> 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 REPÉCHÉS » : 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.

CARACTÈRES ANATOMIQUES

J'ai choisi d'illustrer tous les caractères état par état, pour en faciliter la lecture et la réexploitation. « Aegyrcitherium » beonense, l'élasmothériiné dont la morphologie et les variations ontogénétiques et sexuelles me sont le mieux connues, sera figuré préférentiellement. Pour le ou les états alternatifs, les autres élasmothériinés seront également privilégiés. L'état 0 correspond par définition à l'état majoritaire chez les extra-groupes, indépendamment des résultats de l'analyse et des conceptions des auteurs. En cas de contradiction parmi les extra-groupes, l'état observé chez l'équoïdé fossile Hyracotherium est considéré comme plésiomorphe.

Les phylogénies déjà publiées (Groves 1983 ; Prothero et al. 1986 ; Cerdeño 1995) peuvent inclure des caractères décrits ci-après. Dans ce cas, les nom et numéro du caractère dans la référence en question seront indiqués.

Les seuls caractères à états multiples traités comme non-additifs dans l'analyse sont les caractères 72 (I^1 : section de la couronne), 94 (P^2 : protocône et hypocône), 102 (P^{3-4} : protocône et hypocône), 140 (dents jugales inférieures : sillon de l'ectolophide) et 187 (atlas : articulation avec l'axis). Tous les autres caractères sont additifs.

Pour les caractères du type « 0 toujours présent [100% de présence], 1 plutôt présent [50-100% de présence], 2 plutôt absent [0-50% de présence], 3 toujours absent [0% de présence] », je ne figurerai en règle générale que deux états, illustrant la présence et l'absence de la structure en question, et, le cas échéant, chez le même taxon). Caractère par caractère, l'état observé chez chaque taxon contrôlé sera indiqué dans une « matrice individuelle ». Les abréviations adoptées pour les noms de taxons sont explicitées dans le tableau 9 (p. 234).

CARACTÈRES CRÂNIENS

Les caractères crâniens sont énumérés en fonction des plans de vue classiques en anatomie crânienne (Norma lateralis, Norma verticalis, Norma basalis, Norma occipitalis). Pour chaque angle de vue, les caractères sont également orientés, du plus rostral jusqu'au plus caudal.

CARACTÈRES CODABLES EN NORMA LATERALIS

1 Nasal : apophyse latérale = 0, absente ; 1, présente.

C'est le caractère 16 de Cerdeño (1995 : 6), avec des états inversés. Pour cet auteur, l'état plésiomorphe est la présence d'apophyse latérale, les Hyracodontinae et Hyrachyus (groupe externe) en étant pourvus, ce que mes observations ne confirment pas. Prothero et al. (1986 : 350, nœud 42) décrivent l'intérêt phylogénétique de la section de l'os nasal (« U-shaped cross section »), sans mention de l'apophyse latérale en question.

Ta. T Hy. e Hy. e Hy. e Hy. e BB. b BB. c Ca. o H. H. l H. n K. b K. b 0 0 1 0 0 0 ? ? 1 ? ? 0 ? 0 0 ? 0 0 1 ?

1.00	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
)	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0



FIG. 10. Car. 1 : Nasal : apophyse latérale ; A : "Hispanotherium tungurense", crâne adulte AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (absente, état 0) ; B : Procoelodonta mongoliense, crâne holotype AMNH 19185, Loh (présente, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique l'apophyse. FIG. 10. Car. 1: Nasal: lateral apophysis; A: "Hispanotherium tungurense", adult skull AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (absent, state 0); B: Procoelodonta mongoliense, holotype skull AMNH 19185, Loh (present, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the apophysis.

2 Maxillaire : foramen infraorbitaire = 0, au-dessus des prémolaires ; 1, au-dessus des molaires.

C'est le caractère 8 de Groves (1983 : 296-297), légèrement modifié. Selon cet auteur (ibid.), l'état apomorphe indique le raccourcissement facial, indépendamment de ses autres expressions. Ce caractère a été repris par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 50). Pour Guérin (1980 : 35, 38), ce trait n'est pas corrélé à la position de l'incisure nasale (voir ci-dessous).

Chez « Aegyrcitherium » beonense, le canal infraorbitaire (Canalis infraorbitalis) s'ouvre à l'arrière de D1 chez le juvénile et à l'avant de P3 chez l'adulte. Il y a donc migration relative du foramen par rapport à l'arcade dentaire au cours de la croissance. Chez « Beliajevina » tekkayai, seul un maxillaire juvénile (MTA D 236) a pu être codé, sur lequel le foramen infraorbitaire (Foramen infraorbitale) surplombe l'avant de D2 (Fortelius 1990). Par analogie avec « A. » beonense, la morphologie de l'adulte est probablement un foramen au-dessus de P4.

Ta. t	H, o		1r. 0	Ro.f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	()	0	1	0	?	0	0	?	0	?	0	?	1	?	?	0	0	0	?	1	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	?	?	0	1



FIG. 11. Car. 2 : Maxillaire : foramen infraorbitaire ; A : "Hispanotherium tungurense", crâne adulte AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (au-dessus des prémolaires, état 0) ; B : Parelasmotherium schansiense, crâne IVPP V-5163, Zhongning (au-dessus des molaires, état 1), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la position du foramen infraorbitaire.

FIG. 11. Car. 2: Maxilla: foramen infraorbitalis; A: "Hispanotherium tungurense", adult skull AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (above the premolars, state 0); B: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (above the molars, state 1), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the location of the foramen infraorbitalis

3 Incisure nasale = 0, courte (au-dessus de P^1-P^3); 1, allongée (au-dessus de P^4-M^1).

Wüst (1922) avait déjà reconnu l'intérêt diagnostique de la profondeur de l'incisure nasale (Incisura nasoincisiva). Les caractères 3 « Length of nasal aperture » et 7 « Posterior migration of the nasal notch » de Groves (1983 : 295-297) m'en paraissent deux expressions synonymes, tout comme le caractère 35 de Fortelius & Heissig (1989) et le caractère 6 de Cerdeño (1995). L'allongement de l'incisure nasale apparaît à de multiples reprises dans l'arbre proposé par Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 19, 21, 33, 37, 42, 46).

Tapirus terrestris pose un problème car l'allongement de l'incisure nasale est certainement liée aux adaptations de la région péri-nasale caractéristiques du genre (trompe).

Guérin (1980 : 35) estime qu'il n'y a pas de différence entre « les individus adultes et les individus subadultes encore relativement jeunes (M² en cours de sortie, D⁴ encore en place) ».

Cela a pu être vérifié sur le matériel fossile : chez « Aegyrcitherium » beonense, le fond de l'incisure nasale surplombe P^3 aux états adulte et subadulte, mais le milieu de D^1 chez le juvénile. La migration a donc lieu entre les stades juvénile et subadulte. Le seul reste crânien attribué à « Beliajevina » tekkayai est un fragment de maxillaire juvénile (MTA D 236), sur lequel l'incisure nasale atteint au moins le milieu de D² (Fortelius 1990 : 492, text-fig. 1). On peut en déduire que chez l'adulte du même taxon, elle aurait très certainement atteint ou dépassé P⁴ (état 1).





FIG. 12. Car. 3 : Incisure nasale ; A : Iranotherium morgani, crâne holotype MNHN 1905-10, Maragha (au-dessus de P¹-P³, état 0) ; B : Parelasmotherium schansiense, crâne IVPP V-5163, Zhongning (au-dessus de P⁴-M¹, état 1), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent l'incisure.

FIG. 12. Car. 3: Nasal incision; A: Iranotherium morgani, holotype skull MNHN 1905-10, Maragha (above P¹-P³, state 0); B: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (above P⁴-M¹, state 1), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the nasal incision

4 Cloison nasale = 0, jamais ossifiée ; 1, ossifiée (même occasionnellement).

Ce caractère équivaut au caractère 4 de Groves (1983 : 296) et au caractère 37 de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Cerdeño (1995 : 6) distingue trois états successifs: « 0 non ossifiée, 1 partiellement ossifiée, 2 totalement ossifiée » (caractère 4). L'ossification de la cloison nasale a également été traitée par Prothero et al. (1986 : 350, nœuds 45, 48). Pour éviter d'utiliser un caractère à états multiples, j'ai préféré reconnaître deux caractères (voir ci-dessous).

Guérin (1980), à la suite de Pocock (1945) et de Thenius (1955), signale que certains vieux mâles montrent une tendance à l'ossification de leur cloison nasale chez Dicerorhinus sumatrensis et Rhinoceros. Groves (1983) précise à ce sujet que ce phénomène est très limité.

Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f.
1	1	?	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1

M1/

Chez Sinotherium lagrelii, le seul élément crânien connu est un maxillaire gauche (Ringström 1924 : 124, text-fig. 76), exempt de toute trace d'ossification de la cloison nasale. Cependant, je ne peux conclure à l'absence effective d'ossification, car la partie antérieure de la face (nasaux et prémaxillaires) n'est pas conservée. On sait en effet que l'ossification peut être limitée à la partie antérieure de la fosse nasale : c'est notamment le cas chez Parelasmotherium schansiense.

Ta. t	Hy. e	Ťr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. р	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. S	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	0	0	0	0	?	0	?	?	0	?	1	0	?	0	0	0	?	1	?	?	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0



FIG. 13. Car. 4 : Cloison nasale ; A : "Hispanotherium tungurense", crâne adulte AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (jamais ossifiée, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 10 : 19) ; B : Parelasmotherium schansiense, crâne IVPP V-5163, Zhongning (ossifiée, même occasionnellement, état 1), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique l'ossification (partielle).

FIG. 13. Car. 4: Nasal septum; A: 'Hispanotherium tungurense'', adult skull AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (never ossified, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 10: 19); B: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (ossified, even sometimes, state 1), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the (partial) ossification.

5 Cloison nasale : ossification = 0, partielle; 1, totale.

Le reste de l'information contenue dans le caractère 4 de Cerdeño (1995 : 6) est traité dans celui-ci. Pour les taxons exempts de cloison nasale (Septum nasi) ossifiée, dont les extra-groupes, ce caractère est alors codé « - », de telle sorte que l'optimisation du « - » permet de reconnaître en théorie les cas où l'absence d'ossification est une plésiomorphie ou une réversion.





FIG. 14. Car. 5 : Cloison nasale : ossification ; A : Parelasmotherium schansiense, crâne IVPP V-5163, Zhongning (partielle, état 0), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (totale, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. I). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. FIG. 14. Car. 5: Nasal septum: ossification; A: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (partial, state 0), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3); B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (complete, state 1), after Brandt (1878, Pl. I). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. 6 Nasal/lacrymal = 0, longue suture ; 1, contact ponctuel ou absent ou Maxillaire/frontal = 0, contact ponctuel ou absent ; 1, longue suture.

C'est le caractère 6 de Groves (1983 : 296), déjà repris par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 50). Il est rarement observé chez les spécimens adultes, les sutures disparaissant dès le stade subadulte dans cette région. Il n'a d'ailleurs pas pu être codé chez le moindre élasmothériiné hormis « H. » luitungense. L'orientation est difficile à établir à l'aide des seuls extra-groupes, mais le lacrymal et le nasal étant nettement en contact chez Procavia et Equus notamment (Starck 1967 : 510), on peut penser qu'il s'agit de l'état plésiomorphe chez les périssodactyles.

Ta. t	Ну. е	, Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
1	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	?	1	?	?	?	?	?	0
	-																																		



FIG. 15. Car. 6 : Nasal/lacrymal ; A : Rhinoceros unicornis, crâne juvénile, NMV numéro inconnu (longue suture, état 0), d'après Groves (1983, fig. 1a : 297) ; B : Diceros bicornis, crâne juvénile, NMV numéro inconnu (contact ponctuel ou absent, état 1), d'après Groves (1983, fig. 1b : 297). Vues latérales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent les relations nasal/lacrymal

FIG. 15. Car. 6: Nasal/lacrymal; A: Rhinoceros unicornis, juvenile skull, NMV unknown number (long suture, state 0), after Groves (1983, fig. 1a: 297); B: Diceros bicornis, juvenile skull, NMV unknown number (contact punctual or absent, state 1), after Groves (1983, fig. 1b: 297). Lateral views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate the nasal/lacrymal relations.

7 Orbite : bord antérieur = 0, au niveau de P^4 - M^2 ; 1, au niveau de M^3 ; 2, derrière M^3 .

Le même caractère à états multiples est décrit par Cerdeño (1995 : 6, car. 7). Prothero et al. (1986 : 350, nœud 46) estiment également que le recul du bord antérieur de l'orbite est apomorphe. Le caractère 9 de Groves (1983 : 296) est comparable, mais avec une polarité inversée.



NE. D	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	2	2	?	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0



FIG. 16. Car. 7 : Orbite : bord antérieur ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (au niveau de P⁴-M², état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (au-dessus des molaires, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. I); C : Parelasmotherium schansiense, crâne IVPP V-5163, Zhongning (à l'arrière de M³, état 2), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 16. Car. 7: Orbit: anterior border; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (above P⁴-M², state 0); B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (above the molars, state 1), after Brandt (1878, Pl. I); C: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (behind M³, state 2), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

8 Lacrymal : processus lacrymal = 0, présent ; 1, absent.

L'absence/présence de processus lacrymal (Processus lacrymalis) est traitée dans le caractère 10 de Groves (1983 : 296), avec une polarité inversée.

Il est impossible de coder ce caractère chez Elasmotherium sibiricum, taxon sur le crâne duquel il est masqué par le formidable développement latéral du contour de l'orbite, du maxillaire au frontal.





FIG. 17. Car. 8 : Lacrymal : processus lacrymal ; A : "Aegvrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (présent, état 0) ; B : Parelasmotherium schansiense, crâne IVPP V-5163, Zhongning (absent, état 1), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente

FIG. 17. Car. 8: Lacrymal: lacrymal process; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (absent, state 1), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

9 Frontal : processus postorbitaire = 0, présent ; 1, absent.

La présence/absence de processus postorbitaire (Processus postorbitalis) correspond au caractère 11 de Groves (1983 : 296), avec des états inversés. Cette information a également été traitée par Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 32, 44, 50). La présence/absence de processus postorbitaire sur l'os frontal (ce caractère) doit être codée indépendamment de la présence/absence de processus postorbitaire sur l'os jugal (caractère 12) : en effet, il ne paraît pas exister de corrélation entre les présences/absences des deux structures, les quatre combinaisons possibles et la jonction en un arc postorbitaire étant connues chez les mammifères (Starck 1967 : 508-509).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro.f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	EL. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	0	0	0	?	0	?	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	?	0



FIG. 18. Car. 9 : Frontal : processus postorbitaire ; A : Trigonias osborni, crâne AMNH 9847, Dakota du Sud (présent, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B : Diceros bicornis, crâne adulte MHNT Anciennes Collections (absent, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent l'emplacement du processus postorbitaire.

FIG. 18. Car. 9: Frontal: processus postorbitalis; A: Trigonias osborni, skull AMNH 9847, South Dakota (present, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B: Diceros bicornis, adult skull MHNT Old Collections (absent, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the processus postorbitalis.

10 Maxillaire : base antérieure du processus zygomatique = 0, haute ; 1, basse.

La position de l'avant du processus zygomatique (Processus zygomaticus maxillari) varie au cours du développement chez « Hispanotherium » lintungense : la base du maxillaire est basse sur le crâne juvénile BMNH BPV-1208 (Tongxin) et plus haute sur le crâne holotype (adulte) IVPP V-3085 (Lengshuigou).



Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
1	0	?	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1



FIG. 19. Car. 10 : Maxillaire : base antérieure du processus zygomatique ; A : "Beliajevina caucasica", fragments de crâne BSP M 189-2 et 189-35 (moulages BSP), Belometschetskaya (haute, état 1) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (basse, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm

FIG. 19. Car. 10: Maxilla: anterior base of the zygomatic process; A: "Beliajevina caucasica", skull fragments BSP M 189-2 and 189-35 (casts BSP), Belometschetskaya (high, state 1); B: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (low, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

11 Arcade zygomatique = 0, basse ; 1, haute ; 2, très haute.

PIERRE-OLIVIER ANTOINE

84 _

Il est impossible d'orienter ce caractère sans ambiguïté à l'aide des seuls extra-groupes sélectionnés. Cependant, l'arcade zygomatique est basse chez Hyracotherium. C'est donc l'état plésiomorphe. Il y a une élévation progressive dans les états dérivés (morphocline).

L'état 2 correspond à l'état apomorphe du caractère 34 de Fortelius & Heissig (1989 : 230).





FIG. 20. Car. 11 : Arcade zygomatique ; A : *Elasmotherium sibiricum*, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (basse, état 0), d'après Brandt (1878, Pl. I) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (haute, état 0) ; C : Iranotherium morgani, crâne adulte MHNT 1905-10, Maragha (très haute, état 2). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le sommet de l'arcade zygomatique.

FIG. 20. Car. 11: Zygomatic arch; A: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (low, state 0), after Brandt (1878, Pl. I); B: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (high, state 0); C: Iranotherium morgani, adult skull MNHN 1905-10, Maragha (very high, state 2). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the top of the zygomatic arch.

12 Arcade zygomatique : processus postorbitaire = 0, présent ; 1, absent.

Cette structure n'est interprétée qu'en termes de présence/absence, quel que soit l'os où elle se développe. Elle peut en effet être présente sur l'os jugal ou sur le processus zygomatique du squamosal (caractère 13 de la présente analyse). Le processus est d'ailleurs très proche de la suture jugal-squamosal chez T. osborni, (Scott 1941, pl. 82, fig. 1) et T. terrestris.

Ta. t	HV 0	3 . CT	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Э. с Вl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di.b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
_0	C)	0	1	0	?	?	?	?	?	?	0	?	1	?	?	0	1	0	?	0	?	?	1	1	1	1	0	1	1	0	0	?	?	?	1



FIG. 21. Car. 12 : Arcade zygomatique : processus postorbitaire ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (présent, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (absent, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique le processus postorbitaire.

FIG. 21. Car. 12: Zygomatic arch: processus postorbitalis; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the processus postorbitalis

13 Arcade zygomatique : processus postorbitaire = 0, sur le jugal ; 1, sur le squamosal.

L'état apomorphe correspond ici à la migration du processus postorbitaire (Processus postorbitalis) vers l'arrière. Ce phénomène est connu chez d'autres mammifères, puisque le squamosal participe à l'arc postorbitaire chez les Equidae (Starck 1967). En outre, le squamosal forme seul l'apophyse inférieure chez l'édenté Priodontes (tatou géant) et le pseudo-rat Octodon (dègue) (ibid.). Ce caractère est codé « - » chez les taxons où l'arcade zygomatique est dépourvue de processus postorbitaire (caractère 12 de cette analyse).



FIG. 22. Car. 13 : Arcade zygomatique : processus postorbitaire ; A : Menoceras arikarense, crâne de mâle AMNH 22458, Agate Springs (sur le jugal, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (sur le squamosal, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent l'emplacement du processus postorbitaire.

FIG. 22. Car. 13: Zygomatic arch: processus postorbitalis; A: Menoceras arikarense, male skull AMNH 22458, Agate Springs (sur the jugal, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (sur the squamosal, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the processus postorbitalis.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. С	El. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	-	1	?	?	?	?	?	?	1	?	-	?	?	1	-	1	?	1	?	?	-	-	-	-	0	0	-	0	0	?	?	?	-

14 Jugal/squamosal : suture = 0, lisse ; 1, rugueuse.

Cette suture crânienne est l'une des dernières à se fermer chez les périssodactyles étudiés : jugal et squamosal sont parfois encore distincts chez l'adulte (Procoelodonta mongoliense).

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	l. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	0	?	?	?	?	0	?	0	?	?	?	?	0	1	1	0	?	0	1	0	0_	0	1	?	0



FIG. 23. Car. 14 : Jugal/squamosal : suture ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (lisse, état 0) ; B : Prosantorhinus douvillei, os squamosal isolé MHNT Béon E5 12, Montréal-du-Gers (rugueuse, état 1). Vues basales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent la zone de suture.

FIG. 23. Car. 14: Jugal/squamosal: suture; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (smooth, state 0); B: Prosantorhinus douvillei, os squamosal isolé MHNT Béon E5 12, Montréal-du-Gers (rough, state 1). Basal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate the suture area.

15 Crâne : profil dorsal = 0, plat ; 1, concave ; 2, très concave.

Ce caractère est strictement équivalent au caractère 5 de Cerdeño (1995 : 6). La morphologie du profil dorsal crânien apparaît également dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 29, 38).

Ta. t	Hy. e	Ir. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	1	1	?	?	1	?	?	2	2	1	1	2	1	1	1	1	0	1	0	1



FIG. 24. Car. 15 : Crâne : profil dorsal ; A : Protaceratherium minutum, crâne SMF numéro inconnu, Budenheim (plat, état 0), d'après Roman (1924, fig. 1 : 11) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (concave, état 1) ; C : Diceros bicornis, crâne sans numéro, MHNT Anciennes Collections (très concave, état 2). Vues latérales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 24. Car. 15: Skull: dorsal profile; A: Protaceratherium minutum, skull SMF unknown number, Budenheim (plat, state 0), after Roman (1924, fig. 1: 11); B: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (concave, state 1); C: Diceros bicornis, skull without number, MHNT Old Collections (very concave, state 2). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

16 Sphénoïde : fissure orbitaire et trou rond = 0, distincts ; 1, fusionnés.

Le caractère 16 de Groves (1983 : 296) traite de manière similaire les relations entre la fissure orbitaire (Foramen sphenorbitale) et le trou rond (Foramen rotundum). Cet auteur (ibid. : 299) signale que le caractère est variable chez Dicerorhinus sumatrensis, ce que je n'ai pu observer sur l'échantillon disponible (voir Matériel et méthodes). Prothero et al. (1986 : 350, nœuds 41, 45) considèrent pareillement la réduction et/ou la perte de la lame osseuse séparant ces deux structures.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	?	1	?	?	?	1



87



FIG. 25. Car. 16 : Sphénoïde : fissure orbitaire et trou rond ; A : Tapirus terrestris, crâne juvénile sans numéro, MHNT Anciennes Collections (distincts, état 0). Vue antéro-latérale ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (fusionnés, état 1). Vue latérale. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la région en question.

FIG. 25. Car. 16: Sphenoid: Foramen sphenorbitale and Foramen rotundum; A: Tapirus terrestris, juvenile skull without number, MHNT Old Collections (distinct, state 0). Antero-lateral view; B: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (fused, state 1). Lateral view. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned area.

17 Squamosal : espace entre les crêtes temporale et nuchale = 0, plan ; 1, déprimé.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	б. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	1	?	0	?	?	1	1	?	?	1	?	?	1	0	1	1	1	?	1	1	0	1	0	?	0



FIG. 26. Car. 17 : Squamosal : espace entre les crêtes temporale et nuchale ; A : Elasmotherium sibiricum, crâne ZIN 10793, Sarepta (plan, état 0), d'après Brandt (1878, Pl. I) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (déprimé, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la région en question.

FIG. 26. Car. 17: Squamosal: area between the temporal and nuchal crests; A: Elasmotherium sibiricum, skull ZIN 10793, Sarepta (flat, state 0), after Brandt (1878, Pl. I); B: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (depressed, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned area. 18 Complexe temporal : pseudo-méat auditif externe = 0, ouvert vers le bas ; 1, fermé partiellement ; 2, fermé complètement.

On ne peut déduire l'orientation de ce caractère au seul examen des extra-groupes, mais l'état plésiomorphe chez les ongulés et d'ailleurs les mammifères en général, est un pseudo-méat ouvert vers le bas. Le caractère 12 de Groves (1983 : 296) lui est strictement équivalent, tout comme le caractère 10 « Postglenoid and posttympanic apophyses : separated (0), in contact (1), fused (2) » de Cerdeño (1995 : 6). Prothero et al. (1986 : 350, nœuds 44, 47) intègrent la même information.



FIG. 27. Car. 18 : Complexe temporal : pseudo-méat auditif externe ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (ouvert vers le bas, état 0) ; B : Trigonias osborni, crâne adulte AMNH 12389, West Fork Corral Draw (fermé partiellement, état 1) ; C : Rhinoceros sondaicus, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (fermé complètement, état 2). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la région concernée.

FIG. 27. Car. 18: Temporal complex: external auditory pseudomeatus; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (open, state 0); B: Trigonias osborni, adult skull AMNH 12389, West Fork Corral Draw (partially closed, state 1); C: Rhinoceros sondaicus, adult skull without number, MHNT Old Collections (closed, state 2). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned area.

19 Face occipitale = 0, inclinée vers l'avant ; 1, verticale ; 2, inclinée vers l'arrière.

Je considère qu'il s'agit d'un morphocline. Le caractère 1 de Groves (1983 : 296) et le caractère 11 de Cerdeño (1995 : 6) lui sont globalement similaires, avec un état plésiomorphe (face occipitale verticale) et deux états apomorphes, « inclined backward (1), inclined forward (2) » (ibid.). L'orientation de la face occipitale est également utilisée à des fins phylogénétiques par Prothero et al. (1986 : 350, nœuds 45, 50).



Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
?	0	?	?	0	0	0	2	2	1	2	2	0	1	1	0	1

Ke. b	Pa. s	Si. I	Te. fa.	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	2	?	?	2	1	0	0	0	?	2	0	1	0	0	1	1





FIG. 28. Car. 19 : Face occipitale ; A : *Rhinoceros sondaicus*, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (inclinée vers l'avant, état 0) ; B : *Menoceras arikarense*, crâne de mâle AMNH 22458, Agate Springs (verticale, état 1) ; C : *Parelasmotherium schansiense*, crâne holotype IVPP V5263, Zhongning (inclinée vers l'arrière, état 2), d'après Chen (1977, Pl. 1, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 28. Car. 19: Occipital side; A: Rhinoceros sondaicus, adult skull without number, MHNT Old Collections (inclined forward, state 0); B: Menoceras arikarense, male skull AMNH 22458, Agate Springs (vertical, state 1); C: Parelasmotherium schansiense, holotype skull IVPP V5263, Zhongning (inclined backward, state 2), after Chen (1977, Pl. 1, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

20 Occipitaux : tubercule nuchal = 0, peu développé ; 1, développé ; 2, très développé.

L'intérêt de ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 43). Il est impossible d'orienter ce caractère, puisque les taxons du groupe externe offrent une réponse contradictoire (tubercule peu développé pour T. terrestris et R. filholi et très développé chez H. eximius et T. osborni).

Le tubercule nuchal est très développé chez « Aegyrcitherium » beonense, autant à l'état adulte que juvénile.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m′	Te. f
0	2	2	0	2	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	· ?	2	2	?	?	2	?	?	2	2	1	1	1	?	0	2	2	0	?	0	1





FIG. 29. Car. 20 : Occipitaux : tubercule nuchal ; A : Coelodonta antiguitatis, crâne édenté, MNHN sans provenance ni numéro (peu développé, état 0), in Cuvier (1834, Pl. 50); B : Rhinoceros sondaicus, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (développé, état 1); C : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (très développé, état 2). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiguent le tubercule nuchal.

FIG. 29. Car. 20: Occipital: nuchal tubercle; A: Coelodonta antiquitatis, toothless skull, MNHN unlabelled (little developed, state 0), in Cuvier (1834, Pl. 50); B: Rhinoceros sondaicus, adult skull without number, MHNT Old Collections (developed, state 1); C: "Aegyrcitherium" beonense, holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (very developed, state 2). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the nuchal tubercle.

21 Segment dentaire : position = 0, atteignant la moitié postérieure du crâne ; 1, restreint à la moitié antérieure du crâne.

Ce caractère équivaut au caractère 36 de Fortelius & Heissig (1989 : 230), dont l'état apomorphe est « dentition shifted forward relative to cranium ».





FIG. 30. Car. 21 : Segment dentaire : position ; A : *Trigonias osborni*, crâne adulte AMNH 9847, Dakota du Sud, (moitié postérieure du crâne, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 82, fig. 1) ; B : *Parelasmotherium schansiense*, crâne IVPP V-5163, Zhongning (moitié antérieure du crâne, état 1), d'après Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les traits verticaux indiquent la longueur relative du segment dentaire.

FIG. 30. Car. 21: Teeth row: position; A: Trigonias osborni, adult skull AMINH 9847, South Dakota, (posterior half of the skull, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1); B: Parelasmotherium schansiense, skull IVPP V-5163, Zhongning (anterior half of the skull, state 1), after Chen (1977, Pl. I, fig. 3). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The vertical lines indicate the relative length of the teeth row.

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 91

Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	1	?	?	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	?	0	0



22 Ptérygoïde : bord postérieur = 0, proche de l'horizontale ; 1, vertical ou presque ou Ptérygoïde : extrémité = 0, en avant du canalis alaris ; 1, surplombant le canalis alaris.

C'est le caractère 14 de Groves (1983 : 296, 299), qui mentionne également l'expression synonyme mettant en jeu le canal alaire (Canalis alaris). L'information est reprise par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 49).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
1	0	0	0	0	?	?	?	1	?	?	0	?	0	?	?	0	0	?	?	0	?	?	0	0	0	1	1	?	0	1	1	?	?	?	1



FIG. 31. Car. 22 : Ptérygoïde : bord postérieur ; A : Diceros bicornis, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (proche de l'horizontale, état 0) ; B : Rhinoceros sondaicus, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (vertical ou presque, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le bord postérieur du ptérygoïde.

FIG. 31. Car. 22: Pterygoid: posterior margin; A: Diceros bicornis, adult skull without number, MHNT Old Collections (nearly horizontal, state 0); B: Rhinoceros sondaicus, adult skull without number, MHNT Old Collections (nearly vertical, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the posterior margin of the pterygoid.

CARACTÈRES CODABLES EN NORMA VERTICALIS

23 Crâne = 0, dolichocéphale $(I/L \times 100 < 50)$; 1, brachycéphale $(I/L \times 100 > 50)$.

Chez les extra-groupes, ce caractère est partagé équitablement entre les deux états. Il correspond, avec des états quantifiés, au caractère 14 de Cerdeño (1995 : 6). L'allongement du crâne apparaît également dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 9, 42, 46).

L'indice équivaut au rapport « largeur maximale du crâne aux jugaux / Longueur maximale du crâne » (Tableau 2).

Chez le seul Menoceras arikarense, les mâles possèdent un crâne large, du fait de l'extrême développement latéral de l'arcade zygomatique. En revanche, les femelles du même taxon possèdent un crâne très étroit. Coder l'état 1 (brachycéphale) revient à coder deux fois le caractère 34 (indice zygomatique). La parcimonie traite le polymorphisme (« p ») avec un expédient : c'est l'état qui correspond aux taxons environnants qui est retenu : en l'occurrence, c'est l'état 0, présent chez les femelles.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. р	Са. о	Hi. 1	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	1	1	0	?	?	?	?	?	?	0	?	0	?	?	0	0	?	?	0	?	?	0	1	0	1	1	1	0	0	р	?	1	1	1

TABLEAU 2. — Comparaison des longueur et largeur maximales du crâne pour chaque taxon de l'analyse et états du caractère 23. D'après les données de Brandt (1878), Brunet (1979), Cerdeño (1989, 1993, 1996), Guérin (1980), Roman (1924) et mes propres observations. TABLE 2. — Comparison between the maximal cranial lengths and widths for each ta (1878), Brunet (1979), Cerdeño (1989, 1993, 1996), Guérin (1980), Roman (1924) a

T		Longu	ieur (mn	n)	larg	geur zyge	omatique	e (mm)	$1/1 \times 100$	ŕ.,
Taxons terminaux	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.	moyen	Elat
Tapirus terrestris	1	- ·	-	414	1	-	-	180	43,5	0
Hyrachyus eximius	1	-	-	270	1	-	-	(120)	(44,7)	0
Trigonias osborni	1	-	-	(470)	1	-	-	(260)	(55,3)	1
Ronzotherium filholi	1	-	-	(580)	1	-	-	316	(54,5)	1
"Aegyrcitherium" beonense	2	(550)	(610)	(580)	2	(260)	(300)	(280)	(48,3)	0
"Begertherium" borissiaki	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"B." grimmi	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"Beliajevin " tekkayai	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"B." caucasica	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Bugtirhinus praecursor	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Caementodon oettingenae	0	-	~	-	0	-	-	-	-	?
"Hispanotherium" lintungense	(1)	-	-	(≅500)	(1)	-	-	(≅200)	(≅40)	0 .
Elasmotherium caucasicum	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
E. sibiricum	2	955	970	962,5	2	440	470	455	47,2	0
Hispanotherium matritense	0	-	-	~	0	-	-	-	-	?
H. matritense de Córcoles	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"Hispanotherium tungurense"	1	-	-	550	-1	-	-	230	41,8	0
Iranotherium morgani	1	-	-	(>860)	1	-	-	430	(<50,0)	0
Procoelodonta mongoliense	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Kenyatherium bishopi	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Parelasmotherium schansiense	1	-	-	970	1	-	-	350	36,1	0
Sinotherium lagrelii	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"Tesselodon" fangxianense	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Ceratotherium simum	23	667	836	796,9	26	300	373	339,3	42,6	0
Diceros bicornis	46	480	655	567,4	53	286	363	328,1	57,8	1
Dicerorhinus sumatrensis	19	490	581	539,8	19	244	305	263,7	48,8	0
Rhinoceros sondaicus	26	482	578	534,3	27	324	365	346,4	64,8	1
R. unicornis	14	563	647	606,4	14	355	435	378,3	62,4	1
Brachypotherium brachypus	1	-	-	(600)	1	-	-	(360)	60	1
Coelodonta antiquitatis	49	666	800	720,8	40	224	360	286,7	39,8	0
Diceratherium armatum	1	-	-	(550)	1	-	-	(250)	45,5	0
Menoceras arikarense (\mathfrak{P})	1	-	-	350	1	-	-	160	45,7	0
M. arikarense (ð)	2	315	320	317,5	2	200	205	202,5	63,8	1
Plesiaceratherium mirallesi	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Prosantorhinus douvillei	1	-	-	(450)	1	-	-	(300)	66,7	1
Protaceratherium minutum	1	-	-	420	1	-	-	230	54,8	1
Teleoceras fossiger	б	-	-	-	6	-	-	-	(>60)	1

axon included in the analysi	s and states	s of the charact	er 23 . Afte	er Brandt
nd my own observations.				





FIG. 32. Car. 23: Skull; A: "Hispanotherium tungurense", holotype subadult skull AMNH 26521, Platybelodon Quarry (dolichocephalic, state 0); B: Rhinoceros sondaicus, adult skull, MHNT Old Collections (brachycephalic, state 1); Menoceras arikarense, Agate Springs: C: male skull AMNH 22458 (brachycephalic, state 1); D: female skull AMNH without number (dolichocephalic, state 0). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

24 Nasaux : extrémité rostrale = 0, étroite ; 1, large ; 2, très large.

Ce caractère à états multiples est comparable au caractère 5 de Groves (1983 : 296), qui ne présentait qu'un état apomorphe (« Nasals abbreviated anteriorly »). Le même caractère apparaît aussi dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 350, nœud 43). Il m'est paru nécessaire de préciser davantage, tant le contraste morphologique était grand chez les taxons codés. La forme de l'extrémité rostrale des os nasaux est sujette à dimorphisme sexuel, mais l'amplitude des variations des variations intraspécifiques ne s'étend pas aux variations interspécifiques.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	EL. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	?	1	?	0	0	· ?	1	1	0	?	2	?	?	2	2	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0



FIG. 33. Car. 24 : Nasaux : extrémité rostrale ; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers : A : nasaux de mâle adulte reconstitués MHNT Béon 1998 E3 3060 (étroite, état 0) ; B : crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64 (étroite, état 0), avec des nasaux plus étroits que ceux des mâles ; C : Iranotherium morgani, crâne adulte MNHN 1905-10, Maragha (large, état 1) ; D : Diceros bicornis, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (très large, état 2). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent l'extrémité rostrale des nasaux.

FIG. 33. Car. 24: Nasal bones: rostral end; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers: A: reconstructed adult male nasal bones MHNT Béon 1998 E3 3060 (narrow, state 0); B: female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64 (narrow, state 0), with nasal bones narrower than these of males; C: Iranotherium morgani, adult skull MINHN 1905-10, Maragha (broad, state 1); D: Diceros bicornis, adult skull without number, MHNT Old Collections (very broad, state 2). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the rostral end of the nasal bones.

25 Nasaux = 0, complètement scindés ; 1, scindés à l'extrémité rostrale ; 2, fusionnés.

La fusion des nasaux a déjà été traitée par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 41). Le crâne du squelette monté de Rhinoceros unicornis exposé dans la Galerie d'Anatomie comparée au MNHN appartient à un individu très âgé (« le rhinocéros de Versailles », chez qui les nasaux sont complètement soudés). Il est figuré par Cuvier (1834, Pl. 42, fig. 1 et Pl. 160, fig. 1).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Ca. o	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	?	?	?	2	?	?	0	1	0	?	2	?	?	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 95





FIG. 34. Car. 25: Nasal bones; A: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (totally separated, state 0), Dorsal view; B: Iranotherium morgani, adult skull MNHN 1905-10, Maragha (anteriorly separated, state 1), antero-dorsal view; C: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (fused, state 2), after Brandt (1878, PI. II), Dorsal view. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the posterior end of the inter-nasal groove.

26 Nasaux = 0, longs ; 1, courts ; 2, très longs.

Ce caractère équivaut approximativement au caractère 2 de Groves (1983 : 296), dont l'état apomorphe est « Orbitonasal length less than orbitoaural », et au caractère 25 de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Le caractère 15 de Cerdeño (1995 : 6), similaire, présente toutefois une polarité inversée, due au choix de ses extra-groupes (Hyracodontinae, Eggysodontinae) et au codage contradictoire de Hyrachyus. Cet auteur (ibid.) code en effet curieusement le nasal « very short, retracted » chez un taxon où il représente environ la moitié de la longueur du crâne. La longueur des os nasaux apparaît également dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 29, 39, 50).

J'ai ajouté un deuxième état apomorphe (nasaux très longs), propre à Procoelodonta mongoliense.

Ta. t	Hy. e	Ir. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. 1	El. c	El. s	Hi. m	Ηί. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
1	0	0	0	0	0	?	?	0	?	?	0	?	0	0	?	0	0	2	?	0	?	?`	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0





FIG. 35. Car. 26 : Nasaux ; A : "Hispanotherium tungurense", crâne holotype subadulte AMNH 26521, Platybelodon Quarry (longs, état 0) ; B : Tapirus terrestris, crâne subadulte, MHNT Anciennes Collections (courts, état 1). Vues dorsales ; C : Procoelodonta mongoliense, crâne holotype AMNH 19185, Loh (très longs, état 2). Vue latérale. Le trait représente 10 cm.

FIG. 35. Car. 26: Nasal bones; A: "Hispanotherium tungurense", holotype subadult skull AMNH 26521, Platybelodon Quarry (long, state 0); B: Tapirus terrestris, subadult skull, MHNT Old Collections (short, state 1). Dorsal views; C: Procoelodonta mongoliense, holotype skull AMNH 19185, Loh (very long, state 2). Lateral view. The scale bar represents 10 cm.

27 Corne nasale médiane = 0, absente ; 1, présente.

Les cornes des rhinocéros, constituées de faisceaux de tonofibrilles kératinisées, sans axe osseux (Gabe 1967 in Grassé), ne se fossilisent pas. Il est néanmoins possible d'affirmer la présence de telles structures sur des spécimens fossiles, grâce aux empreintes vasculaires chagrinant la surface des os nasaux et/ou des os frontaux, visibles chez les rhinocérotidés actuels. Ces reliefs sont absents chez la plupart des formes fossiles, de ce fait interprétées comme inermes.

Ce caractère correspond approximativement au caractère 1 de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Associé au suivant (28), ils remplacent le caractère 1 de Cerdeño (1995 : 6), non ordonné (« Unique nasal horn : absent (0), small, on the tip of nasals (males) (1), well developed in the middle of nasals (2) »).

Fortelius & Heissig (1989 : 230) opposent quant à eux les cornes implantées au centre des nasaux (état apomorphe du caractère 24) et les cornes médianes situées à l'extrémité des nasaux. Je n'opère pas cette distinction. Ce caractère a été traité, de manière différente, par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 41).

Un fragment rostral de nasal (BSP 1968 VI 43) a été attribué à « Begertherium » grimmi par Heissig (1974, 1976). Cet auteur (ibid.) estime qu'il porte les traces d'une corne, ce que j'ai pu vérifier grâce à la présence de légères impressions vasculaires sur toute la surface conservée. Cerdeño (1995) considère en revanche que ce spécimen appartient à une forme inerme.

Selon Guérin (1980 : 157), les femelles de Rhinoceros sondaicus sont parfois inermes. La présence, même chez les seuls mâles, a été codée 1.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	0	1	1	1	?	1	?	?	1	?	0	1	?	1	1	1	?	1	?	?	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina

97



FIG. 36. Car. 27 : Corne nasale médiane ; A : Trigonias osborni, crâne adulte AMNH 9847, Dakota du Sud (absente, état 0), d'après Scott (1941, Pl. LXXXII, fig. 1) ; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers (présente, état 1) : B : nasal de mâle adulte MHNT Béon 1998 E3 3060; C : nasaux de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64. Vues dorsales ; D : "Hispanotherium tungurense", crâne adulte AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (présente, état 1). Vue latérale. Le trait représente 10 cm.

FIG. 36. Car. 27: Median nasal horn; A: Trigonias osborni, adult skull AMNH 9847, South Dakota (absent, state 0), after Scott (1941, Pl. LXXXII, fig. 1); "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers (present, state 1): B: adult male nasal bone MHNT Béon 1998 E3 3060; C: adult female nasal bones MHNT Béon 1997 G4 64. Dorsal views; D: "Hispanotherium tungurense", adult skull AMNH 26531, Wolf Camp Quarry (present, state 1). Lateral view. The scale bar represents 10 cm

28 Corne nasale médiane = 0, petite ; 1, bien développée.

98

Ce caractère est codé « - » chez les formes inermes ou à cornes nasales paires. Voir remarque correspondante page précédente (caractère 27).

Ta. t	Hv. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. 1	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
-	-	-	_	0	1	0	?	0	?	?	1	?	-	0	?	1	1	0	?	1	?	?	1	1	0	0	1	-	1	-	-	-	-	-	~



FIG. 37. Car. 28 : Corne nasale médiane ; A : "Aegyrcitherium" beonense, nasal de mâle adulte MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (petite, état 0) ; B : Iranotherium morgani, crâne adulte MNHN 1905-10, Maragha (bien développée, état 1). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 37. Car. 28: Median nasal horn; A: "Aegyrcitherium" beonense, adult male nasal bone MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (small, state 0); B: Iranotherium morgani, adult skull MNHN 1905-10, Maragha (developed, state 1). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

29 Paire de cornes nasales = 0, absente ; 1, présente.

Avec le caractère suivant (30), il équivaut au caractère 2, non ordonné, de Cerdeño (1995 : 6). L'information est également traitée par Prothero et al. (1986 : 349, nœuds 32, 34). Ces structures sont sujettes à dimorphisme sexuel chez les trois taxons qui en sont pourvus (Diceratherium, Menoceras et Prosantorhinus douvillei) : seuls les mâles possèdent des traces d'insertion. Les femelles sont dépourvues de tout indice associé à la présence de corne(s), relief ou empreinte vasculaire sur les os nasaux. La présence a été considérée même si elle ne concerne que les seuls mâles.

J'ai interprété les bosses paires présentes sur les nasaux de P. douvillei de Montréal-du-Gers comme l'indice de cornes paires.

- -	Ta. t	Hy. e	Тг. о	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
_	0	-0	0	0	0	0	0	?	0	?	?	0	?	0	0	?	0	0	0	?	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0
																					Ł	111														
																Ć)															
							÷										C.		1		Ĩ,	~	А										`			
							Z	_			7										Ļ	\ -	,,							Ì	-		ſ			
		P	5				5	_			C.	R			A	đ		$\overline{)}$			0													Ì	\sum	7
	ß		1012		- <u>}-</u>		÷				-f	Ę-	_		É		' در					A Visit		ليتقي	L									2		/
						2	\rangle			Ϊ.		Š			P)
								•	-7	Ž			E	Ī	£ D	لمنع										\sim				1	ل		1	محلت	\sim	

FIG. 38. Car. 29 : Paire de cornes nasales ; A : "Aegyrcitherium" beonense, nasaux de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (absente, état 0) ; Menoceras arikarense, Agate Springs : B : crâne de femelle adulte AMNH numéro inconnu (absente, état 0) ; C : crâne de mâle adulte AMNH 22458 (présente, état 1). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 38. Car. 29: Paired nasal horns; A: "Aegyrcitherium" beonense, adult female nasal bones MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (absent, state 0); Menoceras arikarense, Agate Springs: B: female adult skull AMNH unknown number (absent, state 0); C: male adult skull AMNH 22458 (present, state 1). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

30 Paire de cornes nasales = 0, bosses terminales ; 1, arêtes latérales.

Ce caractère, dont l'orientation est indéterminée, n'est pas contrôlable chez les formes dépourvues de cornes nasales paires. Associé au caractère précédent (29), il équivaut au caractère 2 de Cerdeño (1995 : 6). Prothero et al. (1986 : 349, nœuds 32, 34) opèrent déjà la différence entre les deux états de ce caractère. Toujours sujet à dimorphisme sexuel (les cornes nasales paires ne caractérisent jamais que les mâles chez les taxons étudiés), ce caractère nécessite la présence reconnue de mâles dans l'échantillon testé.





Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	-	-	?	-	-	-	-	-	-	-	1	0	-	0	-	-



FIG. 39. Car. 30 : Paire de cornes nasales ; A : Menoceras arikarense, crâne de mâle adulte AMNH 22458, Agate Springs (bosses terminales, état 0). Vue dorsale ; Diceratherium armatum, crâne de mâle adulte AMNH nº 84 Loup Fork (Wyoming) (arêtes latérales, état 1) : B : Vue dorsale ; C : Vue rostrale. Le trait représente 10 cm.

FIG. 39. Car. 30: Paired nasal horns; A: Menoceras arikarense, male adult skull AMNH 22458, Agate Springs (terminal bumps, state 0). Dorsal view; Diceratherium armatum, male adult skull AMNH nº 84 Loup Fork (Wyoming) (lateral crests, state 1): B: Dorsal view; C: Rostral view. The scale bar represents 10 cm

31 Corne frontale = 0, absente ; 1, présente.

PIERRE-OLIVIER ANTOINE

100

Suivant le même principe que pour les caractères précédents (27 à 30), j'ai choisi de scinder en deux caractères binaires la présence/absence de corne et ses modalités morphologiques. C'est le caractère 3, à états multiples, de Cerdeño (1995:6).

Cette corne est parfois absente chez les femelles de Dicerorhinus sumatrensis, taxon d'ordinaire bicorne (Guérin 1980). Comme pour le caractère 29, la présence, même chez les seuls mâles, a été codée 1.

i.m i.t mr mg i.s b l .s l fa b b u aa C t B P P J 0 0 s c -Mf. Pt. Te. CC BIL. 田田田田 Te Pa Pa Fi Hi Hi BRRDIC Ϊ Ũ



FIG. 40. Car. 31 : Corne frontale ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (absente, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (présente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. II). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. FIG. 40. Car. 31: Frontal horn; A: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (present, state 1), after Brandt (1878, Pl. II). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

32 Corne frontale = 0, petite ; 1, énorme.

La taille de la corne frontale est citée dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 350, nœud 50). Ce caractère n'est pas codable pour les taxons dépourvus de corne frontale (« – »). Voir remarque page précédente (caractère 31).



FIG. 41. Car. 32 : Corne frontale ; A : Diceros bicornis, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (petite, état 0) ; B ; Elasmotherium sibiricum. crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (énorme, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. II). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. FIG. 41. Car. 32: Frontal horn; A: Diceros bicornis, adult skull without number, MHNT Old Collections (small, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (huge, state 1), after Brandt (1878, Pl. II). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

33 Maxillaire/lacrymal/frontal : orbite = 0, non projetée ; 1, projetée.

Il correspond au caractère 8 de Cerdeño (1995 : 6).

{	Ia.t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. 1	El. c	El. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
_	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	1	1	0	?	1	?	?	1	1	.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



FIG. 42. Car. 33 : Maxillaire/lacrymal/frontal : orbite; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de mâle adulte MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (non projetée, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (projetée, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. II). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la région concernée.

FIG. 42. Car. 33: Maxilla/lacrymal/frontal: orbit; A: "Aegyrcitherium" beonense, male adult skull MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (not projected, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (projected, state 1), after Brandt (1878, Pl. II). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned area.

Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	-	?	?	0	0	0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-

TABLEAU 3. — Comparaison de la largeur maximale du crâne et de la largeur des frontaux pour chaque taxon de l'analyse et états du caractère **34**. D'après les données de Brandt (1878), Brunet (1979), Cerdeño (1989, 1993, 1996), Guérin (1980), Roman (1924) et mes propres observations. TABLE 3. — Comparison between the maximal cranial width and the frontal width for each taxon included in the analysis and states of the character 34. After

Brandt (1878), Brunet (1979), Cerdeño (1989, 1993, 1996), Guérin (1980), Roman (1924) and my own observations

т., , ,	la	rgeur des	frontaux	(mm)	la	rgeur zyg	omatique	(mm)	т	ŕ.
Taxons terminaux	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.	l _z	Etat
Tapirus terrestris	1	-	-	100	1	-	-	180	1,80	1
Hyrachyus eximius	1	-	-	85	1	-	-	(120)	1,41	0
Trigonias osborni	1	-	-	(180)	1	-	-	(260)	(1,44)	0
Ronzotherium filholi	1	-	-	230	1	-	-	316	1,37	0
"Aegyrcitherium" beonense	1	-	-	(230)	2	-	-	(300)	(1,31)	0
"Begertherium" borissiaki	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"B." grimmi	0	-	-	_	0	-	-	-	_	?
"Beliajevina" tekkayai	0	~	-	-	0	-	-	-	-	?
"B." caucasica	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Bugtirhinus praecursor	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Caementodon oettingenae	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"Hispanotherium" lintungense	(1)	-	-	(140)	(1)	-	-	(≅200)	(1,43)	?
Elasmotherium caucasicum	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
E. sibiricum	2	340	364	352	2	440	470	455	1,29	0
Hispanotherium matritense	0	- '	-	-	0	-	-	-	-	?
H. matritense de Córcoles	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"Hispanotherium tungurense"	1	-	-	160	1	-	-	230	1,44	0
Iranotherium morgani	1	-	-	(260)	1	-	-	430	1,65	1
Procoelodonta mongoliense	1	-	-	144	1	-	-	192	1,33	0
Kenyatherium bishopi	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Parelasmotherium schansiense	1	-	-	240	1	-	-	350	1,46	0
Sinotherium lagrelii	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
"Tesselodon" fangxianense	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Ceratotherium simum	23	237	313	276,6	26	300	373	339,3	1,23	0
Diceros bicornis	52	208	300	249,3	53	286	363	328,1	1,32	0
Dicerorhinus sumatrensis	16	130	192,5	164,8	19	244	305	263,7	1,60	0
Rhinoceros sondaicus	18	166,5	220	194,3	27	324	365	346,4	1,78	1
R. unicornis	14	192	2.44	214,5	14	355	435	378,3	1,76	1
Brachypotherium brachypus	1	-	-	(250)	1	-	-	(360)	1,44	0
Coelodonta antiquitatis	39	213	320	248,6	40	224	360	286,7	1,15	0
Diceratherium armatum	1	-	-	(210)	1	-	-	(250)	1,19	0
Menoceras arikarense (♀)	1	112	118	115	1	-	-	160	1,39	0
M. arikarense (ð)	2	113	121	117	2	200	205	202,5	1,73	1
Plesiaceratherium mirallesi	0	-	-	-	0	-	-	-		?
Prosantorhinus douvillei	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Protaceratherium minutum	0	-	-	-	0	-		-	_	?
Teleoceras fossiger	3	-	· _	-	3	-	-	_	(≅1.90)	1

34 Indice zygomatique = 0, faible $(I_r < 1,5)$; 1, élevé $(I_r \ge 1,5)$.

Ce caractère a déjà été exprimé par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 42) et Cerdeño (1995 : 6, caractère 13). J'ai ici quantifié les états. L'indice zygomatique (I,) correspond au rapport « Largeur maximale au niveau de l'arcade zygomatique/Largeur maximale des frontaux » (Tableau 3). Les dimensions sont mesurées suivant le protocole de Guérin (1980). L'indice zygomatique est très élevé chez T. terrestris, du fait de l'étroitesse des frontaux liée en partie aux adaptations de la région périnasale.

Chez Menoceras arikarense, les mâles sont caractérisés par un très grand développement (notamment latéral) du processus zygomatique de l'os squamosal, qui confère à l'indice zygomatique une valeur très élevée (1,7 environ). Les femelles de la même espèce, chez qui en revanche l'arcade zygomatique est peu développée, présentent un indice plus faible (de l'ordre de 1,4).





FIG. 43. Car. 34 : Indice zygomatique ; Menoceras arikarense, Agate Springs : A : crâne de femelle adulte AMNH numéro inconnu (faible, état 0) ; B : crâne de mâle adulte AMNH 22458 (élevé, état 1). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. L'indice zygomatique (l₂) correspond au rapport « Largeur maximale au niveau de l'arcade zygomatique/Largeur maximale des frontaux ».

FIG. 43. Car. 34: Zygomatic index; Menoceras arikarense, Agate Springs: A: female adult skull AMNH unknown number (less than 1.5, state 0); B: male adult skull AMNH 22458 (more than 1.5, state 1). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm. The zygomatic index (l₂) corresponds to the "maximal zygomatic width/maximal frontal width" ratio.

35 Frontal-pariétal = 0, crête sagittale ; 1, crêtes frontopariétales peu séparées ; 2, crêtes très séparées.

Ce caractère équivaut au caractère 9 de Cerdeño (1995 : 6). Les états de ce caractère apparaissent à de multiples reprises dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 29, 33, 40, 41, 43, 50). Les états apomorphes (séparation) correspondent à un accroissement progressif du volume cérébral. Selon Guérin (1980 : 45-49), ce caractère est très variable chez les rhinocéros actuels (tous possèdent cependant des crêtes nettement séparées). C'est beaucoup moins sensible chez les taxons fossiles observés, et ce, probablement du fait de la faiblesse de l'échantillonnage. Les seules exceptions constatées sont en effet « Aegyrcitherium » beonense et Menoceras arikarense, deux taxons représentés par de fortes populations ; les variations observées sont dues au dimorphisme sexuel : les crêtes, néanmoins toujours séparées, sont plus proches chez les femelles que chez les mâles.

to Ho bo to bo bo bo p p 0 0 0 1 1 ? 2 ? ? ? ? ? 2 ? ? ? 2 2 2 ? ?

PHYLOGÉNIE ET ÉVOLUTION DES ELASMOTHERIINA 103

Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	0	?	?	0	0	0	1	1	0	0	0	р	?	?	?	1



1. P	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
	2	?	?	2	2	2	2	2	2	2	0	v	0	0	?	1



FIG. 44. Car. 35 : Frontal-pariétal ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, crâne adulte MHNT Béon 1991 SN 88, Montréal-du-Gers (crête sagittale, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (crêtes fronto-pariétales peu séparées, état 1) ; C : *Elasmotherium sibiricum*, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (crêtes très séparées, état 2), d'après Brandt (1878, Pl. II). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la région concernée.

FIG. 44. Car. 35: Frontal-parietal; A: Plesiaceratherium mirallesi, adult skull MHNT Béon 1991 SN 88, Montréal-du-Gers (sagittal crest, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (close frontoparietal crests, state 1); C: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (distant frontoparietal crests, state 2), after Brandt (1878, Pl. II). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned area.

36 Protubérance occipitale externe = 0, concave ; 1, plane ; 2, très fourchue.

L'intérêt de ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 39). Ce caractère change en fonction du développement individuel. Chez Ceratotherium simum, la protubérance occipitale externe est plane chez le nouveau-né (MNHN A-2274), concave chez le juvénile et très fourchue chez l'adulte. L'ontogénèse de ce caractère est différente chez « Aegyrcitherium » beonense : la protubérance est toujours concave. En tous les cas, il est préférable de contrôler le caractère sur des spécimens adultes.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. р	Са. о	Hi. 1	El. c	El. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. S	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	1	0	?	0	?	?	?	?	?	?	2	?	?	0	?	?	?	0	?	?	2	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	?	0



FIG. 45. Car. 36 : Protubérance occipitale externe ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de mâle adulte MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (concave, état 0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, crâne adulte MHNT Béon 1991 SN 88, Montréal-du-Gers (plane, état 1) ; C : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (très fourchue, état 2), d'après Brandt (1878, Pl. II). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 45. Car. 36: Occipital crest; A: "Aegyrcitherium" beonense, male adult skull MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (concave, state 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, adult skull MHNT Béon 1991 SN 88, Montréal-du-Gers (straight, state 1); C: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (forked, state 2), after Brandt (1878, Pl. II). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

CARACTÈRES CODABLES EN NORMA BASALIS

37 Maxillaire : processus zygomatique = 0, naissance progressive ; 1, naissance brutale.

Ce caractère n'est pas corrélé uniquement à la présence/absence de projection latérale de l'orbite (car. 33).





FIG. 46. Car. 37 : Maxillaire : processus zygomatique ; A : Iranotherium morgani, crâne adulte MNHN 1905-10, Maragha (naissance progressive, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, détail du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (naissance brutale, état 1). Vues ventrales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la région en question.

FIG. 46. Car. 37: Maxilla: zygornatic process; A: Iranotherium morgani, adult skull MNHN 1905-10, Maragha (progressive start, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, detail of the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (brutal start, state 1). Ventral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned area.

105

IVC. D	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Dí. S	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	0	1	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



38 Vomer = 0, acéré ; 1, arrondi.

Ce caractère, déjà considéré comme discriminant chez les rhinocéros actuels par Pocock (1945), correspond au caractère 13 de Groves (1983 : 296, 297). Il est repris par Prothero et al. (1986 : 349, nœud 31). La polarité en est cependant inversé, puisque T. terrestris, seul taxon du groupe externe à avoir été codé, possède un vomer acéré, comme la grande majorité des ongulés.

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	?	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	1	1	1	0	0	0	1	1	1	?	?	?	1



FIG, 47. Car. 38 : Vomer ; A : Rhinoceros sondaicus, crâne adulte, MHNT Anciennes Collections (acéré, état 0) ; B : Iranotherium morgani, crâne adulte MNHN 1905-10, Maragha (arrondi, état 1), d'après Mecquenem, (1908, Pl. IX, fig. 1). Vues ventrales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le vomer. FIG. 47. Car. 38: Vomer ; A: Rhinoceros sondaicus, adult skull, MHNT Old Collections (acute, state 0); B: Iranotherium morgani, adult skull MNHN 1905-10, Maragha (rounded, state 1), after Mecquenem, (1908, Pl. IX, fig. 1). Ventral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the vomer.

39 Squamosal : tubercule articulaire = 0, mousse et bas ; 1, net et individualisé.





FIG. 48. Car. 39 : Squamosal : tubercule articulaire ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (mousse et bas, état 0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, fragment de squamosal isolé (adulte) MHNT Béon SN 1924, Montréal-du Gers (net et individualisé, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le tubercule articulaire.

FIG. 48. Car. 39: Squamosal: articulartubercle; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (smooth and low, state 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, fragment of isolated squamosal (adult) MHNT Béon SN 1924, Montréal-du-Gers (high and acute, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the articular tubercle.

40 Squamosal : profil transversal du tubercule articulaire = 0, rectilig



FIG. 49. Car. 40 : Squamosal : profil transversal du tubercule articulaire ; A : Plesiaceratherium mirallesi, fragment de squamosal isolé (adulte) MHNT Béon SN 1924, Montréal-du-Gers (rectiligne, état 0). Vue rostrale ; B : "Aegyrcitherium" beonense, squamosal du crấne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du Gers (concave, état 1). Vue occipitale. Les flèches indiquent le profil transversal.

FIG. 49. Car. 40: Squamosal: transverse profile of the articular tubercle; A: Plesiaceratherium mirallesi, fragment of isolated squamosal (adult) MHNT Béon SN 1924, Montréal-du-Gers (straight, state 0). Rostral view; B: "Aegyrcitherium" beonense, squamosal of the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du Gers (concave, state 1). Occipital view: The arrows indicate the transverse profile.

41 Squamosal : foramen postglénoïdien = 0, éloigné de l'apophyse postglénoïde ; 1, accolé à l'apophyse.

Seuls les spécimens attribués à Plesiaceratherium mirallesi et provenant de Montréal-du-Gers (juvéniles et adulte) présentent un foramen postglénoïdien (Foramen postglenoideum) accolé à l'apophyse postglénoïde.





FIG. 50. Car. 41 : Squamosal : foramen postglénoïdien ; A : *Elasmotherium sibiricum*, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (éloigné de l'apophyse postglénoïde, état 0), d'après Brandt (1878, Pl. III) ; B : *Plesiaceratherium mirallesi*, fragment de squamosal isolé (adulte) MHNT Béon E2 9, Montréal-du Gers (accolé à l'apophyse, état 1). Vues ventrales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique le foramen postglénoïden.

FIG. 50. Car. 41: Squamosal: foramen postglenoideum; A: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (distant from the processus postglenoidalis, state (), after Brandt (1878, Pl. III); B: Plesiaceratherium mirallesi, fragment of isolated squamosal (adult) MHNT Béon E2 9, Montréal-du Gers (close to the processus postglenoidalis, state 1). Ventral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the foramen postglenoideum.

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 107

ne ; 1	concave.
--------	----------

TVC. D	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. S	Rh. S	Rh. u	Br.b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
)	0	?	?	1	0	1	1	1	?	1	0	1	0	1	?	1



TVC. D	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
•	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0



42 Squamosal : apophyse postglénoïde = 0, plane ; 1, convexe ; 2, en dièdre droit.

L'état plésiomorphe de ce caractère concernant l'apophyse postglénoïde (Processus postglenoidalis) est mentionné dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349, nœud 30).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	1	1	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	1	1	?	?	1	?	?	1	1	1	1	1	2	2	1	2	2	2	?	2



FIG. 51. Car. 42 : Squamosal : apophyse postglénoïde ; A : *Tapirus terrestris*, crâne subadulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (plane, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (convexe, état 1) ; C : *Prosantorhinus douvillei*, apophyse postglénoïde isolée MHNT Béon SN 3399, Montréal-du-Gers (en dièdre droit, état 2). Vues ventrales. A, B : Le trait représente 10 cm. C : Le trait représente de la cardia de la cardia de la carda de 1 cm. Les flèches indiquent l'apophyse glénoïde.

FIG. 51. Car. 42: Squamosal: processus postglenoidalis; A: Tapirus terrestris, subadult skull without number, MHNT Old Collections (flat, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Beon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (convex, state 1); C: Prosantorhinus douvillei, isolated processus postglenoidalis MHNT Béon SN 3399, Montréal-du-Gers (right dihedron, state 2). Ventral views. A, B: The scale bar represents 10 cm. C: The scale bar represents 1 cm. The arrows indicate the processus postglenoidalis.

43 Basioccipital : foramen condylien = 0, au milieu de la fosse condylienne ; 1, décalé vers l'avant et l'extérieur.

C'est le canal du nerf hypoglosse (Foramen nervi hypoglossi).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0



FIG. 52. Car. 43 : Basioccipital : foramen condylien ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (au milieu de la fosse condylienne, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, détail du crâne adulte NHM M12429, Sarepta (décalé vers l'avant et l'extérieur, état 1). Vues ventrales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le foramen condylien.

FIG. 52. Car. 43: Basioccipital: foramen nervi hypoglossi; A: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du-Gers (in the middle of the fossa, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, detail of the adult skull NHM M12429, Sarepta (antero-externally displaced, state 1). Ventral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the foramen nervi hypoglossi.

44 Basioccipital : crête sagittale sur le processus basilaire = 0, absente ; 1, présente.

Cette crête, lorsqu'elle est présente, est généralement associée à une insertion paire, en dépression, non loin de la suture avec l'os basisphénoïde. L'absence de crête est vraisemblablement plésiomorphe (deux extra-groupes sur quatre) : c'est la morphologie générale chez les périssodactyles.

mr mg s : b l t c m s c l o b 0499910 Та. Ну



FIG. 53. Car. 44 : Basioccipital : crête sagittale sur le processus basilaire ; A : Tapirus terrestris, crâne subadulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (absente, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de mâle adulte MHNT Béon 98 E3 3060, Montréal-du-Gers (présente, état 1). Vues ventrales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique l'emplacement habituel de la crête sagittale.

FIG. 53. Car. 44: Basioccipital: sagittal crest on the basilar process; A: Tapirus terrestris, subadult skull without number, MHNT Old Collections (absent, state 0); E: "Aegyrcitherium" beonense, male adult skull MHNT Béon 98 E3 3060, Montréal-du-Gers (present, state 1). Ventral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the sagittal crest.



CARACTÈRES CODABLES EN NORMA OCCIPITALIS

45 Squamosal : gouttière postérieure sur le processus zygomatique = 0, absente ; 1, présente.

Cette gouttière n'est acquise qu'à l'état adulte chez Plesiaceratherium mirallesi de Montréal-du-Gers (2 spécimens sur 2), le processus zygomatique juvénile MHNT Béon SN 3379 du même taxon en étant exempt. Chez « Aegyrcitherium » beonense de Montréal-du-Gers, la gouttière est nette à la fois aux stades juvénile (MHNT Béon F2 SN 506d), subadulte (holotype, MHNT Béon 1989 SN 6) et adulte (MHNT Béon 1998 E3 3060).

ľa. t	Jy. e	Ir. o	Ro. f	Ae. b	38. b	38.8	8l. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	L. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
-0	0		0	1	~	~	?	?	?	?	?	?	0	?	?	1	1	1	?	0	?	?	0	0	0	0	0	?	0	0	1	1	1	?	0



FIG. 54. Car. 45 : Squamosal : gouttière postérieure sur le processus zygomatique ; A : *Rhinoceros sondaicus*, crâne adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (absente, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, détail du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (présente, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique la gouttière.

FIG. 54. Car. 45: Squamosal: posterior groove on the processus zygomaticus; A: Rhinoceros sondaicus, adult skull without number, MHNT Old Collections (absent, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, detail of the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (present, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the groove.

46 Squamosal/occipital : processus posttympanique et processus paroccipital = 0, soudés à leur base ; 1, nettement séparés.







FIG. 55. Car. 46 : Squamosal/occipital : processus posttympanique et paroccipital ; A : *Tapirus terres-tris*, crâne subadulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (soudés à leur base, état 0); B : Dicerorhinus sumatrensis, crâne adulte MNHN AC A-7965 (nettement séparés, état 1). Une excroissance osseuse pathologique déforme cette région du côté droit du crâne. Vues occipitales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent les différents processus en question.

FIG. 55. Car. 46: Squamosal/occipital: processus posttympanicus and processus paraoccipitalis; A: Tapirus terrestris, subadult skull without number, MHNT Old Collectins, subadult skall whole influence, MHNT Old Collections (fused, state 0); B: Dicero-rhinus sumatrensis, adult skull MNHN AC A-7965 (separated, state 1). A pathologic process is defor-ming the concerned area on the right side of the skull. Occipital views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the concerned processes.

47 Squamosal : processus posttympanique = 0, bien développé ; 1, peu développé ; 2, gigantesque.

Ce caractère compte un état plésiomorphe (état 0) et deux états apomophes (états 1 et 2) : le processus posttympanique (Processus post-tympanicus) se réduit (1) ou se développe (2).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	1	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	2	?	?	0	2	?	?	2	?	?	0	0	0	0	0	1	1	?	0	0	0	0	1



FIG. 56. Car. 47 : Squamosal : processus posttympanique ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du Gers (bien développé, état 0). Vue latérale ; B : Trigonias osborni, crâne adulte AMNH 9847 (peu développé, état 1). Vue latérale ; C : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (gigantesque, état 2). Vue occipitale. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le processus posttympanique.

FIG. 56. Car. 47: Squamosal: processus posttympanicus; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du Gers (well developed, state 0). Lateral view; B: Trigonias osborni, adult skull AMNH 9847 (little developed, state 1). Lateral view; C: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (huge, state 2). Occipital view. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the processus posttympanicus.

48 Occipital : processus paroccipital = 0, bien développé ; 1, peu développé.

L'intérêt du processus paroccipital (Processus paraoccipitalis) apparaît dans Guérin (1980 : 37).

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. р	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. S	Rh. u	Br. b	Co. a	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	0	?	?	1	?	?	0	1	0	0	0	1	0	?	1	0	0	?	1

110



FIG. 57. Car. 48 : Occipital : processus paroccipital ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du Gers (bien développé, état 0). Vue latérale ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne adulte ZIN 10793, Sarepta (peu développé, état 1). Vue occipitale. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le processus paroccipital.

FIG. 57. Car. 48: Occipital: processus paraoccipitalis; A: "Aegyrcitherium" beonense, holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du Gers (well developed, state 0). Lateral view; B: Elasmotherium sibiricum, adult skull ZIN 10793, Sarepta (little developed, state 1). Occipital view. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the processus paraoccipitalis.

49 Occipital : foramen magnum = 0, circulaire ; 1, subtriangulaire.

Cette distinction morphologique, déjà explicitée par Chakraborty (1972) et Loose (1975), correspond approximativement au caractère 18 de Groves (1983 : 296, 302). Si cet auteur (ibid.) distingue trois morphes (ovale, triangulaire et piriforme), il ne considère pourtant que deux états de caractère : ovale (plésiomorphe) et « triangulaire ou piriforme » (apomorphe). L'information a également été traitée par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 45). Guérin (1980) estime que la morphologie du foramen est très variable, ce que je n'ai pas pu confirmer sur les spécimens étudiés.

f m d m d



FIG. 58. Car. 49 : Occipital : foramen magnum; A: Tapirus terrestris, crâne subadulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (circulaire, état 0); B : "Aeavrcitherium" beonense, crâne de mâle adulte MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du Gers (subtriangulaire, état 1). Vues ventro-occipitales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 58. Car. 49: Occipital: foramen magnum; A: Tapirus terrestris, subadult skull without number, MHNT Old Collections (circular, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, male adult skull MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du Gers (subtriangular, state 1). Ventro-occipital views. The scale bar répresents 10 cm.

50 Basioccipital : arête médiane sur le condyle occipital = 0, présente ; 1, absente.

Ta. t	11. 2	ny. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. 1	ЕІ. с	El. S	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	(0	0	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	0	?	?	0	0	?	?	0	?	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	?	_1_



FIG. 59. Car. 50 : Basioccipital : arête médiane sur le condyle occipital ; A : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du Gers (présente, état 0). Vue latéro-ventrale ; B : Plesiaceratherium mirallesi, fragment de basioccipital isolé (adulte) MHNT Béon 1994 E2 999, Montréal-du-Gers (absente, état 1). Vue ventro-occipitale. Le trait représente 10 cm.

FIG. 59. Car. 50: Basioccipital: median ridge on the condyle; A: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du Gers (present, state 0). Latero-ventral view; B: Plesiaceratherium mirallesi, fragment of isolated basioccipital (adult) MHNT Béon 1994 E2 999, Montréal-du-Gers (absent, state 1). Ventro-occipital view. The scale bar represents 10 cm.

51 Basioccipital : troncature médiale sur le condyle = 0, absente ; 1, présente.

Ce caractère, pour lequel les variations ontogénétiques entrent en jeu, est scindé en deux caractères binaires (celui-ci et le suivant, 52). Quand chez un taxon donné, une telle troncature est observée, que ce soit chez l'adulte ou le juvénile (ou les deux), l'état est 1.





FIG. 60. Car. 51 : Basioccipital : troncature médiale sur le condyle ; A : Plesiaceratherium mirallesi, fragment de basioccipital isolé (adulte) MHNT Béon 1994 E2 999, Montréal-du-Gers (absente, état 0). Vue ventro-occipitale ; B : "Aegyrcitherium" beonense, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du Gers (présente, état 1). Vue latéro-ventrale. Le trait représente 10 cm. La flèche indique la troncature.

FIG. 60. Car. 51: Basioccipital: medial truncation on the condyle; A: Plesiaceratherium mirallesi, fragment of isolated basioccipital (adult) MHNT Béon 1994 E2. 999, Montréal-du-Gers (absent, state 0). Ventro-occipital view; B: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du Gers (present, state 1). Latero-ventral view. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the truncation

52 Basioccipital : troncature médiale sur le condyle = 0, présente chez le juvénile seul ; 1, présente également chez l'adulte.

La polarité de ce caractère est à l'heure actuelle problématique : indéterminable grâce au critère extra-groupe à partir de mes seules observations, elle ne peut pas non plus être inférée par les observations sur les populations de référence.



NC. D	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. S	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	1	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0

Arbitrairement, l'état 0 correspond à la présence de la troncature chez le juvénile et à son absence chez l'adulte. Des taxons chez lesquels cette troncature est présente chez l'adulte, seul « Aegyrcitherium » beonense a pu être contrôlé à la fois aux stades juvénile et adulte : la troncature est présente dans les deux stades. Plesiaceratherium mirallesi ne présente une troncature qu'au stade juvénile ; les spécimens adultes en sont dépourvus.

Ta. t	Hy. e	Тг. о	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	L mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
_	-	-	?	1	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	-	1	?	?	1	?	?	-	-	?	-	1	?	?	?	?	0	_	?	_



FIG. 61. Car. 52 : Basioccipital : troncature médiale sur le condyle ; *Plesiaceratherium mirallesi*, Montréal-du-Gers (présente chez le juvénile seul, état 0) : A : fragment de basioccipital isolé (adulte) MHNT Béon 1994 E2 999. La troncature est ici absente ; B : basioccipital isolé (juvénile) MHNT Béon 1996 F1 2192. La troncature est présente à ce stade. Vues ventro-occipitales ; C : *"Aegyrcitherium" beonense*, crâne de femelle adulte MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du Gers (présente même chez l'adulte, état 1). Vue latéro-ventrale. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent la troncature médiale.

FIG. 61. Car. 52: Basioccipital: medial truncation on the condyle; Plesiaceratherium mirallesi, Montréal-du-Gers (only present in juveniles, state 0): A: fragment of isolated basioccipital (adult) MHNT Béon 1994 E2 999. The truncation is absent; B: isolated basioccipital (werkle) MHNT Béon 1994 E2 999. The truncation is present at this stage. Ventro-occipital views; C: "Aegyrcitherium" beonense, female adult skull MHNT Béon 1991 G4 64, Montréal-du Gers (present even in adults, state 1). Latero-ventral view. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the medial truncation.

CARACTÈRES MANDIBULAIRES

Les caractères concernant la mandibule sont énumérés du plus rostral vers le plus caudal.

53 Angle symphyse/corpus mandibulae = 0, fort ; 1, moyen ; 2, faible.

Ce caractère correspond à une partie de l'information exprimée par le caractère 18 de Cerdeño (1995 : 6) (« Mandibular ventral profile : straight (0), with upraised symphysis (1), clearly convex (2) »). Il me paraît préférable de traiter indépendamment l'orientation de la symphyse (ce présent caractère) et la forme du profil ventral du corpus mandibulae (caractère 59). Les codages ne sont d'ailleurs pas identiques selon les taxons, prouvant l'absence de corrélation entre les deux caractères.

Pour Groves (1983 : 303), l'orientation de la symphyse est en revanche à mettre en relation avec l'occlusion entre incisives supérieures et inférieures, traitée dans son caractère 24 (ibid. : 296). On pourrait penser l'orientation de la symphyse univoquement reliée à la présence/absence de denture antérieure. Il n'en est rien, puisque des trois espèces actuelles de rhinocéros asiatiques, toutes pourvues de fortes incisives inférieures (I_2) , seul R. sondaicus possède une symphyse assez relevée (R. unicornis et D. sumatrensis ont une symphyse presque horizontale, en plateau).

Ce trait est affecté par le dimorphisme sexuel dans le seul cas de Prosantorhinus douvillei de Montréal-du-Gers, l'angle est toujours plus faible chez les mâles (de l'ordre de 30° chez les 5 spécimens) que chez les femelles (proche de 40° sur les trois exemplaires), dont les incisives sont également beaucoup moins développées.

Ta. t	Hy. e	Тr. о	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Ήi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Diva	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	To f
0	0	2	0	1	?	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	?	?	?	?	?	0	0	1	2	2	2	2	2	1	1	1	?	1



FIG. 62. Car. 53 : Angle symphyse/corpus mandibulae ; A : Diceros bicornis, mandibule adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (fort, état 0) ; B : "Hispanotherium tungurense", mandibule holotype (juvénile) AMNH 26521, Platybelodon Quarry (moyen, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 11B) ; C : Rhinoceros sondaicus, mandibule adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (faible, état 2). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les traits suggèrent l'angle dièdre.

FIG. 62. Car. 53: Mandibular symphysis; A: Diceros bicornis, adult mandible without number, MHNT Old Collections (very upraised, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", holotype mandible (juvenile) AMNH 26521, Platybelodon Quarry (upraised, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 11B); C: Rhinoceros sondaicus, adult mandible without number, MHNT Old Collections (nearly horizontal, state 2). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The lines suggest the angle with the base of the corpus mandibulae.

54 Symphyse = 0, grêle ; 1, épaisse ; 2, très épaisse.

C'est le caractère 17 de Cerdeño (1995 : 6), à états multiples, déjà partiellement reconnu par Fortelius & Heissig (1989 : 230 : car. 2, dont l'état apomorphe est « long mandibular symphysis »). Là encore, on peut penser que la corpulence de la symphyse est liée de manière univoque à la présence/absence de denture antérieure, ce que semblent indiquer les formes actuelles. Prothero et al. (1986 : 350, nœud 50) considèrent simultanées la réduction du prémaxillaire et celle de la symphyse. Cela n'est pas toujours vrai, puisque certains taxons (Chilotherium, Aceratherium incisivum) possèdent de fortes I_2 tout en étant dépourvus de toute denture antérieure supérieure (voir car. 71 et 78 de la présente analyse). Cet état de faits est d'ailleurs signalé par Prothero et al. eux-mêmes (ibid. : 357) !

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	EL. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Diss	Rh. S	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	?	?	2	2	0	0	0	1	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	2	0	0	0	1	1	0	1



FIG. 63. Car. 54 : Symphyse ; A : Tapirus terrestris, mandibule subadulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (grêle, état 0) ; B : Teleoceras fossiger, mandibule AMNH 2612, Loup Fork (épaisse, état 1) ; C : Elasmotherium sibiricum, mandibule ZIN 10793, Sarepta (très épaisse, état 2), d'après Brandt (1878, Pl. V, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 63. Car. 54: Symphysis; A: Tapirus terrestris, subadult mandible without number, MHNT Old Collections (spindly, state 0); B: Teleoceras fossiger, mandible AMNH 2612, Loup Fork (massive, state 1); C: Elasmotherium sibiricum, mandible ZIN 10793, Sarepta (very massive, state 2), after Brandt (1878, Pl. V, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 10 cm.

55 Symphyse : bord postérieur = 0, devant P_2 ; 1, au niveau de P_2 - P_4 .

C'est le caractère 19 de Cerdeño (1995 : 6), légèrement modifié : les états du caractère original étaient « short (p1p2 level) (0), long (p3p4 level) (1) ». Il est impossible à orienter grâce aux quatre extra-groupes sélectionnés. Cependant, le bord postérieur est au niveau de P_1 chez Hyracotherium (Kitts 1956 : 17).

Ta. t	LT	ну. е	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Ca. o	Hi. l	El. c	El. S	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
1	(0	1	0	0	?	1	?	1	?	?	?	?	1	1	?	1	1	?	?	?	?	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1



FIG. 64. Car. 55 : Symphyse : bord postérieur ; A : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule adulte MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (devant P₂, état 0) ; B : Iranotherium morgani, mandibule adulte MNHN 1905-10, Maragha (au niveau de P₂-P₄, état 1). Vues dorsales. Le trait représente 10 cm. FIG. 64. Car. 55: Symphysis: posterior margin; A: "Aegyrcitherium" beonense, adult mandible MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (in front of P₂, state 0); B: Iranotherium morgani, adult mandible MNHN 1905-10, Maragha (at the level of P₂-P₄, state 1). Dorsal views. The scale bar represents 10 cm.

56 Foramen mentale = 0, devant P_2 ; 1, à l'aplomb de P_2 - P_4 .

Il y a parfois plusieurs foramens mentonniers. La taille et la position du (ou des) foramen(s) sont très variables chez les espèces actuelles de rhinocéros (Guérin 1980 : 51), même d'un côté à l'autre d'un même individu. Il est cependant possible de distinguer deux morphologies, correspondant chacune à un état. Le caractère est en revanche impossible à orienter à l'aide des seuls extra-groupes.

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	1	1	0	0	?	1	?	1	?	?	?	1	1	1	?	1	1	?	?	?	1	?	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0



FIG. 65. Car. 56 : Foramen mentale ; A : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule adulte MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (devant P₂, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, mandibule adulte ZIN 10793, Sarepta (à l'aplomb de P₂-P₄, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. V, fig. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent l'emplacement du foramen mentale.

FIG. 65. Car. 56: Foramen mentale; A: "Aegyrcitherium" beonense, adult mandible MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (in front of P₂, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, adult mandible ZIN 10793, Sarepta (at the level of P₂-P₄, state 1), after Brandt (1878, Pl. V, fig. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the foramen mentale.

57 Corpus mandibulae : sillon lingual = 0, présent ; 1, absent.

Ce sillon horizontal est peut-être homologue du Sulcus mylohyoideus, notamment présent chez l'homme. Il est présent à tous les stades ontogénétiques chez Plesiaceratherium mirallesi (Montréal-du-Gers).



FIG. 66. Car. 57 : Corpus mandibulae : sillon lingual ; A : Plesiaceratherium mirallesi, fragment de mandibule adulte MHNT Béon 1991 F2 909, Montréal-du-Gers (présent, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule adulte MHNT Béon E2 518, Montréal-du Gers (absent, état 1). Vues linguales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique le sillon lingual.

FIG. 66. Car. 57: Corpus mandibulae: sagittal lingual groove; A: Plesiaceratherium mirallesi, fragment of adult mandible MHNT Béon 1991 F2 909, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, adult mandible MHNT Béon E2 518, Montréal-du Gers (absent, state 1). Lingual views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the lingual groove.

Comme pour le caractère 51, les variations ontogénétiques entrant en jeu, l'information est répartie en deux caractères binaires (celui-ci et le suivant, 58). Quand chez un taxon donné, un tel sillon est observé, que ce soit chez l'adulte ou/et le juvénile, l'état est 0.

	-a	<u> </u>	<u> </u>	-0	-0	bo			d	0	~		10	ш	U	t	r	22	р,	s		fa	s	р	s	s	n	р	а	а	a	ш	Ч	ч	÷
Ta. 1	Hy.	Tr. (Ro. j	Ae.	Bg. 1	Bg.	Bl. t	Bl. (Bu.	Ca.	Hi.	臣	El.	Ηi.	Hi.	Ηi.	I. m	P. 7	Ke.	Рa.	Si.	Te.	С.	Di.	Di.	Rh.	Rh.	Βr.	Ő	Ð.	Me	Рl.	Ρr.	Pt.	Te
0	0	0	0	0	?	1	?	1	?	?	?	?	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	1	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	?	1

58 Corpus mandibulae : sillon lingual = 0, présent même chez l'adulte ; 1, présent chez le juvénile seul.

Ce sillon, quand il est présent chez les adultes, est toujours présent chez les juvéniles du même taxon (état 0). En revanche, chez certaines formes, il n'existe que chez les juvéniles et disparaît ensuite (état 1). Ce caractère ne peut être codé chez les taxons exempts de sillon.

Chez « Hispanotherium tungurense », ce sillon disparaît au cours du stade juvénile : il est très marqué sur le spécimen AMNH 129943, appartenant à un très jeune individu (D_4 à peine entrée en fonction, M_1 encore en éruption).

Fa. t	Hy. e	[r. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. l	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	1	1	?		?	-	?	?	?	?	?	1	1	1	-	?	?	?	?	?	-	-	-	1	1	-	-	0	-	0	-	?	-



FIG. 67. Car. 58 : Corpus mandibulae : sillon lingual ; Plesiaceratherium mirallesi, Montréal-du-Gers (présent même chez l'adulte, état 0) : A : fragment de mandibule juvénile MHNT Béon 1022 ; B : fragment de mandibule adulte MHNT Béon 1991 F2 909 ; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du Gers (présent chez le juvénile seul, état 1) : C : mandibule juvénile MHNT Béon F2 107 ; D : mandibule adulte MHNT Béon F2 830. Vues linguales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 67. Car. 58: Corpus mandibulae: sagittal lingual groove; Plesiaceratherium mirallesi, Montréal-du-Gers (present even in adults, state 0): A: fragment of juvenile mandible MHNT Béon 1022; B: fragment of adult mandible MHNT Béon 1991 F2 909; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du Gers (only present in juveniles, state 1): C: juvenile mandible MHNT Béon F2 107; D: adult mandible MHNT Béon F2 830. Lingual views. The scale bar represents 10 cm.

59 Corpus mandibulae : base = 0, rectiligne ; 1, convexe ; 2, très convexe.

C'est le caractère 20 de Groves (1983 : 296), repris par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 50), avec un deuxième état apomorphe ajouté. Ce caractère contient également une partie de l'information portée par le caractère 18 de Cerdeño (1995 : 6). Voir caractère 53 de la présente analyse.

ł	1 a. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. 1	ЕІ. с	El. S	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di.b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
	0	0	0	0	1	?	1	?	1	?	?	?	2	2	1	1	1	1	?	?	?	1	?	2	2	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1



FIG. 68. Car. 59 : Corpus mandibulae : base ; A : Ronzotherium filholi, mandibule droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (rectiligne, état 0), d'après Brunet (1979, Pl. X, fig. b) ; B : "Hispanotherium tungurense", mandibule holotype (juvénile) AMNH 26521, Platybelodori Quarry (convexe, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 11B) ; C : Elasmotherium sibiricum, mandibule adulte ZIN 10793, Sarepta (très convexe, état 1), inversée d'après Brandt (1878, Pl. V, fig. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 68. Car. 59: Corpus mandibulae: base; A: Ronzotherium filholi, right hemimandible LGP Vil. 1973-187, Villebramar (straight, state 0), after Brunet (1979, Pl. X, fig. b); B: "Hispanotherium tungurense", holotype mandible (juvenile) AMNH 26521, Platybelodon Quarry (convex, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 11B); C: Elasmotherium sibiricum, adult mandible ZIN 10793, Sarepta (very convex, state 1), reversed after Brandt (1878, Pl. V, fig. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

60 Ramus = 0, vertical ; 1, incliné vers l'avant ; 2, incliné vers l'arrière.

Ce caractère correspond exactement au caractère 21 de Groves (1983 : 296), dont l'état apomorphe apparaît également dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 350, nœud 50). Le caractère 20 de Cerdeño (1995 : 6) présente les mêmes états, mais intervertis : pour cet auteur, la branche inclinée vers l'avant (plésiomorphe), rejoint (état 1), puis dépasse (état 2) la verticale. Le référentiel est la surface occlusale, considérée comme horizontale.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. ť	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со. а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	1	0	0	0	?	0	?	0	?	?	?	2	2	0	?	0	?	?	?	?	?	?	2	2	0	1	1	0	2	0	0	?	?	0	1



FIG. 69. Car. 60 : Ramus ; A : Protaceratherium minutum, crâne et mandibule adultes, SMF numéro inconnu, Budenheim (vertical, état 0), d'après Roman (1924, fig. 1 : 1); B : *Rhinoceros sondaicus*, mandbule adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (incliné vers l'avant, état 1); C : *Elasmotherium sibiricum*, mandibule adulte ZIN 10793, Sarepta (incliné vers l'arrière, état 2), d'après Brandt (1878, PL. V, fig. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm.

FIG. 69. Car. 60: Ramus; A: Protaceratherium minutum, adult skull and mandible, SMF unknown number, Budenheim (vertical, state 0), after Roman (1924, fig. 1: 11); B: Rhinoceros sondaicus, adult mandible without number, MHNT Old Collections (inclined forward, state 1); C: Elasmotherium sibiricum, adult mandible ZIN 10793, Sarepta (inclined backward, state 2), after Brandt (1878, PL. V, fig. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

61 Ramus : apophyse coronoïde = 0, bien développée ; 1, peu développée sagittalement.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. <i>с</i>	EL. S	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Со: а	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te.f
0	0	0	1	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	?	?	?	?	?	0	0	1	1	1	0	0	0	0	?	?	0	0



FIG. 70. Car. 61 : Ramus : apophyse coronoïde ; A : "Hispanotherium tungurense", mandibule holotype (juvénile) AMNH 26521, Platybelodon Quarry (bien développée, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 11B) ; B : Rhinoceros sondaicus, mandibule adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (peu développée sagittalement, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent l'apophyse coronoïde.

FIG. 70. Car. 61: Ramus: processus coronoideus; A: "Hispanotherium tungurense", mandible holotype (juvenile) AMNH 26521, Platybelodon Quarry (well developed, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 11B); B: Rhinoceros sondaicus, adult mandible without number, MHNT Old Collections (little developed sagittally, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the processus coronoideus.

62 Foramen mandibulare = 0, au-dessous du collet ; 1, au-dessus du collet.

C'est le caractère 23 de Groves (1983 : 296), déjà signalé par Guérin (1980 : 51). Le référentiel est l'arcade dentaire : la ligne du collet sur la série jugale.





Brunet (1979, Pl. X, fig. b); B : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule MHNT Béon F2 830, Montréal-du-Gers (au-dessus du collet, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. Les flèches indiquent le foramen mandibulare.

FIG. 71. Car. 62: Foramen mandibulare; A: Ronzotherium filholi, right hemimandible LGP Vil. 1973-187, Villebramar (below the neck, state 0), after Brunet (1979, Pl. X, fig. b); B: "Aegyrcitherium" beonense, mandible MHNT Béon F2 830, Montréal-du-Gers (above the neck, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrows indicate the foramen mandibulare.

CARACTÈRES DENTAIRES

CARACTÈRES GÉNÉRAUX

63 Série prémolaire/molaire = 0, longue (I $_{P/M} > 50$); 1, courte (42 < I $_{P/M} \le 50$); 2, très courte (I $_{PM} \le 42$).

Ce caractère est globalement comparable au caractère 29 « premolars reduced in size and height compared with molars » de Fortelius & Heissig (1989 : 230). La réduction de la série prémolaire était déjà considérée comme apomorphe par Prothero et al. (1986 : 349, nœud 3).

J'ai utilisé le rapport des longueurs de P^{3-4} (x100) à celles de M^{1-3} pour les dents supérieures (I _{P/M} sup) et le rapport des longueurs de $P_{3,4}$ (x100) à celles de $M_{1,3}$ pour les dents inférieures (I _{P/M} inf). J'ai choisi d'ignorer P² et P₂, ces dents étant notamment inconnues chez Elasmotherium (contrôle du caractère alors impossible).

Le tableau ci-après (Tableau 4) reproduit les indices moyens I P/M sup et I P/M inf, taxon par taxon. Il a été possible de confronter les deux indices chez 24 taxons : I PM sup est en moyenne légèrement supérieur à I PM inf (50,2 au lieu de 48,9). Il lui est d'ailleurs supérieur dans 16 cas sur 24. Cependant, la différence ne semble pas significative.

De même, l'influence du dimorphisme sexuel a été contrôlée chez Menoceras arikarense : les séries dentaires de 2 crânes mâles et de 3 crânes femelles ont ainsi été mesurées et leurs indices comparés. La différence (respectivement 55,2 et 52,7) ne paraît pas être significative non plus. Cependant, l'échantillon n'est pas suffisant pour trancher.

Les états de ce caractère chez les taxons ont été préférentiellement établis d'après l'indice des dents supérieures (I PM sup), plus fréquemment contrôlable que l'indice des dents inférieures (28 taxons au lieu de 24).

Ke. b	Pa. s	Si. 1	Te. fa	Ce. s	Di. b	Di. s	Rh. s	Rh. u	Br. b	Co. a	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
?	?	?	?	1	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	?	0



FIG. 71. Car. 62 : Foramen mandibulare ; A : Ronzotherium filholi, mandibule droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (au-dessous du collet, état 0), d'après