten liegender Metaconusrippe. Untere Molaren mit tiefer Aussenfurche, mittellangem Paralophid und geringer Furchenbildung an den Höckern*”

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique : p. 312.

RESTES CONNUS. — Cette espèce n'est connue que par des restes dentaires (Heissig 1974a, 1976). Depuis, Fortelius (1990) a décrit de nouvelles pièces, essentiellement juvéniles – comme toujours à Pasalar – leur accumulation semblant due à l'activité de carnivores (Alpagut *et al.* 1990).

Il s'agit probablement, avec *H. matritense*, de la forme dont on connaît le mieux la dentition de lait (jusqu'à 20 spécimens par numéro dentaire). Néanmoins, si des éléments du squelette ont été découverts, peu nombreux et fragmentaires, ils n'ont jamais été décrits (Fortelius 1990).

REMARQUES TAXONOMIQUES. — L'élasmothériin de Pasalar, d'abord classé dans le genre *Beliajevina* par Heissig (1974a, 1976), a été considéré par Fortelius & Heissig (1989) plutôt comme un précurseur primitif de « *B.* » *grimmi* (du Miocène plus avancé d'Anatolie) et donc intégré au genre controversé « *Begertherium* » (voir « *B.* » *borissiaki* et « *B.* » *grimmi*, plus haut).

Cette espèce est dénommée « *Beliajevina* » *tekkayai* dans les différentes analyses de parcimonie, où les taxons terminaux portent toujours leur nom de baptême.

Genre **HISPANOTHERIUM** Crusafont & Villalta, 1947

Hispanotherium Crusafont & Villalta, 1947 : 867.

Espèce type : *Hispanotherium matritense* (Lartet in Prado, 1864).

AUTRES ESPÈCES ATTRIBUÉES AU GENRE. — *H. (Anatolitherium* subgen. nov.) *grimmi* Heissig, 1974, *H. (Aegyrcitherium)* *beonense* Antoine, 1997.

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans l'article de Crusafont & Villalta (1947).

Sous-genre **HISPANOTHERIUM (HISPANOTHERIUM)** Crusafont & Villalta, 1947

Hispanotherium (Hispanotherium) Crusafont & Villalta, 1947 : 867.

Espèce type : *H. (H.) matritense* (Lartet in Prado, 1864).

Autre espèce attribuée au sous-genre : *H. (H.) corcolense* Antoine, Alférez & Iñigo, 2002.

Hispanotherium (Hispanotherium) matritense (Lartet in Prado, 1864)

Rhinoceros matritensis nov. sp. Lartet in Prado, 1864 : 152, pl. 3, figs 5-7, 9.

Rhinoceros matritensis Hernández-Pacheco, 1914 : 454.

Hispanotherium matritensis nov. gen. Crusafont & Villalta, 1947 : 869-883, text-figs 1-4.

Chilotherium quintanelensis nov. sp. Zbyszewski, 1952 : 67-75, pl. II, figs 3-5, pl. IV, figs 9, 16-17, 20-21, 23-24, pl. V, figs 25-32, pl. VI, figs 33-35, 37-38.

Hispanotherium Viret, 1958 : 452.

Hispanotherium Orlov & Gromova, 1962 : 333.

Hispanotherium Orlov & Gromova, 1962 : 456.

Hispanotherium Heissig, 1973 : 29.

aff. *Aceratherium platyodon* Boné *et al.*, 1980 : 233-247, pl. 1, figs 1-3.

Hispanotherium matritensis Villalta & Crusafont, 1955 : 23-31, figs 1-4. Antunes *et al.*, 1972 : 27, pl. II, fig. 8. Antunes, 1979 : 19-26. Ginsburg & Antunes, 1979 : 494. Antunes & Ginsburg, 1983 : 38-43, text-figs 23-31, pl. XI-XV, pl. XVI, figs 1, 3.

Hispanotherium matritense Antunes *et al.*, 1973 : 2315. Heissig, 1974a : 26. Heissig, 1976 : 20. Alberdi *et al.*, 1982 : 47-55, pl. 2, figs 1-5. Cerdeño & Alberdi, 1983 : 225-235, text-figs 1-8. Astibia, 1987 : 16-22, text-figs 6-9. Ginsburg *et al.*, 1987 : 303-311, text-fig. 1, pl. I, figs 1, 6. Cerdeño, 1989 : 230-259, text-fig. 28, pl. 32, figs 1-10, pl. 33, figs 1-9, pl. 34, figs 1-6, pl. 35, figs 1-5. Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, text-figs 1-2. Cerdeño, 1992a : 671-679, pl. 1, figs 1-9, pl. 2, figs 1-8. Cerdeño, 1992b : 301. Cerdeño, 1995 : 2, 12, 20. Cerdeño & Nieto, 1995 : 326, 329, 330, 332, 334, 336, 337, text-figs 1, 2, 8. Cerdeño, 1996 : 18, 25-27, 31, text-figs 18-19. Cerdeño & Iñigo, 1997 : 80-90, pl. I, figs 1-3, pl. II, figs 1-11. Heissig, 1999 : 183, 188, figs 16.16, 16.22, tabl. 16.1. Antoine & Welcomme, 2000 : 797-813, tableaux 1-18.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, M² droite, conservée dans les collections du Museo Geominero de Madrid (Espagne), figurée par Crusafont & Villalta (1947). Ces mêmes auteurs définissent (*ibid.* : 874-875, 880) un lectotype (M³) et plusieurs « hypotypes » (P⁴ et fragment de mandibule avec M₁-M₃) provenant également du gisement-type).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Puente de Toledo (Madrid, Espagne).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — *H. matritense* a été décrit dans plus d'une vingtaine de gisements de la Péninsule ibérique répartis dans les vallées du Tage, de l'Ebre et le fossé de Calatayud-Daroca (Espagne et Portugal). Une dent mise au jour en France, dans le Bassin de la Loire (Ginsburg *et al.* 1987), lui a également été attribuée, ce qui met fin à un siècle et demi de découvertes exclusivement ibériques. *H. matritense* n'est donc plus endémique d'Ibérie.

NIVEAU TYPE. — Aragonien moyen (MN 4 b, zone D, Miocène moyen).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — *Hispanotherium matritense* est connu du sommet de l'Aragonien inférieur à la fin de l'Aragonien moyen (zones MN 4a-5, zones C-E). Il apparaît dans les registres fossiles en Espagne au début de la MN 4 (La Retama), pour en disparaître à la fin (Iñigo & Cerdeño 1997). Le « rhinocéros de Madrid » est le seul rhinocérotidé présent en Espagne durant la MN 4b (Cerdeño & Nieto 1995). Apparu à ce moment-là au Portugal (MN 4b), il en disparaît au cours de la MN 5. La pièce française provient d'Hommes, gisement attribué à la MN 5 par Ginsburg *et al.* (1987).

Localité	Coll.	Âge	Référence (description)	Référence (site)
La Retama (Cuenca)	MNCN	Zone D, MN 4	Cerdeño 1992b	Iñigo & Cerdeño 1997
Paseo de las Acacias (Madrid)	MNCN	Zone D, MN 4	Cerdeño & Iñigo 1997	Herraez 1994
PAR-Peñuelas (Madrid)	MNCN	Zone D, MN 4	Cerdeño & Iñigo 1997	Cerdeño & Iñigo 1997
Puente de Toledo (Madrid)	ETSIM, IGME, MNCN, CEPUNL	Zone D1, MN 4	Prado 1864 ; Cerdeño 1989	Iñigo & Cerdeño 1997
Torrijos (Toledo)	MNCN	Zone D, MN 4	Cerdeño & Alberdi 1983 ; Cerdeño 1989	Alberdi <i>et al.</i> 1982
Dehesa de los Caballos (Cáceres)		Zone D, MN 4		Iñigo & Cerdeño 1997
Torralba V (Zaragoza)	MNCN	Zone D, MN 4	Cerdeño 1989	Boné <i>et al.</i> 1980 ; Iñigo & Cerdeño 1997
Valdemoros 1A	IVAU		Cerdeño 1989	Iñigo & Cerdeño 1997
Munébrega 1	IVAU	Zone D, MN 4	Cerdeño 1989	Iñigo & Cerdeño 1997
Tarazona de Aragón (Zaragoza)		Zone D, MN 4	Astibia 1987 ; Cerdeño 1989	Astibia 1987 ; Iñigo & Cerdeño 1997
Villafeliche 2A		MN 4		Iñigo 1993
Estación Imperial	MNCN	MN 4	inédits	inédits
Casal das Chitas	CEPUNL	Lisboa Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Olival da Suzana	CEPUNL	L Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Quinta da Silvéria	CEPUNL	L Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Quinta da Farinheira	CEPUNL	L Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Quinta da Raposa	CEPUNL	L Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Courelas do Covao	CEPUNL	L Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Quinta Grande	CEPUNL	L Vb, MN 4	Antunes & Ginsburg 1983	Made 1996
Charneco do Lumiar	CEPUNL	L Vb, MN 5	Antunes & Ginsburg 1983	Cerdeño & Iñigo 1997
Quintanelas (Sabugo)	MIGM	L Vb, MN 5	Zbyszewski 1952 ; Antunes & Ginsburg 1983	Antunes & Ginsburg 1983
Quinta da Conceição	CEPUNL	L Vb	Antunes & Ginsburg 1983	
Quinta da Musgueira	CEPUNL	L Vb	Antunes & Ginsburg 1983	
Torre da Musgueira	CEPUNL	L Vb	Antunes & Ginsburg 1983	
Musgueira	CEPUNL	L Vb	Antunes & Ginsburg 1983	
Areeiro do José da Graça	CEPUNL	L Vb	Antunes & Ginsburg 1983	
Hommes (Indre-et-Loire)	CHT	MN 5	Ginsburg <i>et al.</i> 1987	Ginsburg <i>et al.</i> 1987

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans l'article de Crusafont & Villalta (1947).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 312.

RESTES CONNUS. — *Hispanotherium matritense* est certainement l'élasmothériiné qui a fourni le plus grand nombre de restes dentaires et postcrâniens. Presque toutes les dents et tous les éléments du squelette appendiculaire sont maintenant connus avec certitude. Il a cependant fallu attendre les travaux d'Antunes & Ginsburg (1983), Cerdeño & Alberdi (1983) et Cerdeño (1989, 1992b), pour avoir un bon aperçu de son anatomie squelettique. Cependant, les os du crâne restent quasiment inconnus : seul un nasal incomplet figuré par Cerdeño & Iñigo (1997) lui semble clairement attribuable.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — L'espèce *Rhinoceros matritensis* est apparue pour la première fois dans la « *Descripción física y geológica de la Provincia de Madrid* » de Prado (1864). Cet auteur attribue la paternité de l'espèce à Edouard Lartet : ce nouveau taxon est baptisé « *Rhinoceros matritensis*, Lartet » (*ibid.* : 152). Il justifie de la manière suivante la création de

l'espèce : malgré le petit nombre de restes découvert à Madrid (Puente de Toledo), « *muelas é incisivos de esta especie en Madrid, estudiados por M. Lartet, me manifestó que no habia especie alguna cuyos molares se hallasen con el cemento de que se ve cargada y en bastante espesor, no solo en los valles ó partes entrantes, sino tambien en lo exterior* » (*ibid.*). C'est pour cela, précise-t-il, qu'il était sûr de ce qu'elles correspondaient à une nouvelle espèce (« *por lo cual estaba seguro de que correspondia á una nueva especie, que podria llamarse Matritensis* »).

Aussi, il me semble inévitable d'attribuer la paternité de l'espèce à Lartet, sous la forme « Lartet in Prado, 1864 », comme Prado l'avait lui-même écrit (*ibid.*).

Après Prado (1864), le rhinocéros de Madrid tombe peu à peu dans l'oubli, jusqu'à l'article visionnaire de Crusafont & Villalta (1947), dans lequel le genre *Hispanotherium* est nommé. Ces auteurs détaillent tout d'abord plusieurs travaux où la validité spécifique du *Rhinoceros matritensis* est attaquée : Hernández-Pacheco (1914 : 454), sur les conseils de Stehlin, estime douteuse l'existence de l'espèce *matritensis* (« *la especie no debe ser mantenida* »). Puis, Schlosser (1921), n'osant sans doute pas contredire Stehlin, d'après Crusafont & Villalta (1947 : 873), considère que *Rh. matritensis* ne paraît pas justifiée, s'agissant « *posiblemente del Rh. simorrensis Lartet* ». Plusieurs autres auteurs, dont ceux de la carte géologique de Madrid (1929) l'amalgament même à *Rh. sansaniensis*.

Crusafont & Villalta (*op. cit.*) s'appuient alors sur le matériel initial (M², M³ et I₂, M₂) décrit dans Prado (1864) et sur des pièces inédites de la collection Prado, conservées à l'École des mines de Madrid (P⁴, P₄, M₁, M₃) pour justifier l'homogénéité et la particularité morphologiques du taxon. Ils remarquent ainsi (*ibid.* : 873) les similitudes qui existent entre *Iranotherium morgani* de Maragha et *Sinootherium lagrelii* de Chine – comme Ringström (1923, 1924) l'avait déjà avancé – d'une part, et la forme madrilène d'autre part (« *nos dimos cuenta en seguida de las semejanzas del Rinoceronte de Madrid, tan discutido hasta ahora, con el Iranotherium morgani (De Mecquenem) del Pontiense de Maragha, y en menor escala con el Sinootherium lagrelii Ringström, del mismo nivel, en China* »). Ils n'hésitent pas alors à affirmer être en présence d'un véritable élasmothériiné, ajoutant un nouveau maillon, primitif, à la lignée *Hispanotherium-Iranotherium-Sinootherium-Elasmotherium*.

Zbyszewski (1952) décrit ensuite un individu subcomplet provenant de Quintanelas (Sabugo, Portugal), sur lequel il fonde *Chilotherium quintanelensis* nov. gen., nov. sp. La présence de ciment et la morphologie dentaire très particulière l'aiguillent sur une mauvaise voie. Trois ans plus tard, Crusafont *et al.* (1955) signalent la méprise et élargissent, de ce fait, l'aire de répartition d'*Hispanotherium*.

Pour de nombreux auteurs récents (Antunes & Ginsburg 1983 ; Astibia 1987 ; Ginsburg *et al.* 1987 ; Cerdeño 1989, 1992b, 1995, 1996 ; Prothero & Schoch 1989b ; Iñigo & Cerdeño 1997), tous les genres d'élasmothériinés du Miocène moyen d'Eurasie (*Begertherium*, *Beliajevina*, *Caementodon*, *Tesselodon*) sont synonymes plus récents d'*Hispanotherium*, et leurs espèces respectives (*Begertherium borissiakii*, *B. grimmi*, *B. tekkayai*, *Tesselodon fangxianensis*, *Caementodon oettingenae*) synonymes d'*H. matritense*. Un doute subsiste néanmoins pour « *Baluchitherium mongoliense* Osborn, 1924 » et *Beliajevina caucasica* selon Iñigo & Cerdeño (1997).

Certains auteurs considèrent néanmoins que ces élasmothériinés du Miocène inférieur et moyen sont tous différents (Heissig 1972, 1973, 1974a, 1976, 1989, 1999 ; Fortelius & Heissig 1989 ; Antoine 1997, 1999, 2002 ; Antoine & Welcomme 2000 ; Antoine *et al.* 2000a, 2000b).

Cette espèce apparaît dans les analyses de parcimonie sous le nom de « *Hispanotherium matritense* ». La série englobe la P⁴ de Hommes (France), qui ne diffère en rien des dents correspondantes d'Ibérie – à l'exception de celles de Córcoles, (voir paragraphe suivant).

Hispanotherium (Hispanotherium) corcolense Antoine, Iñigo & Alférez, 2002

Hispanotherium matritensis Alférez *et al.*, 1982 : 262-264, 272, pl. 3, figs 2, 6, 8, 9.

Hispanotherium matritense Cerdeño, 1989 : 230-259, text-fig. 28, pl. 32, figs 1-10, pl. 33, figs 1-9, pl. 34, figs 1-6, pl. 35, figs 1-5.

Hispanotherium matritense Iñigo, 1993 : 8, 15-17, 325-464, 526-528, text-figs H1-H28, pl. 7-11.

Hispanotherium matritense Iñigo, 1994 : 247-250, text-figs 2, 3.

Hispanotherium matritense Iñigo & Cerdeño, 1997 : 243-266, text-figs 1-11.

Hispanotherium corcolense n. sp. Antoine *et al.*, 2002 : 19-26, figs 1, 2, tabl. 1.

Les informations relatives à ce nouveau taxon (holotype, paratype, Localité-type, Niveau-type, extensions stratigraphique et géographique, diagnose) apparaissent dans Antoine *et al.* (2002 : 20, 21).

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Córcoles (Guadalajara)	IGME, MNCN, UCM	Zone C, MN 4	Iñigo 1993 ; Cerdeño & Iñigo 1997 ; Antoine <i>et al.</i> 2002	Alferez <i>et al.</i> 1982 ; Iñigo 1993

RESTES CONNUS. — Pour l'instant, seuls les spécimens mis au jour dans le gisement de Córcoles doivent être attribués à cette espèce. Ces restes, très nombreux — près de sept-cents éléments dentaires et postcrâniens —, avaient toujours été rapportés à *H. matritense* depuis Alferez *et al.* (1982). Ils ont été précisément décrits par Iñigo (1993), puis par Iñigo & Cerdeño (1997). À l'examen des illustrations de ce dernier article (*ibid.*), plusieurs caractéristiques morphologiques m'avaient semblé différer de celles de *H. matritense* d'Ibérie. J'ai donc décidé de contrôler séparément les restes de Córcoles (« *H. matritense* de Córcoles ») et les autres spécimens d'Ibérie (« *H. matritense* ») dans l'analyse, afin de vérifier l'ampleur de la divergence morphologique entre les deux séries.

Plusieurs établissements madrilènes (MNCN, IGME, UCM) conservent des spécimens de Córcoles dans leurs collections. J'ai pu accéder aux rares pièces conservées au MNCN, à l'IGME, et à l'ensemble des 654 pièces de Córcoles déposées à l'UCM. Les spécimens en question, pour la plupart décrits et/ou figurés par Alferez *et al.* (1982) et Iñigo & Cerdeño (1997), avaient fait l'objet d'une thèse, soutenue il y a quelques années (Iñigo 1993).

Córcoles est le gisement le plus bas dans la stratigraphie qui ait livré un élasmothériin en Espagne (Iñigo & Cerdeño 1997 ; Antoine *et al.* 2000a), dans la première partie de la zone MN4, comme le confirme la présence de mastodontes primitifs (Tassy, com. pers. 2000, à partir des illustrations de Maldonado *et al.* 1983).

Cette série est dénommée « *H. matritense* de Córcoles » dans les analyses de parcimonie du présent volume.

Sous-genre **HISPANOTHERIUM (AEGYRCATHERIUM)** Antoine, 1997

Hispanotherium (Aegycatherium) Antoine, 1997 : 399-414.

Espèce type : *H. (A.) beonense* Antoine, 1997, seule espèce attribuée au sous-genre.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce-type, voir diagnose cladistique p. 311.

Hispanotherium (Aegycatherium) beonense Antoine, 1997

Aegycatherium beonensis nov. gen. nov. sp. Antoine, 1997 : 399-414, figs 1-4.

Aegycatherium beonensis Antoine & Duranthon, 1997 : 211.

Aegycatherium beonensis Antoine *et al.*, 1997 : tabl. 1, 6.

Aegycatherium beonense Heissig, 1999 : 182, 183, 188, tabl. 16.1.

Aegycatherium beonensis Antoine *et al.*, 2000a : 249-255, figs 3, 4.

Aegycatherium beonensis Antoine *et al.*, 2000b : 572-575, tabl.

Aegycatherium beonensis Antoine & Welcomme, 2000 : 799-811, tabl. 1-18.

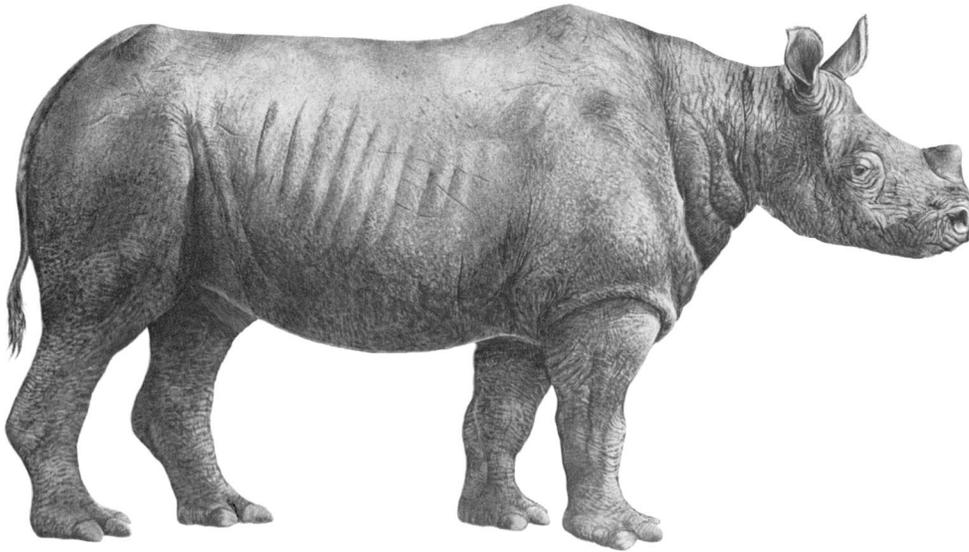


FIG. 9. Reconstitution d'*Hispanotherium* (*Aegyrcitherium*) *beonense*, d'après les spécimens de Montréal-du-Gers (MHNT). Jusqu'à 1,70m au garrot. Dessin original.

FIG. 9. Reconstruction of *Hispanotherium* (*Aegyrcitherium*) *beonense*, after the remains unearthed in Montréal-du-Gers (MHNT). About 1,70m at the shoulder. Original drawing.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, MHNT Béon 1989 SN 6 (anciennement Béon 1989), crâne avec P⁴-M³ gauches et P¹-M³ droites, conservé au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse et figuré par Antoine (1997).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Montréal-du-Gers (Gers, France), aussi appelé Béon 1.

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée aux gisements de Montréal-du-Gers (Béon 1), Pellecahus (Bassin d'Aquitaine) et Thenay (Bassin de la Loire) en France.

NIVEAU TYPE. — Orléanien moyen (MN 4, Aragonien inférieur, Miocène moyen).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — MN 4-MN 5.

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Pellecahus	MNHN, UCBL	MN 4	Antoine <i>et al.</i> 2000a, 2000b	Antoine <i>et al.</i> 2000a, 2000b
Montréal-du-Gers (Béon 1)	MHNT	MN 4	Antoine 1997	Antoine & Duranthon 1997 ; Antoine 1999 ; Duranthon <i>et al.</i> 1999
Thenay	MNHB (moul. MHNO, MHNT)	MN 5	inédit	inédit

DIAGNOSE ORIGINALE (Antoine 1997 : 401). — « Elasmotheriini de taille moyenne. Protolophe totalement absent sur P2/ et discontinu sur P3/ et P4/. Hypocône isolé du métalophe par une forte constriction sur P4/. Présence d'une cicatrice trochléenne sur l'humérus. Fusion des deux facettes proximales sur radius et ulna. Présence d'une troisième articulation entre scaphoïde et semi-lunaire ».

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 311.

RESTES CONNUS. — Plus de 500 pièces attribuées à « A. » *beonense* ont été mises au jour à Montréal-du-Gers, depuis 1987, année de la découverte du gisement (Crouzel *et al.* 1988). Outre le crâne holotype (associé à une hémimandibule),

j'ai caractérisé la présence d'au moins dix-huit individus. Toutes les dents et tous les éléments postcrâniens sont définis avec certitude, ce qui en fait le taxon de référence pour l'analyse cladistique (Fig. 9). Pour certains os particulièrement bien représentés (carpiens, tarsiens), j'ai pu apprécier de manière assez significative l'étendue de la variabilité intrapopulationnelle (sinon intraspécifique). La présence de nombreux juvéniles (dont un subcomplet, avec rachis), à différents âges individuels, m'a également permis d'appréhender l'importance du phénomène d'allométrie de croissance. Depuis, une vingtaine de spécimens dentaires et postcrâniens provenant du gisement voisin de Pellicahus lui ont été attribués (Antoine *et al.* 2000a), ainsi qu'une prémolaire supérieure de Thenay (Bassin de la Loire) (Fig. 97 : 138).

REMARQUES TAXONOMIQUES. — « A. » *beonense* a tout d'abord fait l'objet d'une analyse phylogénétique fondée sur les éléments du squelette appendiculaire (Antoine 1995). Celle-ci permettait de prouver son appartenance aux élasmothériinés et de distinguer plusieurs apomorphies pouvant se révéler exclusives (autapomorphies). L'étude ultérieure du matériel crânien et dentaire (Antoine 1997) a mis en évidence la particularité de « l'élasmothériiné de Montréal-du-Gers » au sein des autres élasmothériinés du Miocène inférieur et moyen d'Eurasie et permis d'y voir un nouveau genre et une nouvelle espèce. Ni le matériel de Pellicahus (une vingtaine de spécimens appartenant principalement à un individu), ni la P⁴ de Thenay ne présentent de différences notables avec les spécimens du gisement-type.

Cette espèce est dénommée « *Aegyrcitherium* » *beonense* dans les différentes analyses de parcimonie où les taxons terminaux portent toujours leur nom de baptême.

Sous-genre ***HISPANOTHERIUM (ANATOLITHERIUM)*** subgen. nov.

Espèce type : *H. (Anatolitherium) grimmi* (Heissig, 1974a), seule espèce attribuée au sous-genre.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce-type, voir diagnose cladistique p. 311.

ÉTYMOLOGIE. — Du Grec *Ανατολή, ης*, « Anatolie », et *θηρίον*, « animal », en raison de la provenance à ce jour restreinte à l'Anatolie d'*Hispanotherium (Anatolitherium)*.

Hispanotherium (Anatolitherium) grimmi (Heissig, 1974)

Hispanotherium grimmi nov. sp. Heissig, 1974a : 27-32, pl. 2, figs 7-14.

Hispanotherium grimmi Heissig, 1976 : 20-63, text-figs 1-25, pl. 1, figs 9-16, pl. 2, figs 1-12, pl. 3, figs 3-7.

Hispanotherium alpani nov. sp. Saraç, 1978 : 90-95, text-fig. 2, pl. 1, photo 1-3.

Begertherium grimmi Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

“*Begertherium*” *grimmi* Cerdeño, 1995 : 2, 3, 20.

“*Hispanotherium grimmi*” Cerdeño, 1996 : 25.

Hispanotherium “grimmi” Cerdeño, 1996 : 27, 31.

Begertherium grimmi Heissig, 1999 : 183, 188, fig. 16.16, tabl. 16.1.

Begertherium grimmi Antoine & Welcomme, 2000 : 798-813, tabl. 2-8, 10-13, 15, 17.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, BSP 1968 VI 1, série P³, M¹ et M² droite conservée dans les collections du Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Museum (Munich) et figurée par Heissig (1974a, 1976).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Çandır (Anatolie, Turquie).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Cette espèce est bien connue en Anatolie (Turquie), où elle a été citée dans plusieurs localités (Voir liste page suivante).

NIVEAU TYPE. — Formation Turgut (MN 6, Aragonien moyen, Miocène moyen).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — MN 6-8 (Miocène moyen), d'après Sickenberg (1975), Heissig (1976), De Bruijn *et al.* (1992), Made (1996). Yaylacilar est le gisement le plus récent (MN 8-9). La faune indique un âge vallésien, mais aucun reste d'*Hipparion* n'a été découvert (Sen, com. pers. 2000)

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Inönü	MTA	MN 5-6 ($\approx 15,2$ Ma)	Saraç 1994	Fortelius <i>et al.</i> 1996
Çandır	BSP, PDTFAU	MN 6	Heissig 1974a, 1976	Made 1996 ; Heissig 1999
Çandır 1	BSP, PDTFAU	MN 6	Heissig 1976	Made 1996
Çandır 2	BSP	MN 6	Heissig 1976	Made 1996
Çandır 5	BSP	MN 6	Heissig 1976	Made 1996
Çatakbagyaka	BSP, PDTFAU	MN 7	Heissig 1976	
Çatakbagyaka 1	BSP	MN 7	Heissig 1976	
Çatakbagyaka 2	BSP	MN 7	Heissig 1976	
Çatakbagyaka 4	BSP	MN 7	Heissig 1976	
Sofça	BSP, MTA	MN 7	Heissig 1974a, 1976	Made 1996 ; Heissig 1999
Sofça 1	BSP, PDTFAU	MN 7	Heissig 1976	Made 1996
Sofça 4	BSP, PDTFAU	MN 7	Heissig 1976	Made 1996
Sofça 5	PDTFAU	MN 7	Heissig 1976	Made 1996
Sofça 6	BSP, PDTFAU	MN 7	Heissig 1976	Made 1996
Sofça 7	BSP, PDTFAU	MN 7	Heissig 1976	Made 1996
Sofça 8	BSP	MN 7	Heissig 1976	Made 1996
Zivra	BSP	MN 7	Heissig 1976	
Yeni Eskihisar	BSP, PDTFAU, MTA	MN 8	Heissig 1976; Saraç 1978	Made 1996
Yeni Eskihisar 2	BSP, PDTFAU	MN 8	Heissig 1976	Made 1996
Yaylacilar	BSP, PDTFAU	MN 8-9	Heissig 1976	Sen, com. pers. 2000
Yaylacilar 2	BSP, PDTFAU	MN 8-9	Heissig 1976	Sen, com. pers. 2000

DIAGNOSE ORIGINALE (Heissig 1974a : 27). — “*Art der Gattung Hispanotherium mit einem Horn nahe der Naso-Frontalnaht. Obere Prämolaren mit weit nach lingual reichender Postfossette und sehr zartem Metaloph. Obere Molaren mit starkem Mesostyl. Untere Backenzähne ohne Tendenz zur Individualisierung der Höcker. Prämolaren und Milchmolaren von vorn nach hinten rasch an Grösse zunehmend.*”

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 311.

RESTES CONNUS. — Les nombreux restes (crâniens, dentaires et postcrâniens), décrits par Heissig (1974a, 1976) donnent un bon aperçu de la morphologie de « *B.* » *grimmi*. En outre, ce dernier est connu de la MN 6 à la MN 8 – voire la MN 9 –, ce qui permet d'apprécier son évolution intraspécifique au cours du temps : par exemple, les éléments squelettiques et dentaires, montrent une nette tendance à l'accroissement de taille (Heissig 1976). La liste du matériel a été publiée par Heissig (1976 : 23-25).

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Cette espèce était d'abord considérée comme appartenant au genre *Hispanotherium* (Heissig 1974a, 1976), avant que Fortelius & Heissig (1989), dans leur analyse cladistique des élasmothériinés, ne la déplacent dans *Begertherium* en même temps que « *B.* » *tekkayai* (Heissig, 1974a). En revanche, à la suite de l'hypothèse phylogénétique de Cerdeño (1995, 1996), Cerdeño & Iñigo (1997) puis Iñigo & Cerdeño (1997) considèrent que les trois espèces de *Begertherium* (« *B.* » *borissaki*, « *B.* » *grimmi* et « *B.* » *tekkayai*) sont synonymes d'*H. matritense*.

Saraç (1978) a nommé l'espèce *Hispanotherium alpani* pour une P⁴ isolée – plus petite, plus hypsodonte que la dent holotype de « *B.* » *grimmi* – et provenant de Yeni Eskihisar, gisement ayant déjà livré ce dernier (mais pas de P⁴). L'espèce doit tomber en synonymie avec « *B.* » *grimmi*.

Cette espèce est dénommée « *Begertherium* » *grimmi* dans les différentes analyses de parcimonie, où les taxons terminaux portent toujours leur nom de baptême.

Genre **CAEMENTODON** Heissig, 1972

Caementodon Heissig, 1972 : 50.

Tesselodon Yan, 1979 : 189-200, text-figs 1-2, pl. I, figs 2-3.

Espèce type : *C. (Caementodon) oettingenae* Heissig, 1972

Autres espèces attribuées au genre : *C. (Beliajevina) caucasicum* (Borissiak, 1935) et *C. (B.) fangxianense* (Yan, 1979).

Sous-genre **CAEMENTODON (CAEMENTODON)** Heissig, 1972

Caementodon (Caementodon) Heissig, 1972 : 50.

Espèce type : *C. (Caementodon) oettingenae* Heissig, 1972, seule espèce attribuée au sous-genre.

DIAGNOSE ORIGINALE (Heissig 1972 : 50). — “Kleinwüchsige *Elasmotherini* mit kleinen, aber normal entwickelten I₂. I¹ nahezu konisch. Obere Backenzähne mit verflachter Aussenwand, Sekundärfaltung schwach. Prämolaren submolariform, klein, nicht verbreitert. M langgestreckt. Zementbildung in den Zahngruben stark.”

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle de l'espèce type, voir diagnose cladistique p. 310.

Caementodon (C.) oettingenae Heissig, 1972

Caementodon oettingenae nov. gen. nov. sp. Heissig, 1972 : 50-58, pl. 6, figs 1-15, pl. 14, figs 7-9, pl. 15, figs 7-9, pl. 16, fig. 12-15, pl. 20, figs 11-14, pl. 24, figs 22-24.

“*Caementodon oettingenae*” Cerdeño, 1996 : 25.

Caementodon oettingenae Heissig, 1974a : 25. Heissig, 1976 : 19. Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2. Cerdeño, 1995 : 21, 23. Cerdeño, 1996 : 25, 26. Antoine & Welcomme, 2000 : 799-813, tabl. 1-4, 7-9, 11, 17.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, BSP 1956 II 364, série M¹⁻² droite, conservée dans les collections du Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Museum (Munich) et figurée par Heissig (1972).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Kadirpur (Chinji, Pendjab, Pakistan).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — *C. oettingenae* est connu dans plusieurs gisements du Pendjab, au Pakistan.

NIVEAU TYPE. — Partie supérieure de la Formation Chinji (MN 7-8).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — C'est l'élasmothériiné dont l'extension stratigraphique est la plus longue. Les gisements pakistanais où il a été décrit (Heissig 1972 ; Made 1996) couvrent les zones MN 5 à MN 9 (de Mochiwala à Sethi Nagri dans le Pendjab).

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Mochiwala	BSP, IVAU	Chinji inférieur, MN 5	Heissig 1972	Made 1996
Kanatti Chak 8	BSP	Chinji moyen, assises inférieures	Heissig 1972	
Bhuriwala 2	BSP	Chinji moyen, assises inférieures	Heissig 1972	
Bhuriwala 1	BSP	Chinji moyen, assises inférieures	Heissig 1972	
Jandawala	BSP	Chinji moyen, assises supérieures	Heissig 1972	
Pirawalaban 2	BSP	Chinji moyen, assises supérieures	Heissig 1972	
Kanatti Chak 7	BSP	Chinji moyen, assises supérieures	Heissig 1972	
Kanatti Chak 6	BSP	Chinji moyen, assises supérieures	Heissig 1972	
Hessuwala	BSP	Chinji moyen, assises supérieures	Heissig 1972	
Kali Nal	BSP	Chinji moyen, assises supérieures	Heissig 1972	
Kundalnala 2	BSP	Chinji supérieur	Heissig 1972	
Kadirpur	BSP, IVAU	Chinji supérieur, MN 7-8	Heissig 1972	
"1 mi N Chinji"	AMNH	Chinji inférieur (?)	inédit	inédit
Kotli	BSP	Chinji indéterminé	Heissig 1972	
Sethi Nagri	BSP	Nagri, Vallésien	Heissig 1972	Sickenberg 1975 ; Sen 1990

DIAGNOSE ORIGINALE (Heissig 1972 : 50). — "Typusart der Gattung *Caementodon* mit sehr starker Zementbildung. Die Hochkronigkeit ist stark ausgeprägt. Die Verflachung der Aussenwand hat auch die Milchzähne und die Parastylfurche der oberen Molaren ergriffen. Crochet und Antecrochet sind etwa gleich stark. Bei den oberen Prämolaren ist ein eingeschnürter Zahnhal ausgebildet."

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 310.

RESTES CONNUS. — Heissig (1972) a décrit une trentaine d'éléments, dentaires et surtout postcrâniens, provenant de plusieurs gisements du Pendjab (Nord du Pakistan). Un fragment de P⁴ (AMNH 19591a) a été récolté dans la même région par l'expédition Brown en 1922. Ce spécimen inédit est conservé dans les collections de l'AMNH à New York ; l'étiquette porte les mentions « *Lower Chinji, 1000' above basis ; 1 mi N of Chinji* ».

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Avant la caractérisation de *Bugtirhinus praecursor* par Antoine & Welcomme (2000) – et le présent volume –, cette forme était considérée comme l'élasmothériiné le plus primitif par certains auteurs (Heissig 1976 ; Fortelius & Heissig 1989 ; Antoine 1997). Pour d'autres (Antunes & Ginsburg 1983 ; Ginsburg *et al.* 1987 ; Prothero & Schoch 1989b), il s'agit cependant d'une espèce du genre *Hispanotherium*. Enfin, pour d'autres encore, elle doit même être considérée comme synonyme d'*H. matritense* (Astibia 1987 ; Cerdeño 1995, 1996 ; Iñigo & Cerdeño 1997).

Sous-genre **CAEMENTODON (BELIAJEVINA)** Heissig, 1974

Caementodon (Beliajevina) Heissig, 1974 : 27.

Espèce type : *C. (B.) caasicum* (Borissiak, 1935).

Autre espèce attribuée au sous-genre : *C. (B.) fangxianense* (Yan, 1979).

DIAGNOSE ORIGINALE (Heissig 1974a : 23). — “*Elasmotherini mit weit zurückverlagertem, kuppelförmigem Hornstuhl. Untere Incisiven persistent. Molaren subhypsodont ; obere Prämolaren ohne Mesostylrippe, mit kräftigen Rippen der Aussenwand. Untere Molaren mit kegelförmig markiertem Hypoconid. Extremitäten schlank und hoch.*”

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 310.

Caementodon (Beliajevina) caucasicum (Borissiak, 1935)

Dicerorhinus caucasicus nov. sp. Borissiak, 1935 : 381-384, text-figs 1-2.

Dicerorhinus caucasicus Borissiak, 1938 : 2-68, text-figs 1-20, pl. I, figs 1-4, pl. II, figs 1-3.

Rhinoceros caucasicus Beliajeva, 1948 : 48.

Rhinoceros caucasicus Borissiak, 1948 : 20.

Dicerorhinus caucasicus Vereshchagin, 1959 : 31.

Dicerorhinus caucasicus Vereshchagin, 1967 : 28.

Dicerorhinus caucasicus Gabunia, 1973 : 60-63, pl. IV, fig. 2, pl. V, figs 1, 2, 5.

Beliajevina caucasica nov. gen. Heissig, 1974a : 26.

Beliajevina caucasica Heissig, 1976 : 19.

Beliajevina caucasica Gabunia, 1981 : 197.

Beliajevina caucasica Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

Beliajevina caucasica Cerdeño, 1995 : 12.

“*Beliajevina*” *caucasica* Cerdeño, 1996 : 25.

Hispanotherium caucasica Cerdeño, 1996 : 26, 27, 30, text-figs 18-19.

Beliajevina caucasica Heissig, 1999 : 183, 188, figs 16.16, tabl. 16.1.

Beliajevina caucasica Antoine & Welcomme, 2000 : 800-810, tabl. 2, 3, 5, 7, 9-12, 15, 16.

MATÉRIEL TYPE. — Lectotype, PIN 189-2 et PIN 189-35, fragments de crâne avec D¹-M³ gauches, conservés dans les collections du Musée Paléontologique de l'Académie des Sciences de Moscou. Des moulages sont conservés au BSP (Munich) ; pas d'holotype mentionné dans la publication originale.

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Belometchetskaya (Nord Caucase, Géorgie).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée au seul gisement de Belometchetskaya (Nord Caucase, Géorgie).

NIVEAU TYPE. — Tshokrakien moyen (MN 5-6, Miocène moyen). Pour Gabunia (1981 : 197), « la faune de Belometchetskaya est proche par son degré d'évolution de celle de Sansan ou plutôt de celle un peu plus ancienne de Devinska-Nova-Ves (Tchécoslovaquie) ». Guan & Made (1993) et Made (1996), en se fondant sur le niveau évolutif du Suidé *Kubanochoerus gigas lii*, vieillissent quelque peu le site et lui attribuent un âge MN 5.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — MN 5-6 (Tshokrakien moyen, Miocène moyen).

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Belometchetskaya (Géorgie)	IPASG, IPAST	MN 5-6	Borissiak 1938 ; Gabunia 1973, 1981 ;	Guan & Made 1993 ; Made 1996 ; Heissig 1999

DIAGNOSE ORIGINALE. — Pas de diagnose dans les articles de Borissiak (1935, 1938).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 311.

RESTES CONNUS. — Un individu subadulte, auquel ne manquent que quelques éléments du crâne et du squelette, a été découvert pendant l'entre deux guerres à Belometchetskaya (Borissiak 1935, 1938). À cette occasion, des restes postcrâniens isolés ou en connexion (et appartenant à au moins deux autres individus adultes) y ont également été mis au jour. Enfin, Gabunia (1973) décrit et figure quelques éléments dentaires et postcrâniens du même site, exhumés lors de fouilles postérieures. Cerdeño (1989 : 255) estime pourtant que les restes d'un seul individu sont connus, ce qui empêche d'évaluer la valeur taxonomique des caractères (“*el hecho de que sólo se conozcan los restos de un solo individuo no permite evaluar con certeza el valor taxonómico de los caracteres expuestos.*”) Je n'ai pas vu le matériel original déposé à Moscou, à Tbilissi et à Grozny.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — « *B.* » *caucasica* a tout d'abord été considérée comme un *Dicerorhinus* primitif [unicorne (!)] par Borissiak (1935, 1938) puis comme un *Rhinoceros* (Borissiak 1948 : 20), jusqu'à ce que Heissig (1974a) y voie un élasmothériiné primitif et nomme le genre *Beliajevina*. Il y inclut alors l'espèce « *B.* » *tekkayai* de Pasalar (Heissig 1974a), depuis lors passée dans le genre *Begertherium* (Fortelius & Heissig 1989 ; Fortelius 1990). Cependant, pour de nombreux auteurs, dont Antunes & Ginsburg (1983), suivis par Prothero & Schoch (1989b) et Cerdeño (1989a, 1992, 1996), le genre *Beliajevina* doit tomber en synonymie avec *Hispanotherium*. Ces auteurs ne discutent pas toujours explicitement – la laissant donc en suspens – la validité de l'espèce type « *B.* » *caucasica*. Iñigo & Cerdeño (1997 : 261) estiment quant à eux que l'élasmothériiné du Caucase constitue une espèce appartenant au genre *Hispanotherium*, distincte de l'espèce type *H. matritense* (“*The size of B. caucasica separates this taxa [sic] as a different species, but it does not seem enough to justify a distinct genus.*”)

Cette espèce est dénommée « *Beliajevina* » *caucasica* dans les différentes analyses de parcimonie, où les taxons terminaux portent leur nom de baptême d'élasmothériiné.

Caementodon (Beliajevina) fangxianense (Yan, 1979)

Tesselodon fangxianensis nov. gen. nov. sp. Yan, 1979 : 189-200, text-figs 1-2, pl. I, figs 2-3.

Tesselodon fangxianensis Fortelius & Heissig, 1989 : 227-233, figs 1-2.

Tesselodon fangxianensis Qiu, 1990 : 543.

Tesselodon Cerdeño, 1995 : 4.

Tesselodon fangxianensis Cerdeño, 1996 : 25, 29.

“*Tesselodon*” Cerdeño, 1996 : 26, text-fig. 19.

Tesselodon fangxianensis Antoine & Welcomme, 2000 : 800-802, tabl. 2, 3.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, IVPP V-5151, série dentaire supérieure gauche comprenant P¹⁻⁴ et M², conservée dans les collections de l'Institut de Paléontologie des Vertébrés et de Paléoanthropologie de Beijing (Chine) et figurée par Yan (1979).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement d'Erlanggang (Fangxian, Hubei, Chine).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée à ce seul gisement.

NIVEAU TYPE. — Tunggurien basal, base du Miocène moyen. Le gisement d'Erlanggang, précédemment attribué à l'équivalent de la MN 7 (Qiu 1990), a depuis été rapporté à la MN 5 par Guan & Made (1993), en raison de la présence du suidé *Bunolistriodon intermedius*.

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Tunggurien basal, base du Miocène moyen.

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Erlanggang (Hubei)	IVPP	MN 5 (base Tunggurien)	Yan 1979	Guan & Made 1993 ; Made 1996 ; Qiu <i>et al.</i> 1999

DIAGNOSE ORIGINALE (Yan 1979 : 199). — “Kleinwüchsige und primitivere caemento donähnliche Elasmotherini. Der Schmelz der Zahnkrone zart, keine Sekundärfaltung. Der Schmelz der Aussenwand oberen Backenzähnen stark. Das Crochet und Antecrochet sind mittelmässige Stärke. Es gibt Crista. Hochkronigkeit ist stark ausgeprägt, aber wurzeltragend. Die aussenwand ist steil. Das Ectoloph ist weniger wellenförmig. Die Länge vom Backenzahn gemessen nach der Breite. Der Backenzahn quadratisch und prismatisch. Die Postfossette der obere Prämolaren nierenförmig und labiolingual gestreckt. Zementbildung in den Zahngruben wesentlich stark. Zahnformel ? - ? - 4 - 3”

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle du sous-genre *Caementodon* (*Beliajevina*), voir diagnose cladistique p. 310.

RESTES CONNUS. — De « *T.* » *fangxianense*, on ne connaît qu’une série dentaire P¹⁻⁴ et M² gauche de taille réduite, à couronnes hautes. Les éléments crâniens et postcrâniens sont inconnus jusqu’à présent.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — La morphologie et les dimensions dentaires de « *T.* » *fangxianense* sont globalement comparables à celles de tous les élasmothériinés du Miocène moyen d’Eurasie. Ce constat et l’absence totale de restes crâniens et postcrâniens font que sa position systématique varie beaucoup suivant les auteurs : pour Prothero & Schoch (1989b), *Tesselodon*, comme tous les élasmothériinés du Miocène moyen, est synonyme d’*Hispanotherium* ; Heissig (1989) estime que *Tesselodon* est valide, tandis que Fortelius & Heissig (1989) le considèrent, avec *Beliajevina caucasica*, comme un élément peu dérivé du clade *Elasmotherium* ; enfin, Cerdeño (1995 : 4) l’exclut de son analyse cladistique des Rhinocerotidae (“based solely on dental material”) et les autres auteurs (Antunes & Ginsburg 1983 ; Iñigo & Cerdeño 1997) ne mentionnent même pas son existence dans leurs conclusions systématiques sur les élasmothériinés miocènes.

Cette espèce est dénommée « *Tesselodon* » *fangxianense* dans les différentes analyses de parcimonie, où les taxons terminaux portent toujours leur nom de baptême.

Genre **KENYATHERIUM** Aguirre & Guérin, 1974

Kenyatherium Aguirre & Guérin, 1974: 232.

Espèce type : *K. bishopi* Aguirre & Guérin, 1974, seule espèce attribuée au genre.

DIAGNOSE ORIGINALE (Aguirre & Guérin 1974 : 232). — “*Iranotheriinae* de taille moyenne ; prémolaire supérieure hypsodonte à muraille externe (ectolophe) régulièrement convexe et très faiblement plissée verticalement au niveau du paracône. Débouché de la vallée interne complètement fermé sur toute sa hauteur par une paroi joignant lingualement le protocône à l’hypocône. Fossette médiane interne dépourvue de véritables replis d’émail mais présentant sur sa bordure de petits plissements locaux. Etranglement du protocône marqué par un sillon vertical sur l’avant du protolophe.”

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle de l’espèce type. Voir diagnose cladistique p. 310.

Kenyatherium bishopi Aguirre & Guérin, 1974

Espèce type : Seule espèce attribuée au genre.

Kenyatherium bishopi nov. gen. nov. sp. Aguirre & Guérin, 1974 : 229-233, figs 1-4.

“forme nouvelle appartenant aux Iranotheriinae” Tassy, 1986 : 36.

Kenyatherium bishopi Fortelius & Heissig, 1989 : 228.

Kenyatherium Prothero & Schoch, 1989b : 536.

Kenyatherium Cerdeño, 1995 : 4.

Kenyatherium Antoine & Welcomme, 2000 : 798.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, KNM NAK'69-136, P³ gauche, conservée dans les collections du Kenya National Museum à Nairobi et figurée par Aguirre & Guérin (1974).

LOCALITÉ TYPE. — Tufs de Nakali (Kenya), sur les pentes nord et ouest du volcan Nakali (Centre nord du Kenya).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée au seul gisement de Nakali (Kenya), sur le bord est du Rift oriental.

NIVEAU TYPE. — Vallésien supérieur, anté-Mpesida et Lukeino, parallélisé avec la partie supérieure des couches de Kabarsero (formation de Ngorora, > 9,5 Ma), âge attesté par l'association avec d'abondants restes d'*Hippotherium africanum* (Aguirre & Leakey 1974 ; Tassy 1986 ; Bernor *et al.* 1996b).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Limitée au Vallésien supérieur.

Site	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Nakali	KNM (moul. MNCN)	>9,5 Ma (Vallésien supérieur), Kabarsero beds (MN 10)	Aguirre & Guérin 1974	Pickford 1986 ; Tassy 1986 ; Bernor <i>et al.</i> 1996b

DIAGNOSE ORIGINALE. — Celle du genre *Kenyatherium* (Aguirre & Guérin 1974 : 232), voir page précédente.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 310.

RESTES CONNUS. — Les seules pièces à ce jour attribuées à *Kenyatherium bishopi* sont une P³ gauche et une M¹ gauche sans ectolophe déposées au KNM, dont j'ai pu étudier des moulages au MNCN. Aguirre & Guérin (1974) estimaient que la prémolaire était plus probablement une P⁴. Un autre fragment de M¹ usée, provenant de la Formation Namurungule (Kenya, Miocène supérieur), a été rapporté à *Kenyatherium bishopi* par Nakaya *et al.* (1987). L'illustration originale (*ibid.*, pl. 8, fig. 1) ne permet pas de préciser ses affinités. L'attribution de ce spécimen à *K. bishopi* est néanmoins douteuse : je ne l'ai pas intégré à l'hypodigme.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Les deux dents de Nakali sont les seuls spécimens africains attribués à un élasmothériiné. Leurs caractéristiques (cément, pont d'email lingual sur P³, constrictions antérieures du protocône, hauteur de la couronne, replis d'email) suffisent néanmoins pour affirmer que *Kenyatherium* est un élasmothériiné indiscutable.

Aucune des récentes hypothèses phylogénétiques consacrées aux élasmothériinés (Fortelius & Heissig 1989 ; Cerdeño 1995, 1996) n'inclut *Kenyatherium*, “based solely on dental material” (Cerdeño 1995 : 4) et “excluded from the following analysis as it is based only on two upper premolars [sic], not enough for useful comparison” (Fortelius & Heissig 1989 : 228).

Genre **HUAQINGTHERIUM** Huang & Yan, 1983

Huaqingtherium Huang & Yan, 1983 : 21.

Espèce type : *H. lintungense* (Zhai, 1978), seule espèce attribuée au genre.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce-type, voir diagnose cladistique p. 312.

Huaqingtherium lintungense (Zhai, 1978)

Rhinoceros (partim) Borissiak, 1948 : 20.

Hispanotherium lintungensis Zhai, 1978 : 122-126, text-fig. 46, pl. 14.

Huaqingtherium lintungensis Huang & Yan, 1983 : 21.

“*Hispanotherium*” Qiu, 1990 : 533.

Hispanotherium Qiu, 1990 : 542.

Caementodon tongxinensis Guan & Made, 1993 : 153.

Caementodon tongxinensis Guan, 1993 : 1-7.

Iranotherium cf. *longirhinus* Cerdeño, 1995 : 2.

Caementodon tongxinensis Cerdeño, 1996 : 26.

“*Caementodon tongxinensis*” Cerdeño, 1996 : 30, text-fig. 19.

Hispanotherium lintungensis Cerdeño, 1996 : 25-27, 30.

Hispanotherium lintungense Cerdeño, 1996 : text-figs 18-19.

Hispanotherium tungurensis nov. sp. Cerdeño, 1996 : 1, 2, 18-32, text-figs 10-15, 18, 19.

Iranotherium cf. *longirhinus* Cerdeño, 1996 : 2.

Caementodon tongxinensis Guan *et al.* 1998 : 148-150, pl. 2, fig. 7.

Huaqingtherium qiu Guan *et al.*, 1998 : 149-150. [partim]

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, IVPP V-3085, crâne avec D¹-M³ gauches et droites, conservé dans les collections de l'IVPP et figuré par Zhai (1978).

LOCALITÉ TYPE. — Gisement de Lengshuigou (Shaanxi, Chine).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — Chine (Shaanxi, Ningxia, Mongolie intérieure).

NIVEAU TYPE. — Tunggurien moyen (Miocène moyen, MN 7) d'après Qiu (1990) et Qiu *et al.* (1999).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Tunggurien (MN 6-8). Le gisement de Lengshuigou occupe une position intermédiaire entre Dingjiaergou (= Tongxin, MN 6) et Tunggur (MN 7-8) pour Qiu (1990) et Qiu *et al.* (1999). Tous les sites du Plateau de Tunggur sont donnés pour contemporains de celui de Gur Tung Khara Usu (Cerdeño 1996), mieux connu sous le nom de « Tung-gur » (Osborn 1924 ; Osborn & Granger 1932 ; Chen 1988). Ce dernier est le premier historiquement à avoir livré une abondante faune anté-*Hipparion* qui sert de référence pour le Miocène moyen Sino-mongol (Qiu 1990).

Localité	Collection	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Lengshuigou (Shaanxi)	IVPP	Tunggurien moyen (MN 7)	Zhai 1978 ; Huang & Yan 1983	Qiu 1990 ; Cerdeño 1996 ; Qiu <i>et al.</i> 1999
Dingjiaergou (=Tongxin, Ningxia)	BNHM	Tunggurien inférieur (MN 6-8)	Guan 1993 ; Guan <i>et al.</i> 1998	Qiu 1990 ; Guan & Made 1993 ; Qiu <i>et al.</i> 1999
Gur Tung Khara Usu (=Tunggur) (Mongolie intérieure)	AMNH	Tunggurien supérieur (MN 8)	Cerdeño 1996	Osborn & Granger 1932 ; Cerdeño 1996 ; Qiu <i>et al.</i> 1999
Wolf Camp (Mongolie intérieure)	AMNH	Tunggurien supérieur (MN 8)	Cerdeño 1996	Osborn & Granger 1932 ; Cerdeño 1996
Platybelodon Quarry (Mongolie intérieure)	AMNH	Tunggurien supérieur (MN 8)	Cerdeño 1996	Osborn & Granger 1932 ; Cerdeño 1996
Chahar Province (gisement indéterminé)	AMNH	Tunggurien supérieur (MN 8) ?	Cerdeño 1996	Cerdeño 1996

DIAGNOSE ORIGINALE (Zhai 1978 : 126). — « *A very primitive type of elasmotherine rhinoceros, cheekteeth with enamel layer less distinctly folded and crochet less developed than in H. matritensis. Nasal notch shallow, further in front of orbit.* »

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 312.

RESTES CONNUS. — Zhai (1978) décrit l'avant-crâne d'un individu âgé, seulement associé à deux astragales et à un calcanéum, et provenant du gisement de Lengshuigou (Shaanxi, Chine). Les éléments postcrâniens n'ont pas été retrouvés en collection à l'IVPP. Le matériel mis au jour dans la localité de Dingjiaergou, plus connue sous le nom de Tongxin, est très abondant (crânes, dents, squelette postcrânien). Il a initialement été attribué à « *Caementodon tongxinensis* Guan, 1993 » et à « *Huaqingtherium qiu* Guan, 1993 » (voir ci-dessous). Les restes conservés à l'AMNH qui ont servi de support à « *Hispanotherium tungurens* Cerdeño, 1996 » sont également très nombreux et consistent en plusieurs crânes, mandibules, séries dentaires et éléments associés du squelette postcrânien. Le matériel décrit par Cerdeño (1996) provient exclusivement des *Central Asiatic Expeditions* de l'AMNH en Chine et en Mongolie en 1921-1930 et était stocké depuis dans les collections de cet établissement. Les fouilles entreprises à Tunggur depuis une vingtaine d'années par des équipes chinoises ont permis de récolter d'autres restes attribuables à *H. tungurens*, pour l'instant inédits : Qiu (1990) y mentionne la présence d'une à trois espèces de Rhinocerotidae gen. et sp. indet. Je n'ai pas eu accès à ces spécimens.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Zhai (1978) rapproche les spécimens de Lengshuigou d'*Hispanotherium matritense* en raison des replis d'émail et du cément, mais il estime les espèces distinctes en raison de la faiblesse du crochet et des replis d'émail (*ibid.* : 126). Huang & Yan (1983) considèrent ensuite que ce même crâne doit être attribué à un genre distinct, *Huaqingtherium* (genre dans lequel Guan (1993) inclut une autre forme, *H. qiu* nov. sp., de Tongxin). Cerdeño (1996 : 26) considère quant à elle, à l'instar de Ginsburg *et al.* (1987), que l'élasmothériiné de Lengshuigou peut être maintenu dans le genre *Hispanotherium* ("H. lintungensis can be maintained within the genus *Hispanotherium*, and *Huaqingtherium* becomes a subjective synonym". Cerdeño (*ibid.*) estime en outre que *Caementodon tongxinensis* ne diffère pas d'*Hispanotherium matritense*, si l'on prend en compte la variation intraspécifique et le fait que le genre *Caementodon* était déjà considéré comme synonyme d'*Hispanotherium* : "Caementodon tongxinensis (Guan, 1993: pl. II), is not different from *Hispanotherium matritense*, taking into account the intraspecific variation, and the genus was previously considered a synonym."

J'ai pu observer directement en collection la majeure partie des pièces attribuées à « *Hispanotherium* » *lintungense*, « *Huaqingtherium qiu* », « *Caementodon tongxinensis* » et à « *Hispanotherium tungurens* Cerdeño, 1996 » : avant même l'analyse de parcimonie, l'examen comparé des spécimens à Pékin (IVPP, BMNH ; automne 1999) m'a permis de considérer « *Caementodon tongxinensis* Guan, 1993 » et « *Huaqingtherium qiu* Guan, 1993 » comme des synonymes plus récents de

Huaqingtherium lintungense (Zhai, 1978). Dans les différentes analyses de parcimonie de ce volume, le binom originel « *Hispanotherium* » *lintungense* rassemble donc les trois hypodigmes.

En revanche, il m'a été impossible de comparer directement ces derniers aux restes décrits et attribués à *Hispanotherium tungurensis* nov. sp. par Cerdeño (1996) et conservés à l'AMNH (New York). De ce fait, et malgré les grandes similitudes morphologiques constatées en collection entre les deux séries sino-mongoles, j'ai préféré contrôler séparément « *H. tungurensis* Cerdeño, 1996 ». Il suffisait d'attendre les résultats des différentes analyses de parcimonie pour vérifier leurs relations phylogénétiques : cinq synapomorphies non ambiguës soutiennent le clade (« *H.* » *lintungense*, « *Hispanotherium tungurensis* »), mais aucune autapomorphie ne distingue les deux séries. Leur synonymie est donc établie (voir Implications taxonomiques).

Pour ce qui n'est en définitive qu'une seule et même espèce – *Huaqingtherium lintungense* (Zhai, 1978) –, deux séries ont donc été contrôlées séparément dans les analyses de ce volume. Elles apparaissent sous les noms « *Hispanotherium* » *lintungense* et « *Hispanotherium tungurensis* ».

Genre **BUGTIRHINUS** Antoine & Welcomme, 2000

Bugtirhinus Antoine & Welcomme, 2000: 795-816.

Espèce type : *B. praecursor* Antoine & Welcomme, 2000, seule espèce attribuée au genre.

DIAGNOSE. — Celle de l'espèce type, voir diagnose cladistique p. 310.

Bugtirhinus praecursor Antoine & Welcomme, 2000

“referred to *Ceratorhinus tagicus*” (*partim*) Forster-Cooper, 1934 : 601-602, pl. 65, figs 26, 28-30.

Caementodon sp. Heissig, 1974a : 25.

Caementodon sp. Heissig, 1976 : 19.

Caementodon oettingenae Welcomme *et al.*, 1997 : 532, 535.

Caementodon oettingenae Welcomme & Ginsburg, 1997 : p. 1001, tabl.

élasmothériiné nov. gen. nov. sp. Welcomme *et al.*, 1999 : text-fig. 1.

Bugtirhinus praecursor Antoine & Welcomme, 2000 : 795-816, text-figs 3-4, pl. 1, pl. 2.

MATÉRIEL TYPE. — Holotype, NHM 15361, série M¹⁻³ droite, avec M³ en saillie, conservée dans les collections du Natural History Museum (Londres) et figurée par Antoine & Welcomme (2000).

LOCALITÉ TYPE. — Environs de Dera Bugti (Balouchistan, Pakistan). L'étiquette et le cahier d'inventaire des collections du NHM mentionnent “near Dera Bugti”.

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE CONNUE. — *B. praecursor* n'est connu que dans certains gisements des environs de Dera Bugti, au Balouchistan (Pakistan).

NIVEAU TYPE. — Partie moyenne de la Formation Dera Bugti (équivalent de la MN 3).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE CONNUE. — Les premiers gisements ayant livré *B. praecursor* ont été attribués à l'équivalent de la biozone MN 3 (Welcomme *et al.* 1997 ; Antoine & Welcomme 2000). Depuis 1999, d'autres restes ont été mis au jour dans des niveaux un peu plus anciens, attribués au Miocène basal (« Aquitanien »).

Localité	Coll.	Âge	Référence (description)	Référence (site)
Dera Bugti 3bis	MNHN	MN 2 (Dera Bugti)		Welcomme <i>et al.</i> 1999, 2001
Kumbi 4B	MNHN	MN 3 (Dera Bugti)	Antoine & Welcomme 2000	Welcomme <i>et al.</i> 1997 ; Antoine & Welcomme 2000
Kumbi 4C ("Kumbi classique")	MNHN	MN 3 (Dera Bugti)	Antoine & Welcomme 2000	Welcomme <i>et al.</i> 1997 ; Antoine & Welcomme 2000
Kumbi 4F	MNHN	MN 3 (Dera Bugti)	Antoine & Welcomme 2000	Welcomme <i>et al.</i> 1997 ; Antoine & Welcomme 2000
Dera Bugti 4	MNHN	MN 3 (Dera Bugti)	Antoine & Welcomme 2000	Welcomme <i>et al.</i> 1997 ; Antoine & Welcomme 2000
Gandoi 4	MNHN	MN 3 (Dera Bugti)	Antoine & Welcomme 2000	Welcomme <i>et al.</i> 1997 ; Antoine & Welcomme 2000
<i>near Dera Bugti</i>	NHM	Dera Bugti	Forster-Cooper 1934 ; Antoine & Welcomme 2000	Heissig 1972

DIAGNOSE ORIGINALE (Antoine & Welcomme 2000 : 799). — "*Slender rhinocerotid with semi-circular I1/ in cross-section, cement filling up the cheek teeth, partially fused roots on upper cheek teeth, strong lingual wall on P2-4/, transverse metaloph on P2/, short metaloph on M1/ and especially M2/, trefoil-shaped protoleph on M3/, without labial cingulum on lower cheek teeth, with strong mesostyle on upper deciduous teeth, posterior contact between scaphoid and semi-lunar, oblique fibula-facet on astragalus, high and narrow Tuber calcanei, rectangle-shaped navicular in vertical view, sigmoid upper border on MtIII, continuous pad-shaped posterior tuberosity on MtIV.*"

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Voir diagnose cladistique p. 310.

RESTES CONNUS. — Heissig (1974a) est le premier à reconnaître un élasmothériiné primitif dans certaines pièces, décrites par Forster-Cooper (1934 : 601) et provenant des environs de Dera Bugti (Balouchistan, Pakistan). Ce dernier les rapprochait alors de *Ceratorhinus tagicus* ("*several fragments of upper and lower jaws that are referred to it*"). Depuis, les expéditions paléontologiques françaises dans la même région, menées en 1995-2000 par J.-L. Welcomme, ont permis de confirmer l'intuition de Heissig (Welcomme *et al.* 1997, 1999 ; Antoine & Welcomme 2000). Une trentaine d'éléments dentaires et postcrâniens ont ainsi été décrits (*ibid.*), qui sont les plus anciens restes d'Elasmotheriina connus à ce jour. Près d'une centaine de restes nouveaux (dentaires et postcrâniens) ont été récoltés lors de la mission 1999, dans la même région, mais dans des niveaux stratigraphiquement plus bas. À ce jour, ils n'ont pas encore quitté le Pakistan et je n'ai pas pu les étudier en détail.

REMARQUES TAXONOMIQUES. — Cette forme est considérée comme l'élasmothériiné le plus primitif par Antoine & Welcomme (2000). Heissig (1972, 1974a, 1976, 1999) avait déjà émis cette hypothèse d'après les quelques spécimens conservés au NHM à Londres et initialement décrits par Forster-Cooper (1934).

« LES CANDIDATS MALHEUREUX »

Shennongtherium hypsodontus Huang & Yan, 1983, décrit comme un élasmothériiné, correspond plutôt, pour Fortelius & Heissig (1989) et Heissig (1989), à un membre hypsodonte des Rhinocerotini. Les structures dentaires (cingulum lingual, absence de muraille linguale et de ciment) l'excluent de fait des élasmothériinés. J'ai pu le vérifier en collection à l'IVPP. Il s'agit plutôt d'un téléocératiné (Antoine 2002).

Kretzoi (1942, 1943) estime que *Teleoceras fatehjangense* (Pilgrim, 1910), rebaptisé *Indotherium fatehjangense*, appartient aux Iranotheriinae, à l'instar d'*Iranotherium* et de *Gobitherium*. Depuis, ce taxon (inclus dans le genre *Aprotodon* Forster-

Cooper, 1915 ou *Brachypotherium* Roger, 1904) est considéré comme un membre des Teleoceratini (Heissig 1972 ; Prothero & Schoch 1989b, Welcomme *et al.* 1997, 1999) ou des Rhinocerotinae (Cerdeño 1995, 1996).

« LES REPÊCHÉS » : ÉLASMOTHÉRIINÉS INCERTAE SEDIS

Beliajeva (1971 : 82, fig. 2) décrit et figure un fragment de M² (PIN 2712-1) d'élasmothériiné (« Gen ? »), ensuite déterminé comme un possible « ?*Begertherium grimmi* » par Heissig (1974a : 27) et provenant d'Oschi (Miocène supérieur de Mongolie occidentale). La pièce d'Oschi est également signalée par Borissiak (1948) et attribuée à *Iranotherium*.

La prémolaire supérieure de « *Sinotherium* sp. », signalée par Beliajeva (1971 : 89-91) dans le gisement « pliocène » d'Altan Teeli (Mongolie occidentale), est plus probablement une M^{1/2} de *Parelasmotherium* sp., d'après l'illustration (*ibid.*, fig. 7). Attribuer un âge pliocène à cette localité reviendrait à rallonger de près de 5 Ma la durée de vie de *Parelasmotherium* : Altan Teeli date vraisemblablement du Miocène supérieur.

Orlov (1939 : 65) signale *Sinotherium* ou *Iranotherium* dans la faune de Pavlodar (Kazakhstan). Ce gisement est considéré comme Miocène terminal-Pliocène par Beliajeva (1948), qui détermine les restes comme appartenant à *Sinotherium* sp. L'âge du gisement est toujours controversé puisque la présence du hyaénidé *Adcrocuta eximia* indique le Miocène terminal (MN 13) pour Werdelin & Solounias (1996 : 294), et celle de l'équidé « ?*Plesiohipparion longipes* Gromova, 1952 » la fin du Pliocène inférieur (MN 15) pour Bernor *et al.* (1996b : 327, fig. 26.5). Les spécimens servent de support à une nouvelle espèce de *Sinotherium* dans le Pliocène du Kazakhstan (Bayshashov 1986). Cette citation n'a été portée à ma connaissance que très tardivement. Je n'ai pas lu l'article correspondant.

« *Xiqintherium xuniyensis* Guan, Zhang & Zhang, 1999 » est vraisemblablement synonyme d'*Elasmotherium*. Les descriptions sont en Chinois et les illustrations sont inutilisables : on peut seulement observer la présence d'une corne frontale de même ordre que celle d'*E. sibiricum*.

Ces restes, que je n'ai pas observés en collection, n'ont pas été inclus à l'analyse : les illustrations et les descriptions dont je dispose ne suffisent pas à les déterminer plus précisément.