

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	Hv. e	Tr. 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	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.

Ta. t	Hy. e	Ir. 0	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	1	?	0	?	?	?	?	?	?	0	1	?	1	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	1	0	0	0	?	0	?	0



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 indiguent 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).

l'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 PM 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 P/M sup est en moyenne légèrement supérieur à I P/M 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).



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

TABLEAU 4. Confrontation des indices moyens l PIM sup et l PIM inf pour chaque taxon de l'analyse et états du caractère 63. D'après les données de Borissiak (1914), Brandt (1878), Brunet (1979), Cerdeño (1989, 1993), Cerdeño & Iñigo (1997), Guérin (1980), Iñigo & Cerdeño (1997), Mecquenem (1908), Ringström (1924) et Roman (1924) et mes propres observations. * Chez Menoceras arikarense, les deux valeurs représentent respectivement l PM sup moyen chez les femelles (52,7) et chez les mâles (55,2)

TABLE 4. Confrontation of the average indexes "I _{PM} sup" and "I _{PM} inf" for each taxon included in the analysis and character states for the character 63. After Borissiak (1914), Brandt (1878), Brunet (1979), Cerdeño (1989, 1993), Cerdeño & Iñigo (1997), Guérin (1980), Iñigo & Cerdeño (1997), Mecquenem (1908), Ringström (1924) and my own observations. * In Menoceras arikarense, the values represent respectively the average "I _{PM} sup" in females (52,7) and in males (55,2).

	Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	ЕLС	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
I _{P/M} sup (moyen)	60	45	48	51	45,5	č	49	ż	44,7	47,2	ż	42,6	41	29	50,1	42,9	44	41	ż	ż	37,2	44	ż	53	26,7	55	59	57,6	52	43,8	56	52,7;55,2	53,7	54,4	62	48,5
I _{PrM} inf (moyen)	58	ż	48	48	47,2	ż	ç	~:	42,6	~-	~:	~:	37,2	31,5	48,6	45,6	43	42	ź	ż	č	ż	~:	52	53	51	52	55	53,7	48,4	53	50,3	57	52,1	57	47,1
État	0	1	1	0	1	?	1	?	1	1	?	1	2	2	1	1	1	2	?	?	2	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1



FIG. 72. Nomenclature utilisée pour les caractères dentaires. A et B : prémolaires supérieures gauches hypothétiques ; C : molaire supérieure gauche hypothétique ; D : molaire inférieure gauche hypothétique ; E : D₂ gauche hypothétique.

FIG. 72. Dental terminology. A and B: hypothetical left upper premolars; C: hypothetical left upper molar; D: hypothetical left lower molar; E: hypothetical left D₂.

64 Dents jugales : replis d'émail = 0, nuls ; 1, débutants ; 2, développés ; 3, exacerbés.

L'analyse cladistique de Cerdeño (1995 : 6, 11) comporte un caractère similaire, également ordonné (car. 39, « Enamel of cheek teeth : little folded (0), quite folded (1), very much folded (2) »). Il ne faut pas confondre les replis d'émail, concernés par ce caractère, et les plis secondaires (crochet, crista), examinés ailleurs dans la présente analyse.

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	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0





FIG. 73. Car. 63 : Série prémolaire/molaire ; A : Menoceras arikarense, série dentaire gauche P¹-M³ du crâne de mâle adulte AMNH 22458, Agate Springs (longue (I_{PM} > 50), état 0) ; B : Hispanotherium matritense, série dentaire droite (inversée) P³-M³ MIGM 5475, Quintanelas (courte (42 < $I_{PM} \le 50$), état 1) ; C: *Janotherium morgani*, série dentaire gauche P^3-M^3 du crâne MNHN 1905-10, Maragha (très courte ($I_{PM} \le 42$), état 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 73. Car. 63: Compared length of the premolars/molars rows; A: Menoceras arikarense, left series P^1 - M^3 from the male adult skull AMNH 22458, Agate Springs (long ($I_{PIM} > 50$), state 0); B: Hispanotherium matritense, reversed right series P^3 - M^3 MIGM 5475, Quintanelas (short ($42 < I_{PIM} \le 50$), state 1); C: Iranotherium morgani, left series P^3 - M^3 of the skull MNHN 1905-10, Maragha (very short ($I_{PIM} \le 42$), state 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

65 Dents jugales : cément = 0, absent ; 1, présent.

Le caractère 46 « Cement on cheek teeth : absent (0), moderate (1), abundant (2) » de Cerdeño (1995 : 6) a ici été scindé en deux caractères binaires, celui-ci et le suivant (66). Ces deux caractères décrivent respectivement la présence/absence de cément et la quantité présente.

Ta. t	Hy. 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	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	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0	0



FIG. 74. Car. 64 : Dents jugales : replis d'émail ; A : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (nuls, état 0) ; B : Iranotherium morgani, M² gauche du crâne MNHN 1905-10, Maragha (débutants, état 1), d'après Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3) ; C : Sinotherium lagrelii, M¹ gauche GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (développés, état 2), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 3) ; D : Elasmotherium sibiricum, M² gauche du crâne ZIN 10793, Sarepta (exacerbés, état 3), d'après Brandt (1878, Pl. 6, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 74. Car. 64: Cheekteeth: enamel foldings; A: "Aegyrcitherium" beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Iranotherium morgani, left M² of the skull MNHN 1905-10, Maragha (weak, state 1), after Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3); C. Sinotherium lagrelii, left M¹ GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (developed, state 2), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 3); D: Elasmotherium sibiricum, left M² from the skull ZIN 10793, Sarepta (intense, state 3), after Brandt (1878, Pl. 6, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

66 Dents jugales : cément = 0, quantité faible ou variable ; 1, abondant.

Le caractère 46 « Cement on cheek teeth : absent (0), moderate (1), abundant (2) » de Cerdeño (1995 : 6) a ici été scindé en deux caractères binaires : celui-ci et le précédent (65). Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les dents jugales sont dépourvues de cément (« - »).

0 4 9 9 9 1 0 A 0 - 0 8 i. m i. c i. t mr d. s. bu s s bu d 739 - - - 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 1 0 1 1 0 1 0 0 0 0 - 0 0 0



FIG. 75. Car. 65 : Dents jugales : cément ; A : Plesiaceratherium mirallesi, série dentaire droite P²-M³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (absent, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (présent, état 1). Le cément est figuré par un moucheté. Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 75. Car. 65: Cheekteeth: cement; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series P²-M³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (present, state 1). The cement is spotted when present. Occlusal views. The scale har represents 5 cm.

67 Dents jugales : aspect de l'émail = 0, ridulé sur toute sa surface ; 1, ridulé et arborescent au sommet ; 2, chagriné et arborescent.

L'état apomorphe de ce caractère additif est décrit par Prothero et al. (1986 : 30, nœud 46) sous la forme « corrugated enamel on molars ».

0 4 9 9 9 0 s c l o b ir v 3 Bg. Bl. Bu Ro. Ae. 日日田 0 0 0

FIG. 76. Car. 66 : Dents jugales : cément ; A : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (quantité faible ou variable, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, M² gauche du crâne ZIN 10793, Sarepta (abondant, état 1), d'après Brandt (1878. Pl. 6, fig. 2). Le cément est figuré par le moucheté. Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 76. Car. 66: Cheekteeth: cement; A: "Aegyrcitherium" beonense M² left MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (weak or variable state 0): B: Elasmotherium sibiricum, left M² from the skull ZIN 10793 Sarepta (abundant, state 1), after Brandt (1878, Pl. 6, fig. 2). The cement is spotted when present. Occlusal views. The scale bar repre sents 5 cm.

68 Dents jugales : couronne = 0, basse ; 1, haute.

L'intérêt phylogénétique de la hauteur des couronnes dentaires apparaissait déjà chez Prothero et al. (1986 : 349, nœuds 1, 2, 28).

Ce caractère est codé 1 chez tous les taxons dont les dents fraîches possèdent une couronne plus haute que longue. Les différentes étapes menant à l'hypsodontie achevée correspondent au caractère suivant (69).

FIG. 77. Car. 67 : Dents jugales : aspect de l'émail A : Plesiaceratherium mirallesi, M⁵ droite MHNT Béon 98 SN 52, Montréal-du-Gers (ridulé sur toute sa surface, état 0); B : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (ridulé et arborescent au sommet, état 1). Vues latérales. Le trait représente 5 cm

FIG. 77. Car. 67: Cheekteeth: shape of enamel; A: Plesiaceratherium mirallesi, right M² MHNT Béon 98 SN 52, Montréal-du-Gers (wrinkled, state 0); B: 'Aegyrcitherium'' beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (wrinkled and corru-gated, state 1). Lateral views. The scale bar represents 5 cm.



Les caractères 15 (« partial hypsodonty »), 18 (« subhypsodont teeth ») et 41 (« cheekteeth rootless, evergrowing, prismatic ») de Fortelius & Heissig (1989 : 230) correspondent respectivement aux états 1, 2 et 3 du présent caractère. Cerdeño (1995 : 6) a décrit un caractère similaire (car. 30), également ordonné.



69 Dents jugales : couronne = 0, haute ; 1, hypsodontie partielle ; 2, subhypsodontie ; 3, hypsodontie.

> Chez Elasmotherium caucasicum, bien que l'hypsodontie soit réalisée sur la denture définitive (dents jugales à croissance continue, sans racines), la seule D⁴ connue (Borissiak 1914), en cours de remplacement, possède encore une couronne haute et prismatique et deux racines labiales distinctes.

> Ce caractère ne peut pas être contrôlé chez les taxons pourvus d'une denture brachyodonte (couronnes basses et coniques).

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	0	0	0	_	0	0	3	3	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0		-	0	-	1	-	-	-	-	-	0



FIG. 78. Car. 68 : Dents jugales : couronne ; A : Trigonias osborni, crâne AMNH 12389, West Fork (basse, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a) ; B : Iranotherium morgani, crâne MNHN 1905-10, Maragha (haute, état 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. FIG. 78. Car. 68: Cheekteeth: crown; A: Trigonias osborni, skull AMNH 12389, West Fork (low, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B: Iranotherium morgani, skull MNHN 1905-10, Maragha (high, state 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm.

70 Racines des dents jugales = 0, séparées ; 1, reliées ; 2, coalescentes.

Ce caractère semble de prime abord lié au caractère précédent (car. 31). Néanmoins, des différences existent au sein des taxons brachvodontes ou partiellement hypsodontes dans la morphologie des racines et leurs relations. Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons où l'hypsodontie est complètement réalisée (racines absentes, codé « — »), ni sur les spécimens dont les dents sont toutes enchâssées dans le maxillaire ou le dentaire (codé « ? »).

Ta. t	Hy. e	<i>Tr.</i> 0	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	Hi. c^{\cdot}	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	2	?	2	?	?	1	1	?	-	-	2	2	2	2	?	?	2	2	?	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	0	1	1



FIG. 79. Car. 69 : Dents jugales : couronne ; A : "Aegyrcitherium" beonense, détail du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN6, Montréal-du-Gers (haute, état 0) ; B : Iranotherium morgani, crâne MNHN 1905-10, Maragha (hypsodontie partielle, état 1) ; C : Sinotherium lagrelii, série P³-M¹ gauche GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (subhypsodontie, état 2), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4) ; D : Elasmotherium sibiricum, P⁴ gauche du crâne ZIN 10793, Sarepta (hypsodontie, état 3), d'après Brandt (1878, Pl. 6, fig. 1). Vues latérales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 79. Car. 69: Cheekteeth: crown; A: "Aegyrcitherium" beonense, detail from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN6, Montréal-du-Gers (high, state 0); B: Iranotherium morgani, skull MNHN 1905-10, Maragha (partial hypsodonty, state 1); C: Sinotherium lagrelii, left series P³-M¹ GlUU unknown number, T'ai-chia-kou (subhypsodonty, state 2), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4); D: Elasmotherium sibiricum, left P⁴ from the skull ZIN 10793, Sarepta (hypsodonty, state 3), after Brandt (1878, Pl. 6, fig. 1). Lateral views. The scale bar represents 5 cm.

CARACTÈRES DE LA DENTURE ANTÉRIEURE

71 $I^1 = 0$, présente ; 1, absente.

Ce trait évolutif a été maintes fois utilisé à des fins systématiques. On peut notamment citer les travaux de Osborn (1898 ; 1900; 1904), Hooijer (1966), Hitchins (1978) et Guérin (1980). Il apparaît en tant que caractère cladistique dans les analyses de Groves (1983), Prothero et al. (1986), Fortelius & Heissig (1989) et Cerdeño (1995). On peut estimer que le caractère 25 « Upper incisors lost » de Groves (ibid. : 296) est strictement équivalent au présent caractère, quoique cet auteur n'ait considéré que des taxons dépourvus de I² et de I³.

Fortelius & Heissig (1989 : 230) associent les incisives supérieures et inférieures (car. 20 « incisors reduced » et car. 21 « incisors lost »). Enfin, Cerdeño (1995 : 6) mêle plusieurs informations (présence/absence et morphologie de I¹) dans le caractère 26 de-son analyse.

On peut estimer que la réduction du prémaxillaire décrite par Prothero et al. (1986 : 350, nœuds 37 et 50) est étroitement liée à l'absence d'incisives supérieures, et donc synonyme partiel de l'état apomorphe de ce présent caractère. Dans la même analyse (ibid. : 349-350), ces auteurs traitent simultanément le « reduced number of incisors », sans en détailler les modalités évolutives (nœuds 8, 12, 21), puis la perte de l¹ seule (nœud 37), et enfin, la perte simultanée des incisives supérieures et inférieures (nœud 50).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Ca. o	Hi. 1	ЕІ. с	EL. S	Hi. m	Ні. с	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	?	?	1	0	?	?	?	?	· ?	1	?	?	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

Phylogénie et évolution des Elasmotherina 127



FIG. 80. Car. 70 : Racines des dents jugales ; A : *Ronzotherium filholi*, P² droite, La Ventenayé (Tarn), Coll. Manavit sans numéro (séparées, état 0) ; B : *Bugtirhinus praecursor*, section du fragment de maxillaire holotype portant M¹⁻² droites, BMNH M15361, « *near Dera Bugti* » (reliées, état 1) ; C : "Aegyrcitherium" beonense, série composite P¹-M¹ gauche, MHNT, Montréal-du-Gers. Les racines sont inscrites dans un prisme droit (coalescentes, état 2). Vues apicales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 80. Car. 70: Cheekteeth, roots: A: Ronzotherium filholi, right P², the Ventenayé (Tarn), Coll. Manavit without number (distinct, state 0); B: Bugtirhinus praecursor, cross section of the holotype maxilla with right M¹⁻², BMNH M15361, "near Dera Bugti" (joined, state 1); C: "Aegyrcitherium" beonense, composite left series P¹-M¹, MHNT, Montréal-du-Gers. The roots are inscribed into a right prism (fused, state 2). Apical views. The scale bar represents 5 cm.

72 I^1 : section de la couronne = 0, en amande ; 1, ovale ; 2, demi-lune.

La diversité morphologique des I¹ est traitée dans le caractère 26 de Cerdeño (1995 : 6), qui revêt plusieurs informations (présence/absence et morphologie) (voir ci-dessus, car. 71). L'état apomorphe (« I¹ chisel-shaped ») de ce dernier est repris de Prothero *et al.* (1986 : 349, nœud 27). Le caractère est ici non additif ($0 \leftrightarrow 1$ et $0 \leftrightarrow 2$: 1 pas). La section de la couronne semble bien moins sensible au dimorphisme sexuel que les dimensions globales des I¹.

Le caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pourvus de cette dent.

fa s d Pi. Di. Pr. Pt. Te. Br. Br. 0 0 1 0 2 ? ? ? ? 2 1 ? ? - ? ? ? ? ? ? ? ? . ? ? - 1 1 1 0 - 1 2 1 0 1 0



FIG. 81. Car. 71 : 1¹ ; A : Trigonias osborni, crâne et mandibule AMNH 9847, Dakota du Sud (présente, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique

FIG. 81. Car. 71: 1¹; A: Trigonias osborni, skull and mandible AMNH 9847, South Dakota (present, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B: Elasmotherium sibiricum, skull ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates 1¹.

73 $I^2 = 0$, présente ; 1, absente.

Le caractère 24 de Cerdeño (1995 : 6) lui est strictement équivalent. La même information est traitée par Prothero et al. (1986 : 349, nœud 33).

0 4 9 9 4 0 Ro. BBL. Call 正正正正 Η̈́. 2

FIG. 82. Car. 72 : I¹ : section de la couronne ; A : Prosantorhinus douvillei, I¹ gauche (mâle) MHNT Béon 1996 F1 2129, Montréal-du-Gers (en amande, état (0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, l' droite (mâle) MHNT Béon SN 2627, Montréal-du-Gers (ovale, état 1) ; C : "Aegyrcitherium" beonense, l' gauche (mâle) MHNT Béon 1991 F3 779, Montréal-du-Gers (demi-lune, état 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 82. Car. 72: 1¹: cross section of the crown; A: Prosantorhinus douvillei, left 1¹ (male) MHNT Béon 1996 F1 2129, Montréal-du-Gers (almond, state 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, I¹ right (male) MHNT Béon SN 2627, Montréal-du-Gers (oval, state 1); C: "Aegyrcitherium" beonense, I¹ left (male) MHNT Béon 1991 F3 779, Montréal-du-Gers (halfmoon, state 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

74 $I^3 = 0$, présente ; 1, absente.

La présence/absence de l³ est utilisée dans l'analyse de Prothero *et al.* (1986 : 349, nœuds 21, 31). Le caractère 21 de Cerdeño (1995 : 6) concerne la présence/absence de I^3 -C. J'ai choisi de traiter indépendamment I^3 et C^{sup} : l'analyse de parcimonie permettra de vérifier a posteriori s'il existe une corrélation forte ou non. Pour éviter toute ambiguïté (incisives et canines supérieures sont parfois de morphologies proches), ce caractère n'a pas été contrôlé sur des dents isolées, mais sur le prémaxillaire lui-même (présence/absence de la dent ou de l'alvéole correspondante).





FIG. 83. Car. 73 : 1² ; A : Trigonias osborni, crâne et mandibule AMNH 9847, Dakota du Sud (présente, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne ZIN 10793; Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique lⁱ

FIG. 83. Car, 73; i²; A: Trigonias osborni, skull and mandible AMNH 9847, South Dakota (present, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B: Elasmotherium sibiricum, skull ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates i².



75 $C^{sup} = 0$, présente ; 1, absente.

Voir remarques au caractère précédent (car. 74). Là encore, ce caractère n'a pas été contrôlé sur des dents isolées, mais sur le maxillaire lui-même (présence/absence de la dent ou de l'alvéole correspondant). Sur les maxillaires du crâne AMNH 22458 (mâle), attribué à Menoceras arikarense, les alvéoles de C sont conservées. Parmi ceux auquels j'ai eu accès, c'est le seul crâne de ce taxon chez lequel la partie rostrale du maxillaire soit conservée.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. p	Са. о	Hi. l	Еl. 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	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1



FIG. 84. Car. 74 : I³ ; A : Trigonias osborni, crâne et mandibule AMNH 9847, Dakota du Sud (présente, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a) ; B : Elasmotherium sibiricum, crâne ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indiaue l³

FIG. 84. Car.¹ 74: ¹²; A: Trigonias osborni, skull and mandible AMNH 9847, South Dakota (present, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B: Elasmo-therium sibiricum, skull ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates ¹².

76 $I_1 = 0$, présente ; 1, absente.

C'est le caractère 27 de Groves (1983 : 296). Cerdeño (1995 : 6, car. 25) élargit l'état apomorphe à « absent or minimum development ». J'ai au contraire choisi de traiter indépendamment la présence/absence de I1 (ce caractère) et sa morphologie (car. 77). Par ailleurs, le caractère 21 de Fortelius & Heissig (1989 : 230) englobe à la fois incisives supérieures et inférieures (« incisors lost »). Il convient néanmoins de distinguer la présence/absence de celles-ci dans l'analyse, car elles ne sont pas liées de manière univoque : chez certains acérathères, l¹ est absente et I₂ présente (notamment chez *Chilotherium*) ; chez Menoceras arikarense I_1 est absente et I_2 présente.

Le spécimen BSP 1968 VI 39 de Sofça, attribué à « Begertherium » grimmi, et considéré par Heissig (1976 : 23) comme une « DI₁ ? », me paraît plutôt être une I₁, avec une couronne simple dépourvue d'émail. L'état est donc 0 chez ce taxon.

Ta. t	Hy. e	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	Ηi. 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	Co. a	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	0	0	?	0	?	0	?	?	?	1	1	0	0	0	1	?	?	?	?	?	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0



Elasmotherium sibiricum, crâne ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique

FIG. 85. Car. 75: Upper Canine; A: Trigonias osborni, skull and mandible AMNH 9847, South Dakota (present, state 0), after Scott (1941, Pl. 82, fig. 1a); B: Elasmotherium sibiricum, skull ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 1). Lateral views. The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates the upper Canine.

77 $I_1 = 0$, collet marqué ; 1, couronne réduite.

Ce caractère correspond partiellement au caractère 25 de Cerdeño (1995 : 6), dont l'état apomorphe est « absent or minimum development » (voir remarques ci-dessus, car. 76). Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dépourvus de I1. Il sera alors codé « - » dans la matrice et optimisé.

0 -1 4 80 20 20 TT. Ro. Ro. Ro. Hi. Hi. Hi. 0 0 0 ? 1 ? 1 ? 0 ? ? ? - - 0 ? 1 - ?



FIG. 86. Car. 76 : |1 ; A : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule juvénile avec |1 g et d et |2 en saillie MHNT Béon 1991 SN 87, Montréal-du-Gers (présente, état 0). Vue latérale ; B : Elasmotherium sibiricum, mandibule ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Les deux dépressions circulaires sur la symphyse sont des traces d'insertion musculaire et non les alvéoles des I₁. Vue occlusale. Le trait représente 5 cm

FIG. 86. Car. 76: I₁, A: "Aegyrcitherium" beonense, juvenile mandible with left and right I₁ and erupting right I₂ MHNT Béon 1991 SN 87, Montréal-du-Gers (present, state 0). Lateral view ; B: Elasmotherium sibiricum, mandible ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). The circular depressions on the symphysis correspond to muscular insertions rather than the alveoli of I_1 . Occlusal view. The scale bar represents 5 cm





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	0	-	0	-	0	1	1	1



78 $I_2 = 0$, présente ; 1, absente.

C'est le caractère 26 de Groves (1983 : 296), qui apparaît aussi dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349, nœud 21). Il correspond également à une partie de l'information contenue dans le caractère 21 (« incisors lost ») de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Enfin, Cerdeño (1995 : 6) associe présence/absence, morphologie et dimensions dans son caractère 27 « Lower i2, shape : incisorlike (0), small tusk (1), large tusk (2), absent (3) ». Une remarque peut être faite à propos des dimensions de I2 : celles-ci, sujettes à un très fort dimorphisme sexuel chez la plupart des taxons considérés, doivent être examinées avec circonspection, surtout lorsque l'échantillon disponible est réduit. Il est alors difficile, par exemple, de savoir si l'on a affaire à un mâle d'une espèce à petites I_2 ou à une femelle d'une espèce à grosses I_2 . Guérin (1980 : 54) précise qu'une « telle denture existe sous forme virtuelle chez D. [Diceros] bicornis qui possède à chaque demi-mâchoire un bourgeon affleurant la surface de l'os ». Ces bourgeons, peu fréquents, ne sont pas fonctionnels.

. m . c mr d. s. b s b d 0 --Pr. Pt. Me S Ä E.



FIG. 87. Car. 77 : I1 ; A : Tapirus terrestris, mandibule juvénile sans numéro MHNT Anciennes Collections (collet marqué, état 0). Vue occlusale ; B : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule juvénile avec l2 en saillie MHNT Béon 1991 SN 87, Montréal-du-Gers (couronne réduite, état 1). Vue latérale. Le trait représente 5 cm

FIG. 87. Car. 77: 1, A: Tapirus terrestris, juvenile mandible without number MHNT Old Collections (developed, with a pronounced neck, state 0). Occlusal view; B: "Aegyrcitherium" beonense, juvenile mandible with erupting I2 MHNT Béon 1991 SN 87, Montréal-du-Gers (reduced crown, state 1). Lateral view. The scale bar represents 5 cm.

79 $I_2 = 0$, incisiforme ; 1, en forme de défense.

Ce caractère, dont l'orientation a été déduite de la morphologie majoritaire (incisiforme) chez les périssodactyles non rhinocérotidés, correspond aux états 0 et 1-2 du caractère 27 de Cerdeño (1995 : 6). La morphologie « tusk-like » de l² était déjà considérée comme apomorphe par Prothero et al. (1986 : 349, nœud 27). Elle ne peut être contrôlée chez les taxons dépourvus de L.

Les I2 ont souvent été décrites, surtout dans la littérature ancienne, comme des défenses (par analogie avec les proboscidiens) ou même des canines (par analogie avec les tapirs).

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	1	1	1	1	~	?	1	1	1	?	-	-	1	1	-	-	?	?	?	?	?	-	-	1	1	1	1	-	1	1	1	1	1	1



FIG. 88. Car. 78 : I2; A : Rhinoceros sondaicus, mandibule adulte sans numéro, MHNT Anciennes Collections (présente, état 0); B : Elasmotherium sibiricum, mandibule ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 1). Vues latérales. Le trait représente 10 cm. La flèche indique 🛛 FIG. 88. Car. 78: I2: A: Rhinoceros sondaicus, adult mandible without number, MHNT Old Collections (present, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, mandible ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 1). Lateral views, The scale bar represents 10 cm. The arrow indicates la

80 $I_2 = 0$, parallèles ; 1, divergentes.

Pour Brunet (1979 : 29), l'orientation de ces incisives est sujette à un fort dimorphisme sexuel chez le rhinocérotidé Ronzotherium filholi et le paléothère Plagiolophus fraasi. Je n'ai pas observé de différence flagrante concernant ce trait, pour les espèces étudiées ici. En revanche, le dimorphisme semble s'exprimer plus distinctement sur les dimensions générales de la dent, la courbure (dans le plan sagittal) et la forme (plus ou moins conique) de la racine.

L'orientation des incisives peut être contrôlée sur la région symphysaire, même en l'absence des I₂, si un alvéole au moins est conservé. Elle ne peut pas être codée si le taxon est dépourvu de I₂ (« - »).

Ta. t	Hy. e	<i>Tr. o</i>	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	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	-	-	?	?	?	?	?	-	-	0	0	1	0	-	0	0	0	0	0	1



FIG. 89. Car. 79 : I₂ ; A : Tapirus terrestris, mandibule juvénile sans numéro MHNT Anciennes Collections (incisiforme, état 0) ; "Aegyrcitherium" beonense : B : I₂ de femelle MHNT Béon 98 F0 3011, Montréal-du-Gers (en forme de défense, état 1) ; C : I₂ de mâle MHNT Béon 89 F2 693, Montréal-du-Gers (en forme de défense, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent les I₂ incisiformes.

FIG. 89. Car. 79: 1₂; A: Tapirus terrestris, juvenile mandible without number MHNT Old Collections (incisor-like, state 0); "Aegyrcitherium" beonense: B: I₂ from a female MHNT Béon 98 F2 693, Montréal-du-Gers (tusk-like, state 1): C: I₂ from a male MHNT Béon 89 F2 693, Montréal-du-Gers (tusk-like, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate the incisor-like I₂.

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina



81 $I_3 = 0$, présente ; 1, absente.

C'est le caractère 22 de Cerdeño (1995 : 6), qui reprend l'information traitée par Prothero et al. (1986 : 349, nœuds 21, 28, 31). Voorhies & Thomasson (1979) signalent la présence de deux incisives de lait à l'avant de chaque incisive définitive, sur cinq mandibules juvéniles attribuées à Teleoceras et provenant de Poison Ivy Quarry (Nebraska). Ces auteurs en déduisent (ibid.) que la « lower tusk » est une I3. Cependant, comme l'ont souligné Prothero et al. (1986 : 347), une occlusion I¹-I₃ est hautement improbable.

L'incisive inférieure en forme de défense présente chez la plupart des rhinocérotidés est donc plutôt une I₂, opinion étayée par la présence de I3 et C à l'arrière des « lower tusks » du rhinocérotidé primitif Teletaceras radinskyi (Hanson 1989 : 382, text-fig. 20-1). En outre, la présence simultanée de I1, I2 et de DI a été observée chez Rhinoceros sondaicus (Blainville 1839-1864, Planche G. Rhinocéros (Système dentaire)).



FIG. 90. Car. 80 : 1/2 ; A : Prosantorhinus douvillei, région symphysaire de la mandibule (mâle) MHNT Béon 1993 SN 108, Montréal-du-Gers (parallèles, état 0). Vue ventrale ; B : Teleoceras fossiger, mandibule (mâle) AMNH 2612, Long Island Rhino Quarry (divergentes, état 1). Vue occlusale. Le trait épais représente 5 cm. Les traits fins indiquent l'orientation des l2.

FIG. 90. Car. 80: 12; A: Prosantorhinus douvillei, mandibular symphysis (male) MHNT Béon 1993 SN 108, Montréal-du-Gers (parallel, state 0). Ventral view ; B: Teleoceras fossiger, mandible (male) AMNH 2612, Long Island Rhino Quarry (divergent, state 1). Occlusal view. The scale bar represents 5 cm. Other lines indicate the orientation of the l2.

82 $C_{inf} = 0$, présente ; 1, absente.

C'est le caractère 23 de Cerdeño (1995 : 6). Les nœuds 20, 21, 25, 26, 28 de l'arbre tiré de l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349) mettent en jeu soit la présence/absence de C1, soit sa réduction. L'orientation est déduite de la présence de canines dans le schéma dentaire général des ongulés.

Ce présent caractère a le même comportement que le précédent (car. 81) chez les taxons étudiés dans l'analyse. Cela pourrait signifier une liaison univoque. Toutefois, le rhinocérotidé primitif Trigonias taylori est pourvu de I1-3 mais exempt de C_{inf} (Gregory & Cook 1928 ; Scott 1941). J'ai donc traité les deux caractères séparément.

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	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	1	1	1	1	1	ľ	1	1	1	1	1



FIG. 91. Car. 81 : 1₃; A : Tapirus terrestris, mandibule juvénile sans numéro MHNT Anciennes Collections (présente, état 0). L'incisive gauche a disparu et la droite a été brisée post-mortem ; B : Elasmotherium sibiricum, mandibule ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent la

FIG. 91. Car. 81: I₃; A: Tapirus terrestris, juvenile mandible without number MHNT Old Collections (present, state 0). The left incisor is lacking while the right one has been broken post-mortem; B: Elasmotherium sibiricum, mandible ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate Is.

CARACTÈRES DE LA DENTURE JUGALE SUPÉRIEURE

Pour les structures pouvant être communes aux prémolaires et aux molaires (crochet, antécrochet, crista, cingulums...), j'ai tout d'abord contrôlé les séries dentaires globales. Chaque caractère pour lequel le comportement variait chez un taxon donné de la série prémolaire à la série molaire, ou au sein-même de chacune des séries, a été scindé en conséquence. C'est pourquoi des caractères rassemblant les « prémolaires supérieures », « molaires supérieures », « P²⁻⁴ », « P³⁻⁴ » ou « M¹⁻² » sont utilisés ici. Cela signifie, pour les caractères concernés, que je n'ai pas perçu de différences entre ces dents, alors qu'il en existe entre celles-ci et les autres.

83 Prémolaires supérieures : cingulum labial = 0 toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent.

Ce caractère à états multiples a déjà été utilisé sous forme binaire par Prothero et al. (1986 : 349, nœuds 19, 23). Cerdeño (1995: 6, car. 41) traite cette information d'une manière différente : « Lingual [sic] cingula on upper premolars : strong (0), weak (1), absent (2) », l'état plésiomorphe étant pour cet auteur l'état 1 (cingulum faible).



mandibule ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent Cirt. FIG. 92. Car. 82: Lower canine; A: Tapirus terrestris, juvenile mandible without number MHNT Old Collections (present, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, mandible ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate the lower canines.









Ta. t	Ну. е	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. 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	2	?	2	1	2	0	2	3	3	3	2	1	3	3	0	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	3	3	2	3	3	3

84 P^{2-4} : crochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt présent ; 2, toujours présent.

C'est le caractère 28 de Groves (1983 : 296), également utilisé par Prothero *et al.* (1986 : 349, nœud 33). Cerdeño (1995 : 6) traite dans le seul caractère 38 (« *Secondary folds on upper premolars* ») la présence/absence et la morphologie du crochet, de la crista et de l'antécrochet (plis secondaires). La morphologie du crochet (simple ou digité) est ici discutée dans le caractère ci-dessous (car. 85).

7



FIG. 93. Car. 83 : Prémolaires supérieures : cingulum labial ; A : Bugtirhinus praecursor, P⁴ gauche MNHN Pak 753, Kumbi 4b (toujours présent, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, série P¹-M² gauche du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (toujours absent, état 3). Vues latérales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent le cingulum.

FIG. 93. Car. 83: Upper premolars: labial cingulum; A: Bugtirhinus praecursor, left P⁴ MNHN Pak 753, Kumbi 4b (always present, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, left series P¹-M² from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (always absent, state 3). Lateral views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate the cingulum.

85 P^{2-4} : crochet = 0, toujours simple ; 1, parfois digité ; 2, le plus souvent digité.

Ce caractère correspond aux états 1 et 2 du car. 38 de Cerdeño (1995 : 6), si l'on restreint ce dernier au crochet (voir remarque ci-dessus, car. 84 de la présente analyse). Cette caractéristique varie en fonction de l'usure : le crochet peut être bifide ou digité sur dents fraîches, simple sur dents usées et absent sur dents très usées. Il est donc préférable de vérifier sur des dents fraîches. En outre, ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons dont les prémolaires sont pourvues de crochet.

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
-	-	-	-	1	0	1	0	0	0	1	2	-	-	2	1	1	0	0	2	-	0	1	1	1	1	2	1	1	0	-	2	1	2	2	2



FIG. 94. Car. 84 : P²⁻⁴ : crochet ; A : *Trigonias wellsi* [hors analyse], série P¹-M³ gauche du crâne AMNH 13226 (toujours absent, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 99, fig. 2) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, série P¹⁻⁴ gauche du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6 (toujours présent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 94. Car. 84: P^{2-4} : crochet; A: Trigonias wellsi [not included], left series P^{1} - M^{3} from the skull AMNH 13226 (always absent, state 0), after Scott (1941, Pl. 99, fig. 2); B: "Aegyrcitherium" beonense, left series P^{1-4} from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6 (always present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

86 P^{2-4} : échancrure du métalophe = 0, absente ; 1, présente.

C'est le caractère 31 de Groves (1983 : 296), avec une polarité inversée. Guérin (1980) fut le premier à distinguer cette échancrure, chez *Dicerorhinus sumatrensis* : sur les dents peu usées, l'hypocône est isolé, le métalophe n'apparaissant qu'avec l'usure.

 0
 13. t

 13. t
 14. t

 14. t
 14. t

 15. t
 14. t

 16. t
 14. t

 17. t
 14. t

 18. t



FIG. 95. Car. 85 : P²⁻⁴ : crochet ; A : "Aegyrcitherium" beonense, série P¹⁻⁴ gauche du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6 (parfois digité, état 1) ; B : Menoceras arikarense, série dentaire gauche P¹-M³ du crâne de mâle adulte AMNH 22458, Agate Springs (le plus souvent digité, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 95. Car. 85: P²⁻⁴: crochet; A: "Aegyrcitherium" beonense, left series P¹⁻⁴ from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6 (genrally simple, state 1); B: Menoceras arikarense, left series P¹-M³ from the male adult skull AMNH 22458, Agate Springs (generally multiple, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

87 P^{2-4} : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent.

Ce caractère et le suivant (car. 88 de la présente analyse) correspondent au caractère 40 de Cerdeño (1995 : 6) (« *Lingual cingula on upper premolars* : strong (0), weak (1), absent (2) »), éclaté en deux caractères binaires (respectivement présence/absence et morphologie dudit cingulum). Pour cet auteur (*ibid.*), l'état plésiomorphe est un cingulum présent, mais faible.

	Τa. 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	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	1	3	2	0	3	3	0	3	3	3	2	1	2	3	3	0	3	3	3	2	0	1	1	3	0	2	0	0	0	0	0	2

Phylogénie et évolution des Elasmotherina 137

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	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	





FIG. 96. Car. 87 : P²⁻⁴ : cingulum lingual ; A : Plesiaceratherium mirallesi, série P²-M³ droite MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (toujours présent, état 0) ; B : Bugtirhinus praecursor, P⁴ gauche MNHN Pak 753, Kumbi 4b (toujours absent, état 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm FIG. 96. Car. 87: P²⁻⁴: lingual cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series P²-M³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (always present, state 0); B: Bugtirhinus praecursor, left P⁴ MNHN Pak 753, Kumbi 4b (always absent, state 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

88 P^{2-4} : cingulum lingual = 0, continu ; 1, réduit à un bouton.

Le cingulum lingual est réduit chez certains taxons à un bouton cingulaire au débouché de la vallée médiane. Ce caractère n'est pas contrôlable chez les taxons dont les prémolaires supérieures sont dépourvues de cingulum lingual (car. 87, état 3).



FIG. 97. Car. 88 : P²⁻⁴ : cingulum lingual ; A : Plesiaceratherium mirallesi, série P²-M³ droite MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (continu, état 0) ; "Aegyrcitherium" beonense : B : P⁴ droite MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (réduit à un bouton, état 1) ; C : P⁴ droite MB 89-978, Thenay (réduit (bouton), état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 97. Car. 88: P²⁻⁴: lingual cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series P²-M³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (continuous, state 0); "Aegyrcitherium" beonense: B: Right P⁴ MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (reduced, state 1); C: Right P⁴ MB 89-978, Thenay (reduced, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

89 P^{2-4} : postfossette = 0, étroite ; 1, large ; 2, muraille postérieure.

Le caractère 22 « postfossette of upper premolars deep but still semilunate » de Fortelius & Heissig (1989 : 230) équivaut à l'état 1 du présent caractère. L'état 2 (muraille postérieure) correspond à la réduction de la postfossette, très superficielle chez certains taxons, et qui disparaît dès un stade précoce d'usure.

Ta. 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	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	1	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0





FIG. 98. Car. 89 : P²⁻⁴ : postfossette ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, série P²⁻³ gauche MHNT Béon 93 E4 368, Montréal-du-Gers (étroite, état 0) ; B : *Caementodon oettingenae*, série P²⁻³ gauche BSP 1956 II 365, Kadirpur (large, état 1) ; C : *Elasmotherium sibiricum*, P⁴ gauche du crâne ZIN 10793, Sarepta (muraille postérieure, état 2), d'après Brandt (1878, Pl. 6, fig. 1A). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 98. Car. 89: P²⁻⁴: postfossette; A: Plesiaceratherium mirallesi, left series P²⁻³ MHNT Béon 93 E4 368, Montréal-du-Gers (narrow, state 0); B: Caementodon oettingenae, left series P²⁻³ BSP 1956 II 365, Kadirpur (wide, state 1); C: Elasmotherium sibiricum, left P⁴ from the skull ZIN 10793, Sarepta (posterior wall, state 2), after Brandt (1878, Pl. 6, fig. 1A). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

90 P^{2-3} : antécrochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent.

L'état plésiomorphe (absence d'antécrochet), déterminé grâce aux extra-groupes, correspond pour les prémolaires à l'état apomorphe du caractère 33 de Groves (1983 : 296) (« Antecrochet lost on cheekteeth »). Une partie de l'information, indistinctement contenue dans le caractère 38 (« Secondary folds on upper premolars ») de Cerdeño (1995 : 6), correspond au développement de l'antécrochet.

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. 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	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	?	0	?	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0

FIG. 99. Car. 90 : P^{2-3} antécrochet ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, série P^{2-3} gauche MHNT Béon 93 E4 368, Montréaldu-Gers (plutôt absent, état 1) ; B : Sinotherium lagrelii, P gauche GlUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (plutôt présent, état 2), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.



FIG. 99. Car. 90: P²⁻³ antecrochet; A: Plesiaceratherium miral-lesi, left series P²⁻³ MHNT Béon 93 E4 368, Montréal-du-Gers (generally absent, state 1); B: Sinotherium lagrelii, left P³ GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (generally present, state 2), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

91 P^1 (chez l'adulte) = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente.

La question de la nature de la première dent de la série jugale, tant supérieure qu'inférieure, a souvent été posée dans la littérature. Pour la série dentaire supérieure, il s'agit de savoir si l'on a affaire à une véritable P¹ ou à une D¹ persistante. Pour Brunet (1979 : 108), « ce que l'on appelle habituellement P¹ est en réalité une D¹ persistante », ce qui « semble être la règle chez les Rhinocerotidae ». En revanche, pour Guérin (1980 : 57), la D¹ peut « quelquefois être remplacée par une P¹ », comme le montrent les rangées dentaires gauche et droite d'un crâne juvénile de Rhinoceros unicornis présentant l'une l'alvéole de D^1 et l'autre une vraie P^1 (*ibid.*, Pl. 1).

Dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349), sont utilisés et la présence/absence de D¹ (nœuds 26, 31) et le remplacement de D^1 par P^1 (nœud 24).

La solution réside en somme dans l'observation de séries dentaires en place plutôt que celle des dents isolées. La comparaison des séries lactéales (stades juvéniles), définitives (stade adulte) et, plus encore, celle des séries composites

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina





> (stade subadulte) permet d'étayer une opinion : la première dent jugale supérieure des taxons étudiés dans cette analyse (lorsque la série compte sept dents) est effectivement une P^1 . Celle-ci peut être différenciée de la D^1 par ses proportions plus massives (surtout la largeur), mais aussi par sa structure (la cavité pulpaire est réduite, avec des racines massives). C'est d'ailleurs le cas chez Menoceras arikarense d'Agate Springs : toutes les séries lactéales possèdent une D^1 étroite ; toutes les séries adultes possèdent une dent plus large à l'avant de P² ; sur un crâne juvénile (AMNH sans numéro), avec les séries dentaires en cours de remplacement, les D¹ sont prêtes à tomber : leurs racines sont nécrosées (Pl. 1, fig. 2). Une microtomographie pourrait permettre de déterminer la présence/absence de P^1 dans le maxillaire.

Chez tous les taxons contrôlés ici, les juvéniles sont pourvus de D¹.





FIG. 100. Car. 91 : P¹ (chez l'adulte) ; A : "Aegyrcitherium" beonense, série prémolaire gauche du crâne holotype subadulte MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (toujours présente, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, série dentaire droite du crâne ZIN 10793, Sarepta (toujours absente, état 2), d'après Brandt (1878, Pl. 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 100. Car. 91: p¹ (in adults); A: "Aegyrcitherium" beonense, left premolar series from the holotype subadult skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (always present, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, right series from the skull ZIN 10793, Sarepta (always absent, state 2), after Brandt (1878, Pl. 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

92 P^1 : cingulum antérolingual = 0, présent ; 1, absent.

Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dépourvus de P¹.

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. 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	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	-



FIG. 101. Car. 92 : P1 : cingulum antérolingual ; A : "Tesselodon" fangxianense, série prémolaire gauche holotype subadulte IVPP V5151, Erlanggang (présent, état 0), d'après Yan (1979, fig. 1) ; B : *Rhinoceros sondaicus*, P gauche du crâne adulte sans numéro MHNT Anciennes Collections (absent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 101. Car. 92: P¹: antero-lingual cingulum; A: "Tes-selodon" fangxianense, left premolar series IVPP V5151, Erlanggang (present, state 0), after Yan (1979, fig. 1); B. Rhinoceros sondaicus, left P^I from the adult skull without number MHNT Old Collections (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

93 $P^2 = 0$, présente ; 1, absente.

La présence de P², lorsque la dent n'est pas consérvée, peut être attestée par les traces de son contact à l'avant de P³. En outre, les P² peuvent être perdues chez les individus âgés ; il arrive même que le maxillaire ne présente plus aucun vestige des alvéoles correspondantes, comme par exemple sur le crâne AMNH 8385 de Teleoceras fossiger; les P³ portent cependant encore les traces du contact avec P^2 .





FIG. 102. Car. 93 : P² ; A : Sinotherium lagrelii, fragment de crâne portant la série gauche P²⁻³, D⁴ et M¹⁻² GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (présente, état 0), d'après Ringström (1924 : 124, text-fig. 76). Vue latérale ; B : Elasmotherium sibíricum, séries dentaires du crâne ZIN 10793, Sarepta (absente, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 3). Vue ventrale. Le trait représente 5 cm

FIG. 102. Car. 93: P²; A: Sinotherium lagrelii, skull fragment with left series P²⁻³, D⁴ and M¹⁻² GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (present, state 0), after Ringström (1924: 124, text-fig. 76). Lateral view; B: Elasmotherium sibiricum, series of the skull ZIN 10793, Sarepta (absent, state 1), after Brandt (1878, P. 3). Ventral view. The scale bar represents 5 cm.

94 P^2 : protocône et hypocône = 0, fusion ; 1, pont lingual ; 2, séparation ; 3, muraille linguale.

Si l'on excepte le fait qu'ils sont ici non-additifs, ce caractère et le caractère 102 (pour P³⁻⁴) correspondent aux stades successifs de molarisation des prémolaires définis par Brunet (1979) et Heissig (1989 : 400), utilisés également par Fortelius & Heissig (1989: 230, car. 5 et 40). Le caractère 30 « Median valleys formed on premolars » de Groves (1983: 296) peut aussi être assimilé aux états 1 et 2. Dans l'analyse de Cerdeño (1995 : 6), les relations protocône-hypocône sur les prémolaires sont, comme ici, traitées dans deux caractères : l'un (car. 34) pour P^2 et l'autre (car. 35) pour P^{3-4} . Le pont lingual définissant l'état 1 est une structure qui ne joint pas les cônes linguaux jusqu'à leur sommet et qui n'entre en occlusion qu'avec l'usure (Fig. 103B).

Prothero et al. (1986 : 349, nœud 31) considèrent comme apomorphe la molarisation de P², tout comme les prémolaires « fully bilophodont » (ibid., nœud 35). Le tableau ci-dessous (Tableau 5) établit les correspondances entre les différents caractères concernant les relations protocône-hypocône et décrits dans la littérature.

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	Co. a	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
2	0	2	1	3	3	3	3	3	3	3	3	-	-	3	3	3	?	?	?	?	3	3	3	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	2	1

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 141

NC. U	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	0	0	0	0	0

> TABLEAU 5. Correspondance entre les caractères 94 et 102 (relations protocône-hypocône sur les prémolaires) de la présente analyse et les caractères similaires issus de la littérature.

> TABLE 5. Correspondence between the characters 94 and 102 (protocone-hypocone relations on the upper premolars) in the present volume and similar characters in the literature.

Cette analyse	Heissig (1969), Brunet (1979)	Groves (1983)	Heissig (1989), Fortelius & Heissig (1989)	Cerdeño (1995)
car. 94 et 102	-	car. 30	car. 5 et car. 40	car. 34 (P^2) et car. 35 (P^{34})
0 fusion	-	-	-	0 Hypocone united to the protocone, not to the metaloph
l pont lingual	semi-molariforme	1 Median valleys formed on premolars	semimolariform, paramolariform	1 Hypocone united to the metaloph and with a "bridge" to the protocone (partim)
2 séparation	molariforme	0 Wide entrances to the median valley	molariform	2 hypocone and protocone separated (molarized premolars)
3 muraille linguale	prémolariforme, submolariforme	-	premolariform	1 Hypocone united to the metaloph and with a "bridge" to the protocone (partim)



FIG. 103. Car. 94 : P² : protocône et hypocône ; A : *Teletaceras radinskyi* [hors analyse], série P²⁻⁴ UOMNH 21125, Hancock Quarry (fusion, état 0), d'après Hanson (1989 : 386, text-fig. 20-4) ; B : *Plesiaceratherium mirallesi*, série P²⁻³ gauche MHNT Béon 93 E4 368, Montréal-du-Gers (pont lingual, état 1). Le pont lingual, déjà présent sur P², va bientôt apparaître avec l'usure sur P³ ; C : *Prosantorhinus douvillei*, P² gauche MHNT Béon 1993 SN 33, Montréal-du-Gers (séparation, état 2) ; D : *Bugtirhinus praecursor*, P² gauche MNNN Pak 750, Kumbi 4b (muraille linguale, état 3). Vues occlusales. Le trait représente

FIG. 103. Car. 94: P²: protocone and hypocone; A: Teletaceras radinskyi [not included], series P²⁻⁴ UOMNH 21125, Hancock Quarry (fused, state 0), after Hanson (1989: 386, text-fig. 20-4); B: Plesiaceratherium mirallesi, left series P²⁻³ MHNT Béon 93 E4 368, Montréal-du-Gers (lingual bridge, state 1). The lingual bridge, already worn on P², would have soon appeared with wear on P³; C: Prosantorhinus douvillei, left P² MHNT Béon 1993 SN 33, Montréal-du-Gers (separated, state 2); D: Bugtirhinus praecursor, left P² MNHN Pak 750, Kumbi 4b (lingual wall, state 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

95 P^2 : métalophe = 0, vers l'arrière et l'intérieur ; 1, transversal ; 2, vers l'avant et l'intérieur.

Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pourvus de P² et d'un métalophe sur celle-ci.

Ta. t	Hy. 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	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	1	1	1	2	1	1	1	-	-	1	1	1	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1





FIG. 104. Car. 95 : P² : métalophe ; A : Sinotherium lagrelii, P² gauche GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (vers l'arrière et l'intérieur, état 0), d'après Ringström (1924, Pl. 12, Fig. 4); B : "Aegyrcitherium" beonense, série P¹⁻⁴ gauche du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6 (transversal, état 1); C : Beliajevina caucasica, série P¹⁻³ gauche PIN numéro inconnu, Belometschetskaya (vers l'avant et l'intérieur, état 2), d'après Borissiak (1938 : 10, text-fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 104. Car. 95: P²: metaloph; A: Sinotherium lagrelii, left P² GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (hypocone posterior to metacone, state 0), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4); B: "Aegyrcitherium" beonense, left series P¹⁻⁴ from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6 (transverse, state 1); C: Beliajevina caucasica, left series P¹⁻³ PIN unknown number, Belometschetskaya (hypocone anterior to metacone, state 2), after Borissiak (1938: 10, text-fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

96 P^2 : sillon lingual = 0, présent ; 1, absent.

Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pourvus de P² et d'une muraille linguale sur celle-ci (voir car. 94, ci-contre). Il ne peut être orienté à l'aide du seul critère extra-groupe (aucun d'eux n'est contrôlable). L'état général est codé 0 (ici la présence) et l'état particulier 1 (ici l'absence).





FIG. 105. Car. 96 : P² : sillon lingual ; A : "Tesselodon" fangxianense, série P¹⁻⁴ gauche holotype IVPP V5151, Erlanggang (présent, état 0), d'après Yan (1979, fig. 1) ; B : Sinotherium lagrelii, P² gauche, GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (absent, état 1), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 105. Car. 96: P²: lingual groove; A: 'Tesselodon'' fangxianense, left series P¹⁻⁴ holotype IVPP V5151, Erlanggang (present, state 0), after Yan (1979, fig. 1); B: Sinotherium lagrelii, left P², GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (absent, state 1), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

97 P^2 : protocône = 0, aussi ou plus puissant que l'hypocône ; 1, moins puissant.

Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pourvus de P² et dont protocône et hypocône sont distincts (états 1, 2 ou 3 du car. 94).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Ca. o	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
1	-	0	0	0	?	1	0	1	0	0	1	÷	-	1	1	1	?	?	?	?	0	1	1	1	1	1	1.	0	0	0	0	0	1	0	1



FIG. 106. Car. 97 : P² : protocône ; A : Caementodon oettingenae, P² gauche BSP 1956 II 165, Kadirpur (aussi ou plus puissant que l'hypocône, état 0) ; B : *"Hispanotherium tungurense"*, P² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (moins puissant que l'hypocône, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 106. Car. 97: P²: protocone/hypocone; A: Caementodon oettingenae, left P² BSP 1956 II 165, Kadirpur (equal or stronger, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", left P² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (weaker, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 12). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

98 P^2 : protolophe = 0, présent ; 1, absent.

L'état 0 correspond à l'existence d'un protolophe, même interrompu (voir car. 99) ; l'état 1 correspond à l'absence totale de protolophe (pas de prolongement labial au protocône). Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pourvus de P². Ce contrôle est par ailleurs beaucoup plus fiable lorsque l'on dispose de dents fraîches, peu usées.

Ta. t	Ľ., "	пу. е	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. р	Са. о	Hi. l	ЕІ. <i>с</i>	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		1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	-	-	0	0	0	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



FIG. 107. Car. 98 : P2 : protolophe ; A : "Hispanotherium tungurense", P² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (présent, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12). Le protolophe est interrompu, mais présent ; B : "Aegyrcitherium" beonense, série gauche P¹⁻⁴ du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (absent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 107. Car. 98: P2: protoloph; A: "Hispanotherium tungurense", left P² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (present, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 12). The protoloph is interrupted, but present; B: "Aegyrcitherium" beonense, left series P¹⁻⁴ from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

99 P^2 : protolophe = 0, jonction avec l'ectolophe ; 1, interrompu.

L'état 0 équivaut aux stades prémolariforme, paramolariforme et molariforme de Heissig (1969 : 15 ; 1989 : 400) ; l'état 0 correspond au stade submolariforme (muraille linguale, mais protolophe interrompu) du même auteur (ibid.).

Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pourvus de P² munies d'un protolophe (voir car. 93). Ce contrôle est par ailleurs beaucoup plus fiable lorsque l'on dispose de dents fraîches, peu usées.

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	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
1	-	0	0	-	0	0	0	0	0	0		-	-	0	0	1	?	?	?	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

FIG. 108. Car. 99: P²: protolophe; A: Caementodon oettingenae, P² gauche BSP 1956 II 165, Kadirpur (jonction avec l'ectolo-phe, état 0); B: "Tesselodon" fangxianense, série holotype P¹⁻⁴ gauche IVPP V5151, Erlanggang (interrompu, état 1), d'après Yan (1979, fig. 1). Vues occlusales. Le trait repré-cento sente 5 cm.



FIG. 108. Car. 99: P²: protoloph; A: Caemen-todon oettingenae, left P² BSP 1956 II 165, Kadirpur (joined with the ectoloph, state 0); Kadirpur (joined with the ectoloph, state 0); B: 'Tesselodon'' fangsianense, left holotype series P¹⁻⁴ IVPP V5151, Erlanggang (inter-rupted, state 1), after Yan (1979, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents E con 5 cm.

100 P^{3-4} : médifossette = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente.

La présence d'une médifossette est due à la jonction du crochet et de la crista. L'absence/présence de médifossette, déjà mentionnée par Guérin (1980) chez les rhinocéros actuels, équivaut au caractère 29 « Medifossettes developed on premolars » de Groves (1983 : 296).

mit c m mit c m 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0

FIG. 109. Car. 100 : P³⁻⁴ : médifossette ; ''Begertherium'' borissiaki, série P¹-M³ gauche du crâne holotype PIN 2737-1, Beger-Nur (plutôt absente, état 1), d'après Beliajeva (1971 : 83, text-fig. 4). La médifossette est absente sur P¹⁻² et P⁴ et présente sur P3. Vue occlusale. Le trait représente 5 cm.

FIG. 109. Car. 100: P3-4: medifossette; "Begertherium" borissiaki, left series P¹-M³ from the holotype skull PIN 2737-1, Beger-Nur (generally absent, state 1), after Beliajeva (1971: 83, text-fig. 4). The medifossette is absent on P¹⁻² and P⁴ but present on P³. Occlusal view. The scale bar represents 5 cm.



101 P^{3-4} : constriction du protocône = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente.

Le caractère 36 de Cerdeño (1995 : 6) concerne à la fois présence/absence et ampleur de la constriction du protocône sur les prémolaires supérieures.





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	2	2	1	1	0	0	3	0	2	2	0	1	0

NC. 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
3	3	3	2	1	1	1	1	2	0	0	0	3	0	0	0	1





FIG. 110. Car. 101 : P³⁻⁴ : constriction du protocône ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, P⁴ droite MHNT Béon 98 SN 152, Montréal-du-Gers (toujours absente, état 0) ; B : *Kenyatherium bishopi*, P³ gauche holotype KNM NAK'69-136, Nakali (toujours présente, état 3), d'après Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG, 110. Car. 101: P³⁻⁴: protocone constriction; A: Plesiaceratherium mirallesi, right P⁴ MHNT Béon 98 SN 152, Montréaldu-Gers (always absent, state 0); B: Kenyatherium bishopi, holotype left P³ KNM NAK'69-136, Nakali (always present, state 3), after Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

102 P^{3-4} : protocône et hypocône = 0, fusion ; 1, pont lingual ; 2, séparation ; 3, muraille linguale.

Les modalités du codage de ce caractère non-additif sont explicitées et illustrées plus haut, dans le caractère 94. Les extra-groupes ne sont d'aucune utilité pour l'orientation de ce caractère. Chez *Sinotherium lagrelii*, deux P³ possèdent une muraille linguale, une autre P³ et la P⁴ de la même série sont molariformes (trois individus, deux avec muraille linguale) : j'ai codé l'état 3 pour ce taxon.

Les différents états sont illustrés dans la description du caractère 94, qui en est l'équivalent pour P^2 (Fig. 103).

Ta. t	H., ,	пу. е	Tr. 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
2	(0	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	1

103 P^{3-4} : métalophe = 0, transversal; 1, dirigé vers l'arrière et l'intérieur; 2, dirigé vers l'avant et l'intérieur.

C'est le caractère 27 de Fortelius & Heissig (1989 : 230), auquel j'ai ajouté l'état 2. Ce caractère, dont l'état plésiomorphe est l'état 0 (métalophe transversal), possède deux états apomorphes (1 et 2) : le métalophe pivote vers l'arrière (état 1) ou vers l'avant (état 2).

Ta. 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. 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	2	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1



FIG. 111. Car. 103 : P³⁻⁴ : métalophe ; A : *Kenyatherium bishopi*, P³ gauche holotype KNM NAK'69-136, Nakali (transversal, état 0), d'après Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 3) ; B : "*Tesselodon" fangxianense*, série holotype P¹⁻⁴ gauche IVPP V5151, Erlanggang (vers l'arrière et l'intérieur, état 1), d'après Yan (1979, fig. 1) ; C : "*Begertherium" borissiaki*, série P¹-P⁴ gauche du crâne holotype PIN 2737-1, Beger-Nur (vers l'avant et l'intérieur, état 2), d'après Beliajeva (1971 : 83, text-fig. 4). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 111. Car. 103: P³⁻⁴: metaloph; A: Kenyatherium bishopi, holotype left P³ KNM NAK'69-136, Nakali (transverse, state 0), after Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 3); B: 'Tesselodon'' fangxianense, holotype left series P^{1,4} IVPP V5151, Erlanggang (hypocone posterior to metacone, state 1), after Yan (1979, fig. 1); C: 'Begertherium'' borissiaki, left series P^{1,P⁴} from the holotype skull PIN 2737-1, Beger-Nur (hypocone anterior to metacone, state 2), after Beliajeva (1971: 83, text-fig. 4). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

104 P^3 : protolophe = 0, jonction avec l'ectolophe ; 1, interrompu.

Ce caractère est le pendant pour les P^3 du caractère 98 de la présente analyse. Le contrôle du caractère est meilleur lorsque l'on dispose de dents fraîches.





FIG. 112. Car. 104 : P³ : protolophe ; A : "Hispanotherium tungurense", série P²⁻⁴ gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (jonction avec l'ectolophe, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, série gauche P¹⁻⁴ du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (interrompu, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 112. Car. 104: P³ : protoloph; A : "Hispanotherium tungurense", left series P²⁻⁴ AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (joined with the ectoloph, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 12); B : "Aegyrcitherium" beonense, left series P¹⁻⁴ from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (interrupted, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

105 P^3 : crista = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente.

Ce caractère à états multiples correspond partiellement au caractère 38 « *Secondary folds on upper premolars* » de l'analyse de Cerdeño (1995 : 6), qui englobe indistinctement crochet, antécrochet et crista. Chez *Ronzotherium filholi*, la crista, limitée au sommet de la couronne, disparaît dès un stade précoce d'usure. Guérin (1980 : 58) estime que « la crista est une formation relativement labile ».

1



FIG. 113. Car. 105 : P³ : crista ; A : "Aegyrcitherium" beonense, série P¹⁻⁴ gauche du crâne holotype MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (toujours absente, état 0) ; B : "Tesselodon" fangxianense, série holotype P¹⁻⁴ gauche IVPP V5151, Erlanggang (toujours présente, état 3), d'après Yan (1979, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 113. Car. 105: P³: crista; A: "Aegyrcitherium" beonense, left series P¹⁻⁴ from the holotype skull MHNT Béon 1989 SN 6, Montréal-du-Gers (always absent, state 0); B: "Tesselodon" fangxianense, holotype left series P¹⁻⁴ IVPP V5151, Erlanggang (always present, state 3), after Yan (1979, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

Î				,		•										
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
I	Q															A LEAN
-												В				

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	3	2	1	1	1	2	0	3	0	3	1	0	2	0	

106 P^3 : pseudométalophe = 0, toujours absent ; 1, parfois présent.

La crête oblique observée sur deux des quatre P³ de Sinotherium lagrelii (Ringström 1924 : 130, text-figs 77-80), qui relie l'hypocône à la crista – et non au métacône, comme sur le métalophe sensu stricto – et tient lieu de lophe postérieur (Fig. 114), n'a jusqu'à présent pas reçu de dénomination précise. Je propose de l'appeler « pseudométalophe ». On retrouve une telle structure sur la P³ IVPP V962 d' « Elasmotherium peii Chow 1958 » (Chow 1958, Pl. 2, fig. C). Cette espèce est tombée depuis en synonymie avec *E. caucasicum* (c'est d'ailleurs la seule P³ qui présente un pseudométalophe, sur les quatre attribuées à ce taxon).

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. 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	0	0	0	0	0	?	0	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0



FIG. 114. Car. 106 : P³ : pseudométalophe ; *Sinotherium lagrelii* (parfois présent, état 1) : A : P³ gauche, GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (absent), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). On remarquera la longueur de la crista ; B : P³ gauche, GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (présent), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 1). Le métacône est isolé. Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 114. Car. 106: P³; pseudometaloph; Sinotherium lagrelii (sometimes present, state 1): A: Left P³, GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (absent), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). The length of the crista is remarkable; B: Left P², GIUU unknown number, Tai-chia-kou (present), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 1). The metacone is isolated. Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

107 P^4 : antécrochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent.

Ce caractère revêt une partie de l'information contenue dans le caractère 33 « Antecrochet lost on cheekteeth » de Groves (1983 : 296). L'orientation en est néanmoins inversée, puisque l'absence d'antécrochet correspond ici à l'état plésiomorphe du caractère selon le critère extra-groupe.

Les différents états sont illustrés dans la description du caractère 90, qui en est l'équivalent pour P^{2-3} (Fig. 99).

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	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	2	0	0	0	?	0	3	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	3	2	3

108 P^4 : hypocône et métacône = 0, liés ; 1, séparés.

Ce caractère pourrait également être exprimé sous la forme « métalophe de P^4 : 0 continu, 1 discontinu ». L'état 0 correspond aux stades sub-, para-, semimolariforme et molariforme, et l'état 1 au stade prémolariforme des prémolaires décrits par Heissig (1969 : 15 ; 1989 : 400, fig. 21.1). Il ne peut pas être orienté de façon non ambiguë à l'aide des seuls extra-groupes. L'intérêt de ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 63).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. [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	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

FIG. 115. Car. 108 : P4 : hypocône et métacône ; A : "Aegyrcitherium" beonense, P⁴ droite MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (liés, état 0) ; B : "Hispanotherium tungurense", série P²⁻⁴ gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (séparés, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 115. Car. 108: P4: hypocone and metacone; A: "Aegyrcitherium" beonense, right P⁴ MHNT Béon 1998 E3 3060, Montréal-du-Gers (joined, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", left series P²⁻⁴ AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (separated, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 12). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

109 Molaires supérieures : cingulum labial = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent.

Les modalités de codage de ce caractère sont explicitées plus haut, dans le caractère 83 (Prémolaires supérieures : cingulum labial).

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	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. 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	2	0	1	1	?	1	1	3	0	0	2	3	3	1	1	2	3	1	?	3	3	3	3	3	3	3	3	1	3	0	0	2	3	2	3



FIG. 116. Car. 109 : Molaires supérieures : cingulum labial ; A : Plesiaceratherium mirallesi, série M¹⁻³ droite MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (plutôt absent, état 2). Il est ici présent ; B : "Tesselodon" fangxianense, M² gauche holotype IVPP V5151, Erlanggang (toujours absent , état 3), d'après Yan (1979, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 116. Car. 109: Upper molars: labial cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series M¹⁻³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (generally absent, state 2). In this case, it is present; B: "Tesselodon" fangxianense, left M² holotype IVPP V5151, Erlanggang (always absent, state 3), after Yan (1979, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

110 Molaires supérieures : antécrochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent.

La présence/absence d'antécrochet sur les molaires a déjà été discutée par Guérin (1980) et Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 28, 45). Le caractère 33 de Groves (1983 : 296) traite la même information, cependant élargie aux prémolaires et avec une polarité inversée.

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. р	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	Co. a	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	1	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	1	1	0	0	0	2	1	3	3	2	2	2	3







FIG. 117. Car. 110 : Molaires supérieures : antécrochet ; A : Rhinoceros sondaicus, série molaire droite du crâne MHNT sans numéro Anciennes Collections (toujours absent, état 0); B : Elasmotherium caucasicum, série droite P4-M3 PIN 31 (toujours présent, état 3), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 117. Car. 110: Upper molars: antecrochet; A: Rhinoceros sondaicus, right molar series from the skull MHNT without number Old Collections (always absent, state 0); B: Elasmotherium caucasicum, right series P4-M3 PIN 31 (always present, state 3), after Borissiak (1914, PI. 1, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

111 Molaires supérieures : crochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent.

Prothero et al. (1986 : 349, nœud 33) utilisent dans leur analyse la présence/absence de crochet, sans préciser sur quelles dents, avant de restreindre le caractère aux molaires (ibid. : 350, nœud 47). Ce caractère doit être préférentiellement contrôlé sur des dents fraîches ou peu usées, car le crochet disparaît parfois à des stades d'usure plus avancés.

rad markers starts star 0 0 4 9 9 0 1 0 Ні. Н. *п* Г. *n* Р. *r* Ра. Si. l Pr. Pt. Bg. Bl. Ca 田田田田





FIG. 118. Car. 111 : Molaires supérieures : crochet ; A : Trigonias wellsi [hors analyse], série M¹⁻³ gauche du crâne AMNH 13226 (toujours absent, état 0), d'après Scott (1941, Pl. 99, fig. 2) ; B : Elasmotherium caucasicum, série droite P⁴-M³ PIN 31 (toujours absent, état 0), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2) ; C : Caementodon oettingenae, série holotype M¹⁻² droite BSP 1956 II 364, Kadirpur (toujours présent, état 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 118. Car. 111: Upper molars: crochet; A: Trigonias wellsi [not included], left series M¹⁻³ from the skull AMNH 13226 (always absent, state 0), after Scott (1941, PI, 99, fig. 2); B: Elasmotherium caucasicum, right series P²-M³ PIN 31 (always absent, state 0), after Borissiak (1914, PI, 1, fig. 2); C: Caementodon oettingenae, holotype right series M¹⁻² BSP 1956 II 364, Kadirpur (always present, state 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

112 Molaires supérieures : crista = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente.

L'état 3 de ce caractère correspond approximativement au caractère 38 « upper molars with strong crista » de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Pour Prothero et al. (1986 : 349, nœud 27), l'absence de la crista sur M¹⁻² est une perte, apomorphe. Le renflement lingual matérialisant le paracône sur l'ectolophe est parfois confondu par les auteurs avec une crista sensu

stricto. C'est notamment le cas chez « Beliajevina » caucasica, dont les molaires sont dépourvues de crista, contrairement à ce que décrit Borissiak (1938 : 15), et chez Tapirus terrestris, pour lequel le relief déformant le versant lingual de l'ectolophe est le pilier correspondant au paracône.

Ta. t	11	Hy. e	Tr. 0	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. 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
0	(0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	3	3	1	1	1	2	2	0	2	3	0	2	1	1	0	2	0	3	0	2	0	0	0	0



FIG. 119. Car. 112 : Molaires supérieures : crista ; A : Caementodon oettingenae, série holotype M¹⁻² droite BSP 1956 II 364, Kadirpur (toujours absente, état 0) ; B : Elasmotherium caucasicum, série droite P⁴-M³ PIN 31 (toujours présente, état 3), d'après Borissiak (1914, PI. 1, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 119. Car. 112: Upper molars: crista; A: Caementodon oettingenae, holotype right series M¹⁻² BSP 1956 II 364, Kadirpur (always absent, state 0); B: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³ PIN 31 (always present, state 3), after Borissiak (1914, PI. 1, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

113 Molaires supérieures : médifossette = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente.

L'intérêt de ce caractère à états multiples a été discuté par Guérin (1980) et Prothero et al. (1986 : 350, nœud 47). Les différents états sont illustrés dans la description du caractère 100, qui en est l'équivalent pour P³⁻⁴ (Fig. 109).

Ta. 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	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	0	2	1	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0

114 Molaires supérieures : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent.

Ce caractère à états multiples correspond approximativement à celui de Prothero et al. (1986 : 349, nœud 33). Cerdeño (1995 : 6) a restreint le caractère 40 de son analyse cladistique au cingulum lingual des prémolaires supérieures.

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. 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
0	0	0	0	2	3	3	3	3	1	2	3	3	3	2	2	3	3	3	0	3	3	3	2	0	2	2	3	0	2	0	0	1	2	0	3



FIG. 120. Car. 114 : Molaires supérieures : cingulum lingual ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, série M¹⁻³ droite MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (plutôt présent, état 1). Il est ici présent ; B : *Iranotherium morgani*, série M¹⁻³ gauche du crâne MNHN 1905-10, Maragha (toujours absent, état 3), d'après Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3). Vues occlusales. Le trait représent 5 cm.

FIG. 120. Car. 114: Upper molars: lingual cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series M¹⁻³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (generally present, state 1). In this case, it is present; B: Iranotherium morgani, left series M¹⁻³ from the skull MNHN 1905-10, Maragha (always absent, state 3), after Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

115 M^{1-2} : étranglement du protocône = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent.

C'est le caractère 7 de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Cerdeño (1995 : 6, car. 37) traite la même information, en y mêlant l'accentuation de l'étranglement. Contrairement à ces auteurs, j'ai choisi de restreindre ce caractère et le suivant (car. 116) aux deux premières molaires, le comportement de la M³, différent chez certains taxons, nécessitant un traitement indépendant (quoique similaire).



FIG. 121. Car. 115 : M¹⁻² : étranglement du protocône ; A : *Rhinoceros sondaicus*, série molaire droite du crâne sans numéro MHNT Anciennes Collections (toujours absent, état 0) ; B : *Elasmotherium caucasicum*, série droite P⁴-M³ PIN 31 (toujours présent, état 3), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 121. Car. 115: M¹⁻²: protocone constriction; A: Rhinoceros sondaicus, right molar series from the skull without number MHNT Old Collections (always absent, state 0); B: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³ PIN 31 (always present, state 3), after Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

116 M^{1-2} : étranglement du protocône = 0, faible ; 1, puissant.

Les états de ce caractère correspondent aux états 1 « slightly constricted » et 2 « very constricted » du caractère 37 de Cerdeño (1995 : 6). Il ne peut être contrôlé chez les taxons dont les M^{1-2} ont un protocône dépourvu d'étranglement. Voir remarques au caractère 115.

Ta. t	Hy. e	Тг. о	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	Ме. а	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
-	-	-	-	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0	1





FIG. 122. Car. 116 : M¹⁻² : étranglement du protocône ; A : Kenyatherium bishopi, M¹ gauche KNM NAK'69-26, Nakali (faible, état 0), d'après Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 4) ; B : Elasmotherium caucasicum, série droite P⁴-M³ PIN 31 (puissant, état 1), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 122. Car. 116: M¹⁻²: protocone constriction; A: Kenyatherium bishopi, left M¹ KNM NAK'69-26, Nakali (weak, state 0), after Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 4); B: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³ PIN 31 (strong, state 1), after Borissiak (1914, PI. 1, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

117 M^{1-2} : pli du paracône = 0, présent ; 1 absent

L'intérêt de ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 62).

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
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0



FIG. 123. Car. 117 : M¹⁻² : pli du paracône ; A : "Hispanotherium tungurense", série M¹⁻² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (présent, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12) ; B : Elasmotherium caucasicum, série droite P⁴-M³ PlN 31 (absent, état 1), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 123. Car. 117: M¹⁻²: paracone fold; A: "Hispanotherium tungurense", left series M¹⁻² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (present, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 12); B: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³ PIN 31 (absent, state 1), after Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

118 M^{1-2} : pli du paracône = 0, puissant ; 1, faible.

Ce caractère, discuté par Guérin (1980 : 65), ne peut être contrôlé chez les taxons dont les M^{1-2} sont dépourvues d'un pli du paracône.

Ta. t	Ну. е	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. 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	1	1	0	0	1	1	0	· _	-	0	0	0	1	1	?	1	1	1	-	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	0	-

Phylogénie et évolution des Elasmotherina 153





FIG. 124. Car. 118 : M¹⁻² : pli du paracône ; A : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (puissant, état 0) ; B : "Hispanotherium tungurense", série M¹⁻² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (faible, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 124. Car. 118: M¹⁻²: paracone fold; A: "Aegyrcitherium" beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (strong, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", left series M¹⁻² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (weak, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 12). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

119 M^{1-2} : pli du métacône = 0, présent ; 1, absent.

C'est l'équivalent, restreint aux M¹⁻² et de polarité inversée, du caractère 32 de Groves (1983 : 296). La présence/absence du pli du métacône est utilisée dans l'analyse de Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 28, 45). Cerdeño (1995 : 6, car. 33) a décrit un caractère similaire, limité aux prémolaires.

atton sono a contra a a contra a transmissione a transmis a s 1 F A A A Car Balling Bage - Car Hy ů Di. Me Ъľ.



FIG. 125. Car. 119 : M¹⁻² : pli du métacône ; A : "Hispanotherium tungurense", série M¹⁻² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (présent, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12) ; B : Parelasmotherium schansiense, série P⁴-M³ gauche du crâne holotype IVPP V5163, Zhongning (absent, état 1), d'après Chen (1977, Text-fig.). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 125. Car. 119: M¹⁻²: metacone fold; A: "Hispanotherium tungurense", left series M¹⁻² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (present, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 12); B: Parelasmotherium schansiense, left series P¹-M² from the holotype skull IVPP V5163, Zhongning (absent, state 1), after Chen (1977, Text-fig.). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

120 M^{1-2} : métastyle = 0, court ; 1, allongé.

L'état apomorphe correspond au caractère 6 de Fortelius & Heissig (1989 : 230).

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Са. о	Hi. l	Еl. 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	Co. a	Di. a	Me. a	Pl. m	Pr. d	Pt. m	Te. f
0	0	0	1	1	1	1	1	1	?	1	1	1	0	1	1	1	1	?	1	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1

FIG. 126. Car. 120 : M¹⁻² : métastyle ; A : Parelasmotherium schansiense, série P⁴-M³ gauche du crâne holotype IVPP V5163, Zhongning (court, état 0), d'après Chen (1977, Text-fig.) ; B : « Hispanotherium tungurense", série M¹⁻² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (allongé, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 126. Car. 120: M¹⁻²: metastyle; A: Parelasmotherium schansiense, left series P⁴-M³ from the holotype skull IVPP V5163, Zhongning (short, state 0), after Chen (1977, Text-fig.); B: ''Hispanotherium tungurense'', left series M¹⁻² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (long, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 12). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

121 M^{1-2} : métalophe = 0, long ; 1, court.

L'état apomorphe (métalophe court) correspond au caractère 11 de Fortelius & Heissig (1989 : 230), ici limité aux M¹⁻². Prothero et al. (1986 : 349, nœud 3) traitent approximativement la même information.

Ta. 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	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	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	?	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1



FIG. 127. Car. 121 : M¹⁻² : métalophe ; A : *Elasmotherium caucasicum*, série droite P⁴-M³ PIN 31 (long, état 0), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2) ; B : *Caementodon oettingenae*, série holotype M¹⁻² droite BSP 1956 II 364, Kadirpur (court, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 127. Car. 121: M¹⁻²: metaloph; A: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³ PIN 31 (long, state 0), after Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2); B: Caementodon oettingenae, holotype right series M¹⁻² BSP 1956 II 364, Kadirpur (short, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

122 M^{1-2} : profil postérieur de l'ectolophe = 0, rectiligne ; 1, concave.

Il peut être interprété comme l'équivalent du caractère 33 « deep groove between metacone and metastyle of upper molars » de Fortelius & Heissig (1989 : 230).

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	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 155





FIG. 128. Car. 122 : M¹⁻² : profil postérieur de l'ectolophe ; A : Iranotherium morgani, série gauche M¹⁻³ MNHN 1905-10 (rectiligne, état 0), d'après Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3); B : Caementodon oettingenae, série holotype M¹⁻² droite BSP 1956 II 364, Kadirpur (concave, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 128. Car. 122: M¹⁻²: posterior part of the ectoloph; A: Iranotherium morgani, left series M¹⁻³ MNHN 1905-10 (straight, state 0), after Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3); B: Caementodon oettingenae, holotype right series M¹⁻² BSP 1956 II 364, Kadirpur (concave, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

123 M^{1-2} : cristella = 0, absente ; 1, plutôt présente ; 2, toujours présente.

Le terme de cristella est dû à Ringström (1924 : 131, 139). Cet auteur (ibid. : 139, text-fig. 85-89) fut également le premier à constater la présence d'une telle structure homologue (à l'avant de la crista) chez plusieurs taxons (Sinotherium lagrelii, Elasmotherium caucasicum et Iranotherium morgani).





FIG. 129. Car. 123 : M¹⁻² : cristella ; A : Procoelodonta mongoliense, série P⁴-M² droite du crâne holotype AMNH 19185 (toujours absente, état 0), d'après Oborn (1924, text-fig. 2) ; B : Sinotherium lagrelii, série gauche P²⁻³; D⁴ et M¹⁻² GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (plutôt présente, état 1), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 129: Car. 123: M¹⁻²: cristella; A: Procoelodonta mongoliense, right series P⁴-M² from the holotype skull AMNH 19185 (always absent, state 0), after Osborn (1924, text-fig. 2); B: Sinotherium lagrelii, left series P²⁻³, D⁴ and M¹⁻² GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (generally present, state 1), after Ringström (1924, Pl. 12, Fig. 4). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

124 M^{1-2} : cingulum postérieur = 0, continu ; 1, bas et réduit.

Ce caractère ne revêt pas la même information que le caractère 127 (présence/absence de la postfossette sur M¹). En effet, une postfossette peut être présente, même dans le cas où le cingulum postérieur est bas ou absent : en ce cas, la postfossette est présente et ouverte vers l'arrière. Il ne peut en revanche être codé chez les taxons dépourvus de postfossette à la fois sur M^1 et M^2 (voir car. 127), à l'instar d'Elasmotherium sibiricum.

Hr. o Ro. f Ae. b Bg. b Bg. b Bl. t H. l H. l H. l H. l H. c H. l S H. f H. c 5 61 0 0 0 0 1 ? 0 0 1 0 1 ? 0 - 1 1 1 0 0



FIG. 130. Car. 124 : M¹⁻² : cingulum postérieur ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, série M¹⁻³ droite MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (continu, état 0) ; B : "*Aegyrcitherium*" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (bas et réduit, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG, 130. Car. 124: M¹⁻²: posterior cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series M¹⁻³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (continuous, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (low and reduced, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

125 M^1 : métalophe = 0, continu ; 1, hypocône individualisé.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro.f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. p	Са. о	Hi. l	ЕІ. с	El. S	Hi. m	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	1. 1.
0	0	0	0	1	1	1	1	0	?	0	1	1	1	1	1	1	1	1	. (



FIG. 131. Car. 125 : M¹ : métalophe ; A : "Beliajevina" caucasica, série M¹⁻² gauche PIN numéro inconnu, Belometschetskaya (continu, état 0), d'après Borissiak (1938 : 10, text-fig. 2 ; B : Procoelodonta mongoliense, série P⁴-M² droite du crâne holotype AMNH 19185 (hypocône individualisé, état 1), d'après Osborn (1924, text-fig. 2). Vues occlusales.

FIG. 131. Car. 125: M^1 : metaloph; A: "Beliajevina" caucasica, left series M^{1-2} PIN unknown number, Belometschetskaïa (continuous, state 0), after Borissiak (1938: 10, text-fig. 2; B: Procoelodonta mongoliense, right series P^4 - M^2 from the holotype skull AMNH 19185 (hypocone isolated, state 1), after Osborn (1924, text-fig. 2). Occlusal views.

126 M^1 : antécrochet-hypocône = 0, toujours séparés ; 1, parfois reliés ; 2, toujours reliés.

L'état apomorphe, jugé à partir des extra-groupes T. osborni et R. filholi, correspond à l'existence d'une muraille linguale joignant l'antécrochet au métalophe, lingualement au crochet, et qui obture la vallée médiane. Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les M¹ sont dépourvues d'antécrochet.

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. 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	0	2	2	2	0	2	0	?	1	0	~	-	-	0	1	0	0	0	0	0	1

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 157

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	0	0	0	1	0	0	0	0





FIG. 132. Car. 126 : M¹ : antécrochet et hypocône ; A : "Beliajevina" caucasica, série M¹⁻² gauche PIN numéro inconnu, Belometschetskaya (toujours séparés, état 0), d'après Borissiak (1938 : 10, text-fig. 2 ; B : Procoelodonta mongoliense, série P⁴-M² droite du crâne holotype AMNH 19185 (toujours reliés, état 2), d'après Osborn (1924, text-fig. 2). Vues occlusales.

FIG. 132. Car. 126: M¹: antecrochet and hypocone; A: "Beliajevina" caucasica, left series M¹⁻² PIN unknown number, Belometschetskaïa (always separated, state 0), after Borissiak (1938: 10, text-fig. 2; B: Procoelodonta mongoliense, right series P⁴-M² from the holotype skull AMNH 19185 (always joined, state 2), after Osborn (1924, text-fig. 2). Occlusal views.

127 M^1 : postfossette = 0, présente ; 1, souvent absente.

L'état apomorphe correspond à l'existence d'une véritable muraille postérieure. Celle-ci résulte de la position très postérieure du métalophe dès un stade précoce d'usure. Il est évidemment déconseillé de contrôler ce caractère sur des dents très usées.

FIG. 133. Car. 127 : M¹ : postfossette ; A : Kenyatherium bishopi, M¹ gauche KNM NAK'69-26, Nakali (présente, état 0), d'après Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 4) ; B : Elasmotherium caucasicum, série droite P⁴-M³ PIN 31 (souvent absente, état 1), d'après Borissiak (1914, PI. 1, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 133. Car. 127: M¹: postfossette; A: Kenyatherium bishopi, left M¹ KNM NAK'69-26, Nakali (present, state 0), after Aguirre & Guérin (1974, text-fig. 4); B: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³ PIN 31 (generally absent, state 1), after Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

 $128 M^2$: sillon à la base du protocône, côté lingual = 0, toujours absent ; 1, parfois présent ; 2, toujours présent.

Il est impossible de savoir si l'un des multiples replis d'émail présents sur le protocône des M^2 d'*Elasmotherium* (*E. caucasicum* et *E. sibiricum*) est l'homologue du sillon en question.

Ta. t	Hy. e	Тг. 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	Ηi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	<i>Ке. b</i>	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	0	?	0	0	2	0	-	-	1	0	0	2	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1





FIG. 134. Car. 128 : M² : sillon à la base du protocône, côté lingual ; A : *Bugtirhinus praecursor*, M² droite MNHN Pak 1655, Kumbi 4f (toujours absent, état 0) ; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers : B : M² gauche MHNT Béon SN 2615 (toujours présent, état 2) ; C : M² gauche MHNT Béon 89 89 F2 778 (toujours présent, état 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 134. Car. 128: M²: protocone, lingual groove; A: Bugtirhinus praecursor, right M² MNHN Pak 1655, Kumbi 4f (always absent, state 0); "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers: B: Left M² MHNT Béon SN 2615 (always present, state 2); C: Left M² MHNT Béon 89 89 F2 778 (always present, state 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

129 M^2 : métalophe = 0, continu ; 1, hypocône individualisé.

Un sillon, parfois profond, isole l'hypocône sur les dents usées jusqu'à la base du métalophe (état apomorphe). Ce caractère est le pendant pour M^2 du caractère 125 de la présente analyse.



FIG. 135. Car. 129 : M² : métalophe ; A : "*Tesselodon*" fangxianense, M² gauche holotype IVPP V5151, Erlanggang (continu, état 0), d'après Yan (1979, fig. 1) ; B : *Iranotherium morgani*, série gauche M¹⁻³ MNHN 1905-10 (hypocône individualisé, état 1), d'après Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 135. Car. 129: M²: metaloph; A: "Tesselodon" fangxianense, left M² holotype IVPP V5151, Erlanggang (continuous, state 0), after Yan (1979, fig. 1); B: Iranotherium morgani, left series M¹⁻³ MNHN 1905-10 (hypocone isolated, state 1), after Mecquenem (1908, Pl. 8, fig. 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

130 M^2 : mésostyle = 0, absent ; 1, présent.

Ce pilier occupe une position intermédiaire entre le pli du paracône et le pli du métacône sur l'ectolophe. L'intérêt de ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 62).

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. 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	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	?	0	0	?	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1

INC. 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
?	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1





FIG. 136. Car. 130 : M² : mésostyle ; A : Parelasmotherium schansiense, série P⁴-M³ gauche du crâne holotype IVPP V5163, Zhongning (absent, état 0), d'après Chen (1977, Text-fig.); B : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (présent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 136. Car. 130: M²: mesostyle; A: Parelasmotherium schansiense, left series P⁴-M³ from the holotype skull IVPP V5163, Zhongning (absent, state 0), after Chen (1977, Text-fig.); B: "Aegyrcitherium" beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

131 M^2 : mésostyle = 0, faible ; 1, puissant.

Ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 62). Il ne peut pas être contrôlé chez des taxons dépourvus de mésostyle sur les molaires supérieures.

Ta. t	11	ну. е +	1 <i>r.</i> 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. 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
-		<u> </u>	-	_	0	?	0	0	0	0	-	1	-	_	0	0	1	0	1	?	-	_	?	0	-	0	-	-	_	0	_	0	-	0	_	0



FIG. 137. Car. 131 : M² : mésostyle ; A : "Aegyrcitherium" beonense, M² gauche MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (faible, 0) ; B : "Hispanotherium tungurense", série M¹⁻² gauche ÁMNH 26530, Wolf Camp Quarry (puissant, état 1), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12). Vues occlusales. Le trait représente

FIG. 137. Car. 131: M²: mesostyle; A: "Aegyrcitherium" beonense, left M² MHNT Béon SN 2615, Montréal-du-Gers (weak, 0); B: "Hispanotherium tungurense", left series M1-2 AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (strong, state 1), after Cerdeño (1996, text-fig. 12). Occlusal views. The scale bar represents -5 cm

132 M^2 antécrochet et hypocône = 0, séparés ; 1, reliés.

Ce caractère peut également être exprimé sous la forme M² (vallée médiane) : 0 ouverte, 1 fermée. Il correspond au caractère 126 de la présente analyse, qui concerne M¹.

a a a Me. 1 Pt. 1 Pt. Te. Di. Co. Rh. Co.



FIG. 138. Car. 132 : M² : antécrochet et hypocône ; A : "Hispanotherium tungurense", série M¹⁻² gauche AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (séparés, état 0), d'après Cerdeño (1996, text-fig. 12) ; B : Parelasmotherium schansiense, série P⁴-M³ gauche du crâne holotype IVPP V5163, Zhongning (reliés, état 1), d'après Chen (1977, Text-fig.). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 138. Car. 132: M²: antecrochet and hypocone; A: "Hispanotherium tungurense", left series M¹⁻² AMNH 26530, Wolf Camp Quarry (separated, state 0), after Cerdeño (1996, text-fig. 12); B: Parelasmotherium schansiense, left series P⁴-M³ from the holotype skull IVPP V5163, Zhongning (joined, state 1), after Chen (1977, Text-fig.). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

133 M^3 : ectolophe et métalophe = 0, distincts ; 1, fusionnés en ectométalophe.

Ce caractère correspond en partie au caractère 31 « Upper M3 : quadrangular (metacone developed) (0), triangular (metacone lost) (1) », trop complexe, de Cerdeño (1995 : 6). L'état apomorphe correspond à la fusion de l'ectolophe et du métalophe en ectométalophe. Pour Prothero et al. (1986 : 349, nœuds 13, 16, 25, 27, 28) et Cerdeño (1995), l'apomorphie est la perte du métacône.

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. <i>с</i>	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg
0	0	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

FIG. 139. Car. 133 : M³ : ectolophe et métalophe ; A : Hyrachyus modestus [hors analyse], M³ gauche (distincts, état 0), d'après Radinsky (1966 : 632, text-fig. 1). Sans échelle ; B : *Sinotherium* lagrelii, M³ gauche GIUU numéro inconnu, T'ai-chia-kou (fusionnés, état 1), d'après Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 139. Car. 133: M³: ectoloph and metaloph; A: Hyrachyus modestus [not included], left M³ (distinct, state 0), after Radinsky (1966: 632, text-fig. 1). Without scale; B: Sinotherium lagrelii, left M3 GIUU unknown number, T'ai-chia-kou (fused, state 1), after Ringström (1924, Pl. 12, fig. 4). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

134 $M^3 = 0$, quadrangulaire ; 1, triangulaire.

C'est le caractère 34 de Groves (1983 : 296), repris partiellement par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 49). Il n'y a pas de liaison univoque avec la présence/absence d'un ectométalophe (voir ci-dessus, car. 133). Le caractère 31 de Cerdeño (1995 : 6) associe les informations contenues dans les deux présents caractères. Chez certains taxons, les M³, quoique pourvues d'un ectométalophe, ont néanmoins un contour quadrangulaire (Fig. 140A). On peut estimer que le développement du cingulum postérieur de M³, discuté par Prothero et al. (1986 : 349, nœud 27), Heissig (1989 : 400) et Cerdeño (1995 : 6, car. 32) est lié, au moins partiellement, à la forme de la partie postérieure de la dent.

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	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
0	0	0	0	0	?	0	0.	0	0	0	0	. 0	0	0	0	0	0	?	?	0	0	?	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1



R

FIG. 140. Car. 134 : M³ ; A : "Aegyrcitherium" beonense M³ droite MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (quadrangulaire, 0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, M³ de la série P³-M³ droite MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (triangulaire, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent le sillon de l'ectolophide.

FIG. 140. Car. 134: M3; A: "Aegyrcitherium" beonense, right M³ MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (qua-drangular, 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, M³ of the right series P³-M³ MHNT Béon 1040, Montréal-du-Gers (triangular, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate the ectolophid groove.

135 M^3 : étranglement du protocône = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours présent.

Ce caractère correspond pour M³ au caractère 115 de la présente analyse, avec un état de moins.

Ta. t	Hy. e	Τr. ο	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	2	?	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	?	2	2	?	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2



FIG. 141. Car. 135 : M3 : étranglement du protocône ; A : Brachypotherium brachypus, M³ gauche MNHN Be. 85, Bézian (toujours absent, état 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, M³ droite MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (toujours présent, état 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 141. Car. 135: M³: protocone constriction; A: Brachypotherium brachypus, left M³ MNHN Be. 85, Bézian (always absent, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, right M³ MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (always present, state 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

136 M^3 : protocône = 0, en feuille de trèfle ; 1, digité.

Fortelius (1990 : 495) utilise l'expression « trefoil shape » pour caractériser la forme du protocône chez « Beliajevina » tekkayai. Je l'ai ici traduite littéralement pour l'état apomorphe. Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons dont le protocône de M³ est étranglé.



FIG. 142. Car. 136 : M³ : protocône ; A : "Aegyrcitherium" beonense, M³ droite MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (en feuille de trèfle, 0) ; B : Parelasmotherium schansiense, série P⁴-M³ gauche du crâne holotype IVPP V5163, Zhongning (digité, état 1), d'après Chen (1977, Text-fig.). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 142. Car. 136: M³: protocone; A: "Aegyrcitherium" beonense, right M³ MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (trefoil-shape, 0); B: Parelasmotherium schansiense, left series P⁴-M³ from the holotype skull IVPP V5163, Zhongning (indented, state 1), after Chen (1977, Text-fig.). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

1 a. l	Hy. e	Тг. о	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	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	1	1	?	-		-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0

137 M^3 : protolophe = 0, transversal; 1, étiré lingualement.

L'état apomorphe de ce caractère ne correspond pas à une anomalie dentaire, avec rotation de la M³, mais plutôt à une élongation du protolophe vers l'arrière du côté lingual (Fig. 143B).





FIG. 143. Car. 137 : M³ : protolophe ; A : *Elasmotherium caucasicum*, série droite P⁴-M³, PIN 31 (transversal, état 0), d'après Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 1) ; B : *Elasmotherium sibiricum*, M³ gauche du crâne ZIN 10793, Sarepta (étiré lingualement, état 1), d'après Brandt (1878, Pl. 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 143, Car. 137: M³: protoloph; A: Elasmotherium caucasicum, right series P⁴-M³, PlN 31 (transversal, state 0), after Borissiak (1914, Pl. 1, fig. 1); B: Elasmothesibiricum, left M³ from the skull ZIN 10793, Sarepta (lingually elongated, state 1), after Brandt (1878, Pl. 3). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

138 M^3 : sillon postérieur sur l'ectométalophe = 0, présent ; 1, absent.

Le développement du cingulum postérieur de M³, discuté par Heissig (1989 : 400) et Cerdeño (1995 : 6, car. 32), paraît lié plus à la forme de la dent qu'à la présence/absence de ce sillon. Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons pour lesquels il existe un ectométalophe.

Les états plésiomorphes de ce caractère et du caractère 133 (fusion ectolophe-métalophe non opérée) peuvent paraître liés : le sillon peut en effet correspondre au contact vestigial entre ectolophe et métalophe. Cependant, certains taxons possèdent une M³ quadrangulaire exempte de sillon. Ces caractères ne sont donc pas univoquement liés.

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Ви. p	Са. о	Hi. l	El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	I. mr	Pmo
-	-	0	0	0	?	0	0	?	?	1	0	0	0	0	0	0	0	?

FIG. 144. Car. 138 : M³ : sillon postérieur sur l'ectométalophe ; A : "Aegyrcitherium" boosterieu sui reconicae Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (présent, 0) ; B : Brachy potherium brachypus, M³ gauche MNHN Be. 85, Bézian (absent, état 1), Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. La flèche indique le sillon en question.

FIG. 144. Car. 138: M³: posterior groove on the ectometa-loph; A: "Aegyrcitherium" beonense, right M³ MHNT Béon SN 1955, Montréal-du-Gers (present, 0); B: Brachypotherium brachypus, left M³ MNHN Be. 85, Bézian (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrow indicates the posterior groove.



162 PIERRE-OLIVIER ANTOINE

PHYLOGÉNIE ET ÉVOLUTION DES ELASMOTHERIINA 163

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	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

CARACTÈRES DE LA DENTURE JUGALE INFÉRIEURE

139 $P_{2,3}$: rugosités externes verticales = 0, absentes ; 1, présentes.

Ces rugosités représentent probablement une forme particulière de cingulum externe, limitée cependant aux P_{2-3} .

Ta. 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	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0



FIG. 145. Car. 139 : P₂₋₃ : rugosités externes verticales ; A : "Aegyrcitherium" beonense, P₂ droite MHNT Béon 1998 F2 3004, Montréal-du-Gers (absentes, état 0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, P2 droite MHNT Béon SN 2635, Montréal-du-Gers (présentes, état 1). Vues labiales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 145. Car. 139: P₂₋₃: vertical external roughnesses; A: "Aegyrcitherium" beonense, right P₂ MHNT Béon 1998 F2 3004, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, P₂ right MHNT Béon SN 2635, Montréal-du-Gers (present, state 1). Labial views. The scale bar represents 5 cm.

140 Dents jugales inférieures : sillon ectolophide = 0 marqué, 1 mousse, 2 anguleux.

Ce caractère est à rapprocher du caractère 45 de Cerdeño (1995 : 6), différent dans l'orientation et le détail des états : pour cet auteur, l'état plésiomorphe est un sillon profond et l'état apomorphe un sillon superficiel ou effacé. Ici, l'état plésiomorphe est un sillon marqué, qui peut devenir mousse ou anguleux (états apomorphes). Ce caractère ne peut être contrôlé chez Tapirus terrestris, dont les dents jugales inférieures sont dépourvues d'ectolophide.

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	0	0	2	2	2	2	2	2	2	2	0	1	2	2	2	2	?	?	?	2	?	1	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0	2	0



FIG. 146. Car. 140 : Dents jugales inférieures : sillon ectolophide ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, M₃ gauche MHNT Béon SN 2637, Montréal-du-Gers (marqué, état 0) ; B : *Elasmotherium sibiricum*, M₂ gauche ZIN numéro inconnu (mousse, état 1) d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 5) ; C : "Aegyrcitherium" beonense, série M₂₋₃ gauche MHNT Béon SN 2617-2618, Montréal-du-Gers (anguleux, état 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 146. Car. 140: Lower cheekteeth: ectolophid groove; A: Plesiaceratherium mirallesi, left M3 MHNT Béon SN 2637, Montréal-du-Gers (developed, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, left M. ZIN unknown number (smooth, U-shaped, state 1) after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 5); C: "Aegyrcitherium" beonense, left series M2.3 MHNT Béon SN 2617-2618, Montréal-du-Gers (angulous, V-shaped, state 2). Occlusal views: The scale bar represents 5 cm.

141 Dents jugales inférieures : sillon ectolophide = 0, amorti au collet ; 1, net jusqu'au collet.

Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les dents jugales inférieures sont dépourvues d'ectolophide ou de sillon sur ce dernier (voir car. 140).

P. P. 60 ... 2 s m 5 J U Tr. Tr. Ro. Ro. Hit. Hit. 巴 巴 0000?000011-0011?



FIG. 147. Car. 141 : Dents jugales inférieures : sillon ectolophide ; A : *Caementodon oettingenae*, M₂ droite BSP 1956 II 371, Kali Nal (amorti au collet, état 0), vue labiale ; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers (net jusqu'au collet, état 1). B : série M₂₋₃ gauche MHNT Béon SN 2617-2618, vue occlusale ; C : M_3 gauche MHNT Béon SN 2618, vue labiale. Le trait représente 5 cm.

FIG. 147. Car. 141: Lower cheekteeth: ectolophid groove; A: Caementodon oettingenae, right M₂ BSP 1956 II 371, Kali Nal (vanishing before the neck, state 0), labial view; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers (developed until the neck, state 1). B: Left series M₂₋₃ MHNT Béon SN 2617-2618, occlusal view; C: M₃ left MHNT Béon SN 2618, labial view. The scale bar represents 5 cm.

142 Dents jugales inférieures : trigonide = 0, anguleux ; 1, arrondi.

L'intérêt de ce caractère apparaît dans Guérin (1980 : 70).

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
1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1	?



FIG. 148. Car. 142 : Dents jugales inférieures : trigonide ; A : "Aegyrcitherium" beonense, série P₂-M₃ droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (anguleux, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, M₂ gauche ZIN numéro inconnu (arrondi, état 1) d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 5). Vues occlusales. Le trait représente FIG. 148. Car. 142: Lower cheekteeth: trigonid; A: "Aegyrcitherium" beonense, right series P₂-M₃ MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (angulous, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, left M₂ ZIN unknown number (rounded, state 1) after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 5). Occlusal views. The scale bar represents

5 cm

143 Dents jugales inférieures : trigonide = 0, dièdre obtus ou droit ; 1, dièdre aigu.

L'intérêt de ce caractère est discuté dans Guérin (1980 : 70).

Ta. t	Hy. 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	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	
1	0	0	0	1	?	1	1	1	1	?	1	0	0	1	1	1	1	?	_

Phylogénie et évolution des Elasmotherina 165

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	0	0





PIERRE-OLIVIER ANTOINE



FIG. 149. Car. 143 : Dents jugales inférieures : trigonide ; A : *Elasmotherium sibiricum*, M₂ gauche ZIN numéro inconnu (dièdre obtus ou droit, état 0) d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 5) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, série P₂-M₃ droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (dièdre aigu, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 149. Car. 143: Lower cheekteeth: trigonid; A: Elasmotherium sibiricum, left M₂ ZIN unknown number (obtuse or right angle, state 0) after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 5); B: "Aegyrcitherium" beonense, right series P₂-M₃ MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (acute dihedron, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

144 Dents jugales inférieures : métaconide = 0, lié au métalophide ; 1, étranglé.

Ce caractère est impossible à orienter de manière non ambiguë avec le seul critère extra-groupe.

Ta. t	Hv. e	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	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	1	1	0	1	?	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	?	?	?	1	?	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1



FIG. 150. Car. 144 : Dents jugales inférieures : métaconide ; A : Brachypotheneures : metaconide ; A : Brachypotrie-rium brachypous, M, gauche MNHN Be 7745, Bézian, (lié au métalophide, état 0) ; B : "Aegyrcítherium" beo-nenses, série P₂-P₄ droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (étranglé, état 0). Vues occlusales. Le trait représente 5[°] cm.

FIG. 150. Car. 144: Lower cheekteeth: metaconid; A: Brachypotherium brachypus, M2 left MNHN Be 7745, Bézian, (lié au metalophid, state 0); B: "Aegyrcithe-rium" beonense, series P₂-P₄ right MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (constricted, state 0). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

145 Dents jugales inférieures : entoconide = 0, lié à l'hypolophide ; 1, étranglé.

mit c # s c - 1 o b c t s p p p o ч 7 9 I. n. P. ¹. R. R. P. Di. Di. Me. Me. Pr. Te. Ы. 正正正正的路路。 王王正正正正王王



FIG. 151. Car. 145 : Dents jugales inférieures : entoconide ; A : "Aegyrcitherium" beonense, série M₁₋₃ droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (lié à l'hypolophide, état 0) ; B : Elasmotherium caucasicum, série P₃-M₃ droite, PIN 5 (étranglé, état 1), d'après Borissiak (1914, PI. 2, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 151. Car. 145: Lower cheekteeth: entoconid; A: "Aegyrcitherium" beonense, right series M1-3 MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (without constriction, state 0); B: Elasmotherium caucasicum, series P₃-M₃ right, PIN 5 (constricted, state 1), after Borissiak (1914, Pl. 2, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

146 Prémolaires inférieures : débouché lingual de la vallée postérieure = 0, arrondi et en U; 1, étroit et en V.

La forme de la vallée du talonide a déjà été discutée par Guérin (1980 : 70) et utilisée comme caractère cladistique par Groves (1983 : 296, car. 35), avec la même orientation et les mêmes états que dans la présente analyse.





FIG. 152. Car. 146 : Prémolaires inférieures : débouché lingual de la vallée postérieure ; A : Ronzotherium filholi, série D1-P4 droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (arrondi, en U, état 0); B : "Aegyrcitherium" beonense, série P2-P4 droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (étroit, en V, état 1). Vues linguales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 152. Car. 146: Lower premolars: lingual opening of the posterior valley; A: Ronzotherium filholi, right series D₁-P₄ LGP Vil. 1973-187, Villebramar (rounded, U-shaped, state_D); B: "Aegyrcitherium" beonense, right series P₂-P₄ MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (narrow, V-shaped, state 1). Lingual views. The scale bar represents 5 cm.

147 Prémolaires inférieures : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent.

Ce caractère et le suivant (car. 148) correspondent au caractère 42 de Cerdeño (1995 : 6), qui traite à la fois présence/absence et morphologie du cingulum lingual. Pour cet auteur, l'état plésiomorphe est un cingulum présent et faiblement développé. Ce caractère est impossible à orienter à l'aide du seul critère extra-groupe.





FIG. 153. Car. 147 : Prémolaires inférieures : cingulum lingual ; A : Ronzotherium filholi, série D₁-P₄ droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (toujours présent, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, série P₂-P₄ droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (toujours absent, état 3). Vues linguales. Le trait représente 5 cm

FIG. 153. Car. 147: Lower premolars: lingual cingulum; A: Ronzotherium filholi, right series D₁-P₄ LGP Vil. 1973-187, Villebramar (always present, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, right series P₂-P₄ MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (always absent, state 3). Lingual views. The scale bar represents 5 cm.

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

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
?	?	3	?	3	3	3	3	3	3	3	0	0	0	0	0	0

148 Prémolaires inférieures : cingulum lingual = 0, réduit (boutons) ; 1, continu.

Ce caractère et le précédent correspondent au caractère 42 de Cerdeño (1995 : 6), qui revêt trop d'information (cf. car. 147). Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les prémolaires inférieures sont toujours dépourvues de cingulum lingual.

Ta. t	Hy. e	Тг. 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	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	?	_	-	~	-	-	-	-	?	?	?	-	?	_	-	-	-	_	-	-	1	1	0	0	0	-



FIG. 154. Car. 148 : Prémolaires inférieures : cingulum lingual ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, P_4 gauche MHNT Béon 98 E2/E3 3142, Montréal-du-Gers (réduit (boutons), état 0). Vue linguale ; B : *Ronzotherium filholi*, série D_1 - P_4 droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (continu, état 1). Vue occlusale. Le trait représente

FIG. 154. Car. 148: Lower premolars: lingual cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, left P_4 MHNT Béon 98 E2/E3 3142, Montréal-du-Gers (reduced, state 0). Lingual view; B: Ronzotherium filholi, right series D,-P4 LGP Vil. 1973-187, Villebramar (continuous, state 1). Occlusal view. The scale bar represents 5 cm.

149 Prémolaires inférieures : cingulum labial = 0, présent : 1, absent.

Ce caractère et le suivant (car. 150) correspondent au caractère 43 de Cerdeño (1995 : 6), qui traite à la fois présence/absence et morphologie du cingulum labial. Pour cet auteur, l'état plésiomorphe est un cingulum présent mais faible. En revanche, la présence d'un cingulum labial sur P2.4 est considérée comme apomorphe par Prothero et al. (1986: 349, nœud 24).



FIG. 155. Car. 149 : Prémolaires inférieures : cingulum labial ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, série P₄-M₁ droite MHNT Béon SN 2634, Montréal-du-Gers (présent, état 0) ; B : *Diceros bicornis*, série P₂-M₁ gauche (inversée) sans numéro MHNT Anciennes Collections (absent, état 1). Vues labiales. Le trait représente

FIG. 155. Car. 149: Lower premolars: labial cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, right series P_4 - M_1 MHNT Béon SN 2634, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: Diceros bicornis, left series P_2 - M_1 (reversed) without number MHNT Old Collections (absent, state 1). Labial views. The scale bar represents 5 cm

150 Prémolaires inférieures : cingulum labial = 0, continu ; 1, réduit (boutons).

Ce caractère et le précédent correspondent au caractère 43 de Cerdeño (1995 : 6), qui revêt trop d'informations (cf. car. 149). Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les prémolaires inférieures sont toujours dépourvues de cingulum labial.



FIG. 156. Car. 150 : Prémolaires inférieures : cinquium labial ; A : Ronzotherium filholi, série D₁ P₂-M₃ droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (continu, état 0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, série P4-M1 droite MHNT Béon SN 2634, Montréal-du-Gers (réduit (boutons), état 1). Vues labiales. Le trait représente 5 cm. FIG. 156. Car. 150: Lower premolars: labial cingulum; A: Ronzotherium filholi, right series D₁ P₂-M₃ LGP Vil. 1973-187, Villebramar (continuous, state 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, right series P4-M1 MHNT Béon SN 2634, Montréal-du-Gers (reduced, state 1). Labial views. The scale bar represents 5 cm.

151 D_1 (chez l'adulte) = 0, toujours présente ; 1, plutôt présente ; 2, plutôt absente ; 3, toujours absente.

C'est le caractère 37 de Groves (1983 : 296), repris par Prothero et al. (1986 : 349-350, nœuds 21, 24, 49). Les questions de la présence/absence de P_1 ou de la persistance de D_1 ont souvent été traitées dans la littérature. Pour la plupart des auteurs (Brunet 1979 ; Guérin 1980 ; Groves 1983), il ne s'agit pas d'une véritable P₁ mais d'une D₁ persistante. Cerdeño (1995: 6, car. 28) considère en revanche que c'est une prémolaire (P₁). Le même problème (voir car. 91) se pose d'ailleurs pour la première dent jugale supérieure (P^1 ou D^1 persistante ?). Aucun des taxons pour lesquels j'ai pu observer à la fois séries lactéales et définitives ne semble présenter de véritable P_1 : lorsque chez un taxon donné, sept dents jugales sont présentes chez l'adulte (3 molaires, $P_{2,4}$ et la dent en question), la première est systématiquement identique aux D_1 des séries lactéales du même taxon. Il est donc nécessaire de contrôler ce caractère chez l'adulte. C'est la raison pour laquelle il apparaît dans cette partie. La présence/absence de D_1 chez le juvénile sera traitée indépendamment (car. 175).



FIG. 157. Car. 151 : D₁ (chez l'adulte) ; A : Ronzotherium filholi, série D₁ P₂-M₃ droite LGP Vil. 1973-187, Villebramar (toujours présente, état 0). Vue labiale ; B : "Aegyrcitherium" beonense, détail de la mandibule droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (toujours absente, état 3). Vue occlusale. Le trait représente 5 cm

FIG. 157. Car. 151: D₁ (in adults): A: Ronzotherium filholi, right series D₁ P₂-M₃ LGP Vil. 1973-187, Villebramar (always present, state 0). Labial view; B: "Aegyrcitherium" beonense, detail of the right mandible MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (always absent, state 3). Occlusal view. The scale bar represents

Ke. 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
?	?	-	?	-	-	-	~	-	1	-	0	0	1	-	0	-

152 $D_1 = 0$, toujours biradiculée ; 1, plutôt biradiculée ; 2, toujours uniradiculée.

C'est le caractère 3 de Fortelius & Heissig (1989 : 230), dont l'orientation a été inversée. Il est ici à états multiples. Il ne peut être contrôlé chez Tapirus terrestris et Teleoceras fossiger, où D1 est absente chez les juvéniles, mais contrairement au caractère 151, il peut être examiné à tout stade ontogénétique où cette dent est présente. Dans l'analyse, seules les D_1 ne présentant qu'un pivot dépourvu de sillons lingual et labial sont considérées comme uniradiculées (une seule cavité pulpaire). Suivant cette convention, Ronzotherium filholi ne présente que des D1 biradiculées, contrairement à l'opinion de Brunet (1979 : 111).





FIG. 158. Car. 152: D₁; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers (toujours biradiculée, état 0): A : D₁ gauche MHNT Béon 1991 SN 87. Vue labiale montrant les deux racines nettement séparées; B : D₁ droite (inversée) MHNT Béon SN 4579. Vue des racines, avec un sillon lingual et un sillon labial; D₁ gauche Béon 1996 F1 2032: C : vue des racines, avec sillon lingual et sans sillon labial; D : vue linguale montrant la séparation linguale des racines; E : Prosantorhinus douvillei, D₁ gauche MNHN LRM 969, Pellecahus (toujours uniradiculée, état 2). Vue labiale. Le trait représente 5 cm.

FIG. 158. Car. 152: D₁; "Aegyrcitherium" beonense, Montréal-du-Gers (always two-rooted, state 0): A: Left D₁ MHNT Béon 1991 SN 87. Labial view the two roots well separated; B: Right D₁ (reversed) MHNT Béon SN 4579. View from the roots, with a lingual and a labial grooves; left D₁ Béon 1996 F1 2032: C: View from the roots, with a lingual groove but without labial groove; D: Lingual view showing the lingual separation of the roots; E: Prosantorhinus douvillei, left D₁ MNHN LRM 969, Pellecahus (always one-rooted, state 2). Labial view. The scale bar represents 5 cm.

153 $P_2 = 0$, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente.

C'est l'équivalent à états multiples du caractère 29 de Cerdeño (1995 : 6), déjà traité par Prothero et al. (1986 : 350, nœud 42). La P2 est parfois absente chez Teleoceras fossiger. D'après mes observations, il semble que ce soit préférentiellement chez les individus âgés. Ce caractère est donc lié à l'âge individuel.



FIG. 159. Car. 153 : P₂ ; A : "Aegyrcitherium" beonense, détail de la mandibule droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (toujours présente, état 0) ; B : Elasmotherium sibiricum, mandibule avec P₃-M₃ ZIN 10793, Sarepta (toujours absente, état 2) d'après Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 159. Car. 153: P₂, A: "Aegyrcitherium" beonense, detail of the right mandible MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (always present, state 0); B: Elasmotherium sibiricum, mandible with P₃-M₃ ZIN 10793, Sarepta (always absent, state 2) after Brandt (1878, Pl. 5, fig. 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

Ta. t	Hy. e	Τr. о	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	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	?	?	?	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

154 P_2 : paralophide = 0, isolé en éperon ; 1, recourbé, sans constriction.

Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dépourvus de P₂. Il est impossible à orienter de façon non ambiguë à l'aide des seuls extra-groupes.

Ta. t	Hy. e	Tr. o	Ro. f	Ae. b	Bg. b	Bg. g	Bl. t	Bl. c	Bu. p	Ca. o	Hi. [El. c	El. s	Hi. m	Hi. c	Hi. t	L. mr	P. mg
1	Ĩ1	0	0	1	?	?	1	1	?	1	1	-	-	1	1	1	1	?

FIG. 160. Car. 154 : P₂ : paralophide : A : Plesiaceratherium mirallesi, P₂ gauche MHNT Béon 1991 SN 91, Montréal-du-Gers (isolé, en éperon, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, P₂ droite MHNT Béon 1998 F2 3004, Montréal-du-Gers (recourbé, sans constriction, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 160. Car. 154: P_2 : paralophid: A: Plesiaceratherium mirallesi, left P_2 MHNT Béon 1991 SN 91, Montréal-du-Gers (isolated, spur-like, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, right P_2 MHNT Béon 1998 F2 3004, Montréal-du-Gers (curved, without constriction, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

155 P_2 : paraconide = 0, développé ; 1, réduit.

Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dépourvus de P₂.

-	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
	0	0	0	0	0	?	?	0	0	?	0	0	-	-	0	0	0	0	?

FIG. 161. Car. 155 : P₂ : paraconide ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, P₂ gauche MHNT Béon 1991 SN 91, Montréal-du-Gers (développé, état 0) ; B : *Brachypotherium brachypus*, P₂ droite MNHN Be 69-5, Bézian (réduit, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 161. Car. 155: P_2 : paraconid; A: Plesiaceratherium mirallesi, left P_2 MHNT Béon 1991 SN 91, Montréal-du-Gers (developed, state 0); B: Brachypotherium brachypus, right P_2 MNHN Be 69-5, Bézian (reduced, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

156 P_2 : vallée postérieure = 0, ouverte lingualement ; 1, plutôt fermée ; 2, toujours fermée.

Ce caractère, qui apparaît dans Groves (1972) et Guérin (1980 : 70), ne peut être contrôlé chez les taxons dépourvus de P_2 .

Ta. t	Hy. e	Tr. 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. 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	?	?	2	0	?	0	0	-	_	0	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	2	0	0
FIG. Béo gau état FIG. 199 mar	162 n 19 che 2). \ 2). \ 8 F2 ndible	. Ca 98 de /ues 200 200	r. 15 F2 3 a ma cccl r. 15 4, M HNT L	56 : F 1004, andil lusal 10nti Béon	P ₂ : V , Mc bule es. L 2: pc réal-c 199	allée MH e tra sten du-G	pos al-di NT l it re it re ior v ers (108	itérie u-Ge Béor prés alley opei 3, Mo	eure ; ers (c 199 ente ; A: n, sta ontré	A : buve 91 S 5 cr "Ae ate C al-d	<i>"Ae</i> rte, iN 1 n. gyrci <i>y; B:</i> <i>u-Ge</i>	gyrc état 08, ther Pros ers (a	ither 0); Mor ium' santo alway	<i>ium</i> ' B: ntréa y bec prhin <i>s clc</i>	'' be Pros 1-du onen osed,	oner anto -Ger Ise, r Iouvi	nse, i orhin s (to ight illei, re 2).	P ₂ di us c Dujou P ₂ N left I Occ	roite louvi urs f AHN P ₂ fre	MHI illei, ermé T Bé om t viev	NT ₽₂ e, on he vs.						Ð		A		В	Q	Ś		A

The scale bar represents 5 cm

Phylogénie et évolution des Elasmotherina 171



157 Molaires inférieures : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours absent.

C'est l'équivalent pour les molaires inférieures du caractère 79 décrit pour les prémolaires inférieures. Il ne peut être orienté sans ambiguïté à l'aide du critère extra-groupe.

Ta. t	Hy. e	Тт. 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	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	2	2	0	2	?	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	2	?	2	2	2	2	2	2	2	0	0	0	0	0	2



FIG. 163. Car. 157 : Molaires inférieures : cingulum lingual ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, M_2 gauche MHNT Béon 807, Montréal-du-Gers (toujours présent, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, M₃ gauche MHNT Béon SN 2618, Montréal-du-Gers (toujours absent, état 2). Vues linguales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 163. Car. 157: Lower molars: lingual cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, left M₂ MHNT Béon 807, Montréal-du-Gers (always present, state 0); B: "Aegyrcitherium" becomense, left M_3 MHNT Béon SN 2618, Montréal-du-Gers (always absent, state 2). Lingual views. The scale bar represents 5 cm.

158 Molaires inférieures : cingulum lingual = 0, réduit (boutons) ; 1, continu.

Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les molaires inférieures sont toujours dépourvues de cingulum lingual

. т . t тr 6 4 C L BO P P bu s s b b 0 1 a l а В ΗÂ Me °. Pl. Pr. Pt. Ä



FIG. 164. Car. 158 : Molaires inférieures : cingulum lingual ; A : Plesiacera-therium mirallesi, M_2 gauche MHNT Béon 807, Montréal-du-Gers (réduit (boutons), état 0), vue linguale; B : Diceratherium armatum, mandibule gauche AMNH 112176, Niobrara (continu, état 1), vue occlusale. Le trait représente 5 cm.

FIG. 164. Car. 158: Lower molars: lin-gual cingulum; A: Plesiaceratherium mirallesi, left M₂ MHNT Béon 807, Montréal-du-Gers (reduced, state 0), Lingual view; B: Diceratherium armatum, left mandible AMNH 112176, Niobrara (continuous, state 1), Occlusal view. The scale bar represents 5 cm.

159 Molaires inférieures : cingulum labial = 0, toujours présent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours absent.

C'est l'équivalent pour les molaires inférieures du caractère 149 de la présente analyse (prémolaires inférieures), où les états sont par ailleurs illustrés (Fig. 155).

Ta. t	Hy. 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	Hi. c	Hi. t	I. mr	P. mg	Ке. 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	2	0	2	?	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	?	?	?	2	?	2	2	2	2	2	0	2	0	2	0	0	1	2

160 Molaires inférieures : cingulum labial = 0, continu ; 1, réduit (boutons).

Ce caractère ne peut être contrôlé chez les taxons dont les molaires inférieures sont toujours dépourvues de cingulum labial. Les états de ce caractère sont illustrés dans le caractère 150 de la présente analyse (Fig. 156).

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
1	0	-	0	-	?	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	?	?	?		?	-	-	-	-	-	0	-	0	_	1	1	1	-

161 Molaires inférieures : hypolophide = 0, transversal ; 1, oblique ; 2, presque sagittal.

L'état 2 de ce caractère à états multiples équivaut à l'état apomorphe « hypolophid of lower molars nearly straight backwards » du caractère 30 de Fortelius & Heissig (1989 : 230). Prothero et al. (1986 : 349, nœud 3) utilisent l'allongement du talonide des molaires inférieures dans leur analyse.

Ta. t	Hy. e	<i>Tr. 0</i>	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	0	0	1	?	1	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	1	?	?	?	0	?	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	.1



FIG. 165. Car. 161 : Molaires inférieures : hypolophide ; A : *Tapirus terrestris*, série P₂-M₃ droite MNHN numéro inconnu (transversal, état 0), d'après Blainville (1839-1864, Pl. G. *Tapirus* Pl. 5) ; B : *"Aegyrcitherium" beonense*, série M₁₋₃ droite MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (oblique, état 1) ; C : *Elasmotherium caucasicum*, série P₃-M₃ droite, PlN 5 (presque sagittal, état 2), d'après Borissiak (1914, Pl. 2, fig. 2). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm

FIG. 165. Car. 161: Lower molars: hypolophid; A: Tapirus terrestris, right series P₂-M₃ MNHN unknown number (transverse, state 0), after Blainville (1839-1864, Pl. G. Tapirus Pl. 5); B: "Aegyrcitherium" beonense, right series M₁₋₃ MHNT Béon E2 518, Montréal-du-Gers (oblique, state 1); C: Elasmotherium caucasicum, right series P₃-M₃, PlN 5 (almost sagittal, state 2), after Borissiak (1914, Pl. 2, fig. 2). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

162 M_{2-3} : sillon lingual entoconide = 0, absent ; 1, présent.

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	0	0	0	0	0	0	?	?	?	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0



FIG. 166. Car. 162 : M_{2-3} : sillon lingual entoconide ; A : "Aegyrcitherium" beonense, M_3 gauche MHNT Béon SN 2618, Montréal-du-Gers (absent, état 0) ; B : *Prosantorhinus douvillei*, M_2 droite MNHN LRM 717, Pellecahus (présent, état 1). Vues linguales.

FIG. 166. Car. 162: M_{2-3} : lingual groove on the entoconid; A: "Aegyrcitherium" beonense, left M_3 MHNT Béon SN 2618, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Prosantorhinus douvillei, right M_2 MNHN LRM 717, Pellecahus (present, state 1). Lingual views.

CARACTÈRES DES DENTS LACTÉALES (SUPÉRIEURES ET INFÉRIEURES)

163 $DI^1 = 0$, présente ; 1, absente.

Les incisives supérieures de lait sont probablement les dents le plus rarement conservées chez les rhinocérotoïdes fossiles, en raison de leur gracilité et de la fragilité de l'os prémaxillaire chez les individus juvéniles. Je n'ai d'ailleurs pu contrôler les caractères correspondants que chez cinq taxons actuels (rhinocéros, tapir) et subfossiles (*Coelodonta antiquitatis*).

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. 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	?	0	?	?	1	?	?	?	?	?	?





FIG. 167. Car. 163 : DI¹ ; A : Diceros bicornis, prémaxillaire du crâne juvénile MNHN AC A-2272 (présente, état 0), d'après Blainville (1839-1864) ; B : Ceratotherium simum, prémaxillaire du crâne juvénile MNHN AC A-2274 (absente, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. La flèche indique DI¹.

FIG. 167: Car. 163: DI¹; A: Diceros bicornis, premaxilla from the juvenile skull MNHN AC A-2272 (present, state 0), after Blainville (1839-1864); B: Ceratotherium simum, premaxilla from the juvenile skull MNHN AC A-2274 (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrow indicates DI¹.

164 $DI^2 = 0$, présente ; 1, absente.

gm d l s b to 3 so - o b o to s a a a b o e t p a В В ч HEIHHH Ca D. Ű Ä Ä R N â



FIG. 168. Car. 164 : DI² ; A : *Rhinoceros sondaicus*, prémaxillaire du crâne juvénile MNHN AC A-2275 (présente, état 0), d'après Blainville (1839-1864) ; B : *Ceratotherium simum*, prémaxillaire du crâne juvénile MNHN AC A-2274 (absente, état 1). Vues latérales. Le trait représente 5 cm. La flèche indique

FIG. 168. Car. 164: DI²; A: Rhinoceros sondaicus, premaxilla from the juvenile skull MNHN AC A-2275 (present, state 0), after Blainville (1839-1864); B: Ceratotherium simum, premaxilla from the juvenile skull MNHN AC A-2274 (absent, state 1). Lateral views. The scale bar represents 5 cm. The arrow indicates

165 D^2 : mésostyle = 0, présent ; 1, absent.

Ta. t	Hy. e	Tr. 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	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
1	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	?	?	0	0	0	?	?	?	?	?	?	1	1	?	0	?	0	1	0	1	0	0	0	1



FIG. 169. Car. 165: D²: mésostyle; A: "Aegyrcitherium" beonense, maxillaire avec D¹⁻³ gauche MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (présent, état 0); B: Menoceras arikarense, D² droite AMNH sans numéro, Agate Springs (absent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.
 FIG. 169. Car. 165: D²: mesostyle; A: "Aegyrcitherium" beonense, maxilla with left D¹⁻³ MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: Menoceras arikarense, right D² AMNH without number, Agate Springs (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

166 D^{3-4} : mésostyle = 0, absent ; 1, présent.

	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
ч 52 <u>с</u>	0	0	0	0	0	?	0	0	?	0	0	?	1	1	0	0	1	1	?	?	1	?	?	1	0	?	1	?	0	1	0	0	0	0	0	0

Phylogénie et évolution des Elasmotherina 175





FIG. 170. Car. 166 : D³⁻⁴ : mésostyle ; A : "Aegyrcitherium" beonense, maxil-laire avec série D¹⁻³ gauche MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absent, état 0) ; B : Elasmotherium caucasicum, ⁴ gauche IVPP V962, Shanxi (présent) état 1), d'après Chow (1958, Pl. 2) fig. B). Vues occlusales. Le trait repré sente 5 cm.

FIG. 170. Car. 166: D³⁻⁴: mesostyle; A: "Aegyrcitherium" beonense, maxilla with left series D¹⁻³ MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Elasmotherium caucasicum, left D^{3/4} IVPP VGC2 Share's caucasicum, left D^{3/4} IVPP V962, Shanxi (present, state 1), after Chow (1958, Pl. 2, fig. B). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

167 D^2 : muraille interne = 0, absente ; 1, présente.

fa Ę 20 4 0 4 Ro. Bg. Р1. Р1. EI. ΗÏ. Pa M D CO B K B D D CO C BH. BH. Ke Te പ് 5



FIG. 171. Car. 167 : D² : muraille interne ; A : "Aegyrcitherium" beonense, maxillaire gauche avec D¹⁻³ MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absente, état 0) ; B : "Hispanotherium tungurense", D² gauche AMNH 26542, Wolf Camp Quarry (présente, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 171. Car. 167: D²: lingual wall; A: "Aegyrcitherium" beonense, left maxilla with D¹⁻³ MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", left D² AMNH 26542, Wolf Camp Quarry (present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

168 D^2 : plis secondaires = 0, absents ; 1, présents.

La présence de multiples lames d'émail (Fig. 172B) peut rendre la structure de la vallée médiane très complexe (état 1).

L s mg m t t c m s c t s g p p c c s g p p c c s g p p c c t s g p p c c fa n a a a b c s фщd p s 田田田田田路路路に L. n P. . Pa. Si. C D. c Ω̈́. Rh Rh 34



FIG. 172. Car. 168 : D^2 : plis secondaires ; A : "Aegyrcitherium" beonense, maxillaire gauche avec D^{1-3} MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-dy-Gers (absents, état 0) ; B : Plesiaceratherium mirallesi, D² gauche MHNT Béon SN 3378, Montréal-du-Gers (présents, état 1). Vues occlusa-les. Le trait représente 5 cm.

FIG. 172. Car. 168: D²: secondary folds; A: "Aegyrcithe-rium" beonense, left maxilla with D¹⁻³ MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Plesiaceratherium mirallesi, left D² MHNT Béon SN 3378, Montréaldu-Gers (present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm

169 D^2 : mésolophe = 0, absent ; 1, présent.

Le mésolophe, entre protolophe et métalophe (Fig. 173B) est dû à une lame transverse, peut-être homologue de la crista des dents définitives.





FIG. 173. Car. 169 : D² : mésolophe ; A : "Aegyrcitherium" beonense, maxillaire avec D¹⁻³ gauche MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absent, état 0) ; B : Menoceras arikarense, D² droite AMNH sans numéro, Agate Springs (présent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. FIG. 173. Car. 169: D²: mesoloph; A: "Aegyrcitherium" beonense, maxilla with left D¹⁻³ MHNT Béon 93 G3 1337, Montréal-du-Gers (absent, state 0); B: Menoceras arikarense, right D² AMNH without number, Agate Springs (present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

170 $DI_1 = 0$, présente ; 1, absente.

Le seul spécimen de « Begertherium » grimmi (BSP 1968 VI 39), interprété comme une « DI, ? » isolée par Heissig (1976 : 23 ; Pl. 2, fig. 7) est en fait une I₁ définitive, quoique vestigiale (voir car. 76). Il n'existe donc pas de spécimen où ce caractère puisse être contrôlé chez ce taxon. L'hémimandibule droite du crâne de Diceros bicornis nouveau-né MHNH A-2272 présente à la fois une DI_1 et une DI_2 minuscules (de la taille d'une tête d'épingle), mais pourvues d'une couronne différenciée en émail (Fig. 174A).



FIG. 174. Car. 170 : DI₁; A : *Diceros bicornis*, mandibule juvénile MNHN A-2272 (présente, état 0), d'après Blainville (1839-1864); B : *Menoceras arikarense*, mandibule juvénile AMNH 86091, Agate Springs (présente, état 0); C : *Ceratotherium simum*, mandibule juvénile MNHN A-2274 (absente, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent DI₁.

FIG. 174, Car, 170: Dl₁; A: Diceros bicornis, juvenile mandible MNHN A-2272 (present, state 0), after Blainville (1839-1864); B: Menoceras arikarense, juvenile mandible AMNH 86091, Agate Springs (present, state 0); C: Ceratotherium simum, juvenile mandible MNHN A-2274 (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate DI1.

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	1	0	0	0	0
		~														
>> >		B	٦						_		~					
		ł							Ł			12:54				

171 $DI_2 = 0$, présente ; 1, absente.

Contrairement à ce que signalent Heissig (1974, 1976) et Fortelius (1990 : 493), « *Beliajevina* » *tekkayai* possédait bien une DI_2 : le spécimen PDTFAU BP 453, de Pasalar, est un germe de DI_2 d'élasmothériiné parfaitement conservé, dont la morphologie rappelle celle observée chez « *Aegyrcitherium* » *beonense* de Montréal-du-Gers.

Ta. t	Hy. e	Tr. 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	?	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	?	?	1	?	?	?	?	?	?	1	0	?	0	?	0	?	?	0	0	?	?	0



FIG. 175. Car. 171 : Dl₂ ; A : *Diceros bicornis*, mandibule juvénile MNHN A-2272 (présente, état 0), d'après Blainville (1839-1864) ; B : *Menoceras arikarense*, mandibule juvénile AMNH 86091, Agate Springs (présente, état 0) ; C : *Ceratotherium simum*, mandibule juvénile MNHN A-2274 (absente, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm. Les flèches indiquent Dl₂.

FIG. 175. Car. 171: Dl₂; A: Diceros bicornis, juvenile mandible MNHN A-2272 (present, state 0), after Blainville (1839-1864); B: Menoceras arikarense, juvenile mandible AMNH 86091, Agate Springs (present, state 0); C: Ceratotherium simum, juvenile mandible MNHN A-2274 (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm. The arrows indicate Dl₂.

172 D inférieures : étranglement du métaconide = 0, présent ; 1, absent.





FIG. 176. Car. 172 : Dents de lait inférieures : étranglement du métaconide ; A : *"Hispanotherium tungurense"*, D₄ droite de la mandibule juvénile holotype AMNH 26521 (présent, état 0) ; B : *Menoceras arikarense*, mandibule juvénile avec D₁₋₃ gauches AMNH 86091, Agate Springs (absent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 176. Car. 172: Lower milk teeth: metaconid constriction; A: "Hispanotherium tungurense", right D₄ from the juvenile mandible AMNH 26521 (present, state 0); B: Menoceras arikarense, juvenile mandible with left D₁₋₃ AMNH 86091, Agate Springs (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

173 D inférieures : étranglement de l'entoconide = 0, absent ; 1, présent.

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	Dí. 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	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	?	0	?	0	0	0	0	0	1



FIG. 177. Car. 173 : Dents de lait inférieures : étranglement de l'entoconide ; A : *Menoceras arikarense*, mandibule juvénile avec D₁₋₃ gauches AMNH 86091, Agate Springs (absent, état 0) ; B : *"Hispanotherium tungurense"*, D₄ droite de la mandibule juvénile holotype AMNH 26521, *Platybelodon* Quarry (présent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 177. Car. 173: Lower milk teeth: entoconid constriction; A: Menoceras arikarense, juvenile mandible with left D_{1-3} AMNH 86091, Agate Springs (absent, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", right D_4 from the juvenile mandible AMNH 26521, Platybelodon Quarry (present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

174 D inférieures : pli du protoconide = 0, présent ; 1 absent.

Ta. t	Ну. е	, Tr. 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	?	1	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	0	0	1	?	?	?	?	?	?	1	?	?	0	?	?	?	0	0	0	0	0	·0

FIG. 178. Car. 174 : Dents de lait inférieures : pli du protoconide ; A : *Prosantorhinus douvillei*, D₄ gauche MHNT Béon 1992 SN 67, Montréaldu-Gers (présent, état 0) ; B : *"Hispanotherium tungurense"*, D₄ droite de la mandibule juvénile holotype AMNH 26521, *Platybelodon* Quarry (absent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 178. Car. 174: Lower milk teeth: protoconid fold; A: Prosantorhinus douvillei, left D_A MHNT Béon 1992 SN 67, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: "Hispanotherium tungurense", right D_A from the juvenile mandible AMNH 26521, Platybelodon Quarry (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

175 D_1 (chez le juvénile) = 0, présente ; 1, absente.





FIG. 179. Car. 175 : D₁ (chez le juvénile) ; A : "Aegyrcitherium" beonense, mandibule juvénile avec D₁₋₄ et M₁ gauches MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (présente, état 0) ; B : Teleoceras fossiger, mandibule juvénile avec D₂₋₄ et M₁ en saillie AMNH 2618A, Loup Fork (absente, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 179. Car. 175: D₁ (in juveniles); A: "Aegyrcitherium" beonense, juvenile mandible with left D₁₋₄ and M₁ MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: Teleoceras fossiger, juvenile mandible with D₂₋₄ and erupting M₁ AMNH 2618A, Loup Fork (absent, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 179



176 $D_{2,3}$: rugosités verticales externes = 0, absentes ; 1, présentes.

Ta. t	Hy. e	Tr. 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	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	?	1	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	0	0	?	0	?	0	?	0	1	1	0	0	0



FIG. 180. Car. 176 : D₂₋₃ : rugosités verticales externes ; A : Prosantorhinus douvillei, D1-2 gauches MHNT Béon 1991 SN 96, Montréal-du-Gers (absentes, état 1); B : "Aegyrcitherium" beonense, D₂ et D₃ droites MHNT Béon 1991 F3 782-689, Montréal-du-Gers (présentes, état 1). Vues labiales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 180. Car. 176: D₂₋₃: labial vertical roughnesses; A: Prosanto-rhinus douvillei, left D₁₋₂ MHNT Béon 1991 SN 96, Montréal-du-Gers (absent, state 1); B: "Aegyrcitherium" beonense, right D₂ and D₃ MHM Béon 1991 F3 782-689, Montréal-du-Gers (present, state 1). Labial views. The scale bar represents 5 cm.

177 D_{2-3} : repli ectolophide = 0, présent ; 1, absent.

Ta. t	Hy. e	Тг. о	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	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	1	?	1	1	?	?	?	?	?	?	1	1	1	?	?	?	?	?	?	1	1	?	1	?	1	?	0	0	0	0	0	1



FIG. 181. Car. 177 : $D_{2,3}$: repli ectolophide ; A : *Plesiaceratherium mirallesi*, D_2 gauche MHNT Béon F2 SN 1, Montréal-du-Gers (présent, état 0) ; B : "Aegyrcitherium" beonense, D_2 et D_3 droites MHNT Béon 1991 F3 782-689, Montréal-du-Gers (absent, état 1). Vues labiales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 181. Car. 177: D₂₋₃: ectolophid fold; A: Plesiaceratherium mirallesi, left D₂ MHNT Beon F2 SN 1, Montréal-du-Gers (present, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, right D₂ and D₃ MHNT Beon 1991 F3 782-689, Montréal-du-Gers (absent, state 1). Labial views. The scale bar represents 5 cm.

178 D_2 : sillon antérieur ectolophide = 0, absent ; 1, présent.





FIG. 182. Car. 178 : D₂ : sillon antérieur ectolophide ; A : *Prosantorhinus douvillei*, D₂ gauche MNHN LRM 714, Pellecahus (absent, état 0) ; B : *"Aegyrcitherium" beonense*, D₂ gauche de la mandibule juvénile MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (présent, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 182. Car. 178: D_2 : anterior groove on the ectolophid; A: Prosantorhinus douvillei, left D_2 MNHN LRM 714, Pellecahus (absent, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, left D_2 from the juvenile mandible MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (present, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

179 D_2 : paralophide = 0, simple ; 1, dédoublé.

Ce caractère est impossible à orienter à l'aide du seul critère extra-groupe.



FIG. 183. Car. 179 : D₂ : paralophide ; A : Prosantorhinus douvillei, D₂ gauche MNHN LRM 714, Pellecahus (simple, état 0) ; B : "Áegyrcitherium" beonense, D₂ gauche de la mandibule juvénile MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (dédoublé, état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 183. Car. 179: D_2 : paralophid; A: Prosantorhinus douvillei, left D_2 MNHN LRM 714, Pellecahus (simple, state 0); B: "Aegyrcitherium" beonense, left D_2 from the juvenile mandible MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (double, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

180 D_2 : vallée postérieure = 0, toujours ouverte ; 1, plutôt ouverte ; 2, plutôt fermée ; 3, toujours fermée.

La fermeture de la vallée du talonide engendre une fosse circulaire à l'arrière de la dent.

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
0	?	?	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	0	1	0	?	?

FIG. 184. Car. 180 : D_2 : vallée postérieure ; A : *''Aegyrcitherium'' beonense*, D_2 gauche de la mandibule juvénile MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (toujours ouverte, état 0) ; B : *Prosantorhinus douvillei*, D_2 gauche MNHN LRM 714, Pellecahus (toujours fermée, état 3). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 184. Car. 180: D₂: posterior valley; A: "Aegyrcitherium" beonense, left D₂ from the juvenile mandible MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (always open, state 0); B: Prosantorhinus douvillei, D2 left MNHN LRM 714, Pellecahus (always closed, state 3). Occlusal views. The scale bar represents 5[°]cm.

181 D_3 : paralophide = 0, dédoublé ; 1, simple.

Ce caractère est l'équivalent pour D_3 du caractère 179 de la présente analyse. L'état apomorphe est un paralophide simple, indépendamment de Tapirus terrestris.

Ta. t	Hy. e	<i>Tr. ο</i>	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	L. mr	P. mg
1	?	0	0	0	?	0	0	?	?	?	?	?	?	1	0	0	?	?

FIG. 185. Car. 181 : D₃ : paralophide ; A : "Aegyrcitherium" beonense, D₃ gauche MHNT Béon SN 2623 et 91 F3 728, Montréal-du-Gers (dédoublé, état 0) ; B : Tapirus terrestris, D₃ gauche de la mandibule juvénile MHNT Anciennes Collections (simple, Vieted état 1). Vues occlusales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 185. Car. 181: D₃: paralophid; A: "Aegyrcitherium" beonense, left D₃ MHNT Béon SN 2623 and 91 F3 728, Montréal-du-Gers (double, state 0); B: Tapirus terrestris, left D_3 from the juvenile mandible MHNT Old Collections (simple, state 1). Occlusal views. The scale bar represents 5 cm.

182 D_3 : sillon lingual entoconide = 0, toujours absent ; 1, parfois présent ; 2, toujours présent.

Ta. t	Hy. e	Tr. 0	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. 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	?	0	?	0	0	0	2	0	1

FIG. 186. Car. 182 : D_3 : sillon lingual entoconide ; A : *"Aegyrcitherium" beonense*, D_3 gauche de la mandibule juyénile MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (toujours absent, état 0); B : *Prosantorhinus douvillei*, D_3 droite MHNT Béon 1991 SN 96, Montréal-du-Gers (toujours présent, état 2). Vues linguales. Le trait représente 5 cm.

FIG. 186. Car. 182: D₃: lingual groove on the entoconid; A: "Aegyrcitherium" beonense, left D_3 from the juvenile man dible MHNT Béon F2 107, Montréal-du-Gers (always absent, state 0); B: Prosantorhinus douvillei, right D₃ MHNT Béon 1991 SN 96, Montréal-du-Gers (always present, state 2). Lingual views. The scale bar represents 5 cm.



Phylogénie et évolution des Elasmotheriina 181





