

ANALYSE DE PARCIMONIE

ANALYSE DE LA MATRICE COMPLÈTE (ANALYSE DE RÉFÉRENCE)

Cette analyse est fondée sur les 282 caractères morphologiques décrits dans le chapitre précédent, contrôlés chez les trente-six taxons terminaux. Ceux-ci comprennent les extra-groupes (quatre taxons), les Elasmotheriina (dix-neuf taxons) et le groupe de branchement (treize taxons). La matrice de caractères est présentée en annexe (Annexes II à VI).

CONTRÔLE DES CARACTÈRES

La grande majorité des caractères a pu être contrôlée chez les quatre extra-groupes (de 84,8% pour *Trigonias osborni* à 92,6% pour *Tapirus terrestris*). Il en est de même pour le groupe de branchement : mis à part chez *Protaceratherium minutum* (contrôlé à 73% seulement), de 87 à 94% des caractères ont pu être contrôlés chez chacun des douze autres taxons (Tableau 8).

La situation est en revanche très contrastée chez les Elasmotheriina :

Par incomplétude croissante, on retrouve successivement « *Aegyrcitherium* » *beonense*, qui justifie là son rôle de taxon de référence (95% de caractères contrôlés), puis « *Hispanotherium tungurense* » (79,1%), au squelette postcrânien imparfaitement connu, et *Hispanotherium matritense* (70,9%). Suivent *Hispanotherium matritense* de Córcoles (68,1%), dont on ne connaît pas de restes crâniens ou presque, « *Begertherium* » *grimmi* (66,7%) et « *Beliajevina* » *caucasica* (64,5%). *Elasmotherium sibiricum* (62,4%) dont les dents de lait et le squelette appendiculaire sont mal représentés et *Iranotherium morgani* (59,2%) sont les deux derniers Elasmotheriina pour lesquels plus de la moitié des caractères ont été contrôlés.

Bugtirhinus praecursor (44,7%), *Caementodon oettingenae* (41,8) et *Elasmotherium causicum* (39%) ont essentiellement été analysés grâce à la denture définitive et à quelques caractères du squelette. *Parelasmotherium schansiense* (42,2%) et « *Hispanotherium* » *lintungense* (41,8%) sont tous deux connus par un crâne, des dents isolées et de rares éléments du squelette appendiculaire.

Chez « *Beliajevina* » *tekkayai* (35,5%) et *Sinootherium lagrelii* (28,7%), mis à part de rares caractères crânio-mandibulaires, seuls les caractères de la denture définitive et lactéale ont pu être contrôlés.

Compte tenu du très faible nombre de spécimens qui leur sont attribués – respectivement un avant-crâne partiellement édenté et un avant-crâne accompagné d'un fragment de mandibule – le contrôle des caractères chez *Procoelodonta mongoliense* (24,1%) et « *Begertherium* » *borissiaki* (21,6%) s'est révélé très efficace.

Il en est de même pour « *Tesselodon* » *fangxianense* (15,6% pour une série dentaire supérieure incomplète) et *Kenyaotherium bishopi* (12,4% pour une prémolaire et une molaire supérieures).

On peut remarquer que les deux taxons les mieux contrôlés sont des formes fossiles : « *A.* » *beonense* et *M. arikarensis*. Certains caractères n'ont pu être contrôlés chez les formes trop divergentes (*Tapirus*, rhinocéros actuels et élasmothériinés évolués).

Je reviendrai en fin d'analyse sur le rôle qu'a pu jouer l'incomplétude sur les irrésolutions de l'hypothèse phylogénétique.

TABLEAU 9. Détail du nombre et du pourcentage de caractères contrôlés (crâniens, mandibulaires, dentaires et postcrâniens) pour chaque taxon inclus dans l'analyse globale. La deuxième colonne répertorie les abréviations utilisées pour chaque taxon terminal dans le chapitre précédent. La troisième correspond au groupe monophylétique auquel chaque forme est rattachée.

TABLE 9. Detailed number and percentage of characters which have been checked (cranial, mandibular, dental and postcranial) for each taxon included in the global analysis. The second column rallies the abbreviations used for each terminal taxon in the previous chapter. The third column corresponds to the monophyletic group which each form is attributed to.

Taxon		Statut	Nombre de caractères contrôlés						%
			crâne (52)	mandibule (10)	denture		squelette postcrânién (100)	total (282)	
					définitive (100)	lactéale (20)			
<i>Tapirus terrestris</i>	<i>Ta. t</i>	extra-groupe	47	10	87	20	97	261	92,6
<i>Ronzootherium filholi</i>	<i>Ro. f</i>	extra-groupe	45	10	92	16	87	250	88,7
<i>Hyrachyus eximius</i>	<i>Hy. e</i>	extra-groupe	45	10	86	5	96	242	85,8
<i>Trigonias osborni</i>	<i>Tr. o</i>	extra-groupe	45	9	89	15	81	239	84,8
<i>"Aegycircitherium" beonense</i>	<i>Ae. b</i>	ELASMOTHERIINA	46	9	95	18	100	268	95,0
<i>"Hispanotherium tungurense"</i>	<i>Hi. t</i>	ELASMOTHERIINA	45	10	90	18	60	223	79,1
<i>Hispanotherium matritense</i>	<i>Hi. m</i>	ELASMOTHERIINA	7	10	91	16	76	200	70,9
<i>H. matritense</i> de Córcoles	<i>Hi. c</i>	ELASMOTHERIINA	0	5	91	17	79	192	68,1
<i>"Begertherium" grimmi</i>	<i>Bg. g</i>	ELASMOTHERIINA	9	8	86	14	71	188	66,7
<i>"Beliajevina" caucasica</i>	<i>Bl. c</i>	ELASMOTHERIINA	14	6	86	0	76	182	64,5
<i>Elasmotherium sibiricum</i>	<i>El. s</i>	ELASMOTHERIINA	46	9	72	1	48	176	62,4
<i>Iranotherium morgani</i>	<i>I. mr</i>	ELASMOTHERIINA	43	7	78	1	38	167	59,2
<i>Bugtirhinus praecursor</i>	<i>Bu. p</i>	ELASMOTHERIINA	1	0	78	5	42	126	44,7
<i>Parelasmotherium schansiense</i>	<i>Pa. s</i>	ELASMOTHERIINA	46	0	53	1	19	119	42,2
<i>Caementodon oettingenae</i>	<i>Ca. o</i>	ELASMOTHERIINA	0	0	80	5	33	118	41,8
<i>"Hispanotherium" lintungense</i>	<i>Hi. l</i>	ELASMOTHERIINA	27	0	79	0	12	118	41,8
<i>Elasmotherium causicum</i>	<i>El. c</i>	ELASMOTHERIINA	0	4	69	1	36	110	39,0
<i>"Beliajevina" tekhayai</i>	<i>Bl. t</i>	ELASMOTHERIINA	4	0	76	17	0	97	34,4
<i>Sinootherium lagrelii</i>	<i>Si. l</i>	ELASMOTHERIINA	5	1	75	0	0	81	28,7
<i>Procoelodonta mongoliense</i>	<i>P. mg</i>	ELASMOTHERIINA	25	0	43	0	0	68	24,1
<i>"Begertherium" borissiaki</i>	<i>Bg. b</i>	ELASMOTHERIINA	8	0	53	0	0	61	21,6
<i>"Tesselodon" fangxianense</i>	<i>Te. fa</i>	ELASMOTHERIINA	0	0	44	0	0	44	15,6
<i>Kenyatherium bishopi</i>	<i>Ke. b</i>	ELASMOTHERIINA	0	0	35	0	0	35	12,4
<i>Menoceras arikareense</i>	<i>Me. a</i>	ELASMOTHERIINI	45	9	94	18	99	265	94,0
<i>Rhinoceros sondaicus</i>	<i>Rh. s</i>	RHINOCEROTINA	48	10	90	20	96	264	93,6
<i>Teleoceras fossiger</i>	<i>Te. f</i>	TELOCERATINA	46	9	91	18	98	262	92,9
<i>Diceros bicornis</i>	<i>Di. b</i>	RHINOCEROTINA	48	9	89	14	97	257	91,1
<i>Diceratherium armatum</i>	<i>Di. a</i>	ELASMOTHERIINAE	43	10	94	15	93	255	90,4
<i>Coelodonta antiquitatis</i>	<i>Co. a</i>	RHINOCEROTINA	49	9	90	9	93	250	88,7
<i>Rhinoceros unicornis</i>	<i>Rh. u</i>	RHINOCEROTINA	48	10	91	4	96	249	88,3
<i>Ceratotherium simum</i>	<i>Ce. s</i>	RHINOCEROTINA	48	9	87	20	84	248	87,9
<i>Dicerorhinus sumatrensis</i>	<i>Di. s</i>	RHINOCEROTINA	49	9	91	1	97	247	87,6
<i>Plesiaceratherium mirallesi</i>	<i>Pl. m</i>	RHINOCEROTINAE	36	7	93	18	93	247	87,6
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	<i>Pr. d</i>	TELOCERATINA	33	7	93	16	97	246	87,2
<i>Brachypotherium brachypus</i>	<i>Br. b</i>	TELOCERATINA	39	9	91	17	89	245	86,9
<i>Protaceratherium minutum</i>	<i>Pt. m</i>	RHINOCEROTIDAE	24	6	93	14	69	206	73,0

QUELQUES CHIFFRES SUR LES CARACTÈRES ANATOMIQUES

Sur les 282 caractères anatomiques de l'analyse, 77 sont des caractères à états multiples (27,3%). L'arbre de longueur minimale en l'absence totale d'homoplasie mesurerait 380 pas. Parmi les caractères à états multiples, 72 sont additifs (25,5%). En revanche, les caractères 72, 94, 102, 140 et 187 sont non-additifs (un pas pour toute transformation).

Dans cette analyse, 161 caractères anatomiques sont directement issus de la littérature. La majorité d'entre eux sont – de près ou de loin – les caractères utilisés dans les phylogénies proposées par Groves (1983), Prothero *et al.* (1986), Fortelius & Heissig (1989) et Cerdeño (1995). Les autres proviennent de descriptions anatomiques classiques mais n'avaient pas à ce jour été intégrés dans une analyse phylogénétique (sauf erreur de ma part). Pour chacun d'eux, la référence au caractère original est donnée dans le chapitre de description des caractères anatomiques.

Les 121 caractères restants sont nouveaux pour une analyse phylogénétique concernant les Rhinocerotidae: il s'agit de caractères dont l'intérêt anatomique m'est directement apparu à l'observation des spécimens. Il n'est toutefois pas exclu qu'ils aient pu faire l'objet de descriptions dont je n'aurais pas eu connaissance. Toute omission serait donc involontaire.

Ils se répartissent de la manière suivante :

- caractères crâniens : 10, 12 à 14, 17, 36, 39 à 41, 43 à 47 et 50 à 52 (17 sur 52),
- caractères mandibulaires : 57 et 58 (2 sur 10),
- caractères dentaires : 70, 93, 95 à 99, 104, 106, 123 à 129, 132, 136 à 139, 141, 144, 145, 154, 155, 158 et 162 à 182 (48 sur 120),
- caractères postcrâniens : 183, 185 à 187, 189, 190, 194 à 198, 202 à 204, 206, 208, 209, 213, 217, 219 à 221, 223, 229, 232 à 236, 240, 241, 243, 244, 246, 247, 249 à 251, 254, 255, 257, 258, 266 à 271, 275, 276, 278 et 280 à 282 (54 sur 100).

Ces 121 caractères « inédits » sont signalés par un fond grisé dans le tableau récapitulatif du nombre de pas et des indices de cohérence et de rétention (Annexe VII).

RÉSULTATS

Trois arbres d'une longueur minimale de 1247 pas (I.C. = 0,30 ; I.R. = 0,58) ont été obtenus par les commandes heuristiques de PAUP (Swofford 1998) et « mh* bb* » de Hennig86 (Farris 1988). En effet, une recherche exhaustive (commande « ie » du même logiciel) est souvent impossible au delà de vingt-cinq taxons terminaux.

Trois taxons terminaux seulement n'ont pas une position commune aux trois arbres. L'espèce *Protaceratherium minutum* peut occuper deux positions : elle est groupe-frère soit des Rhinocerotinae (nœud 4), soit des Elasmotheriinae (nœud 13). Caractérisée par huit autapomorphies, elle ne correspond au morphotype ancestral d'aucun de ces deux groupes.

De même, comme l'observation des spécimens le laissait supposer, l'espèce *Hispanotherium matritense* est vraisemblablement paraphylétique. Dans deux arbres (Figs 290A, 290B), *H. matritense* (Ibérie) est groupe-frère du groupe monophylétique incluant *H. matritense* (Córcoles). Dans le troisième (Fig. 290C), *H. matritense* (Ibérie) et *H. matritense* (Córcoles) descendent d'un ancêtre commun exclusif ; sept autapomorphies distinguent les deux taxons.

ARBRE DE CONSENSUS STRICT (ARBRE DE RÉFÉRENCE)

Le cladogramme (Fig. 288) a été obtenu par la commande « nelsen » de Hennig86. Il résume les trois arbres également parcimonieux (commande « mh* bb* » de Hennig86). Il mesure 1254 pas (I.C.=0,30 ; I.R.=0,58).

L'indice de cohérence global correspond au rapport du nombre de transformations idéal (aucune homoplasie) au nombre de transformations observées dans l'arbre de référence.

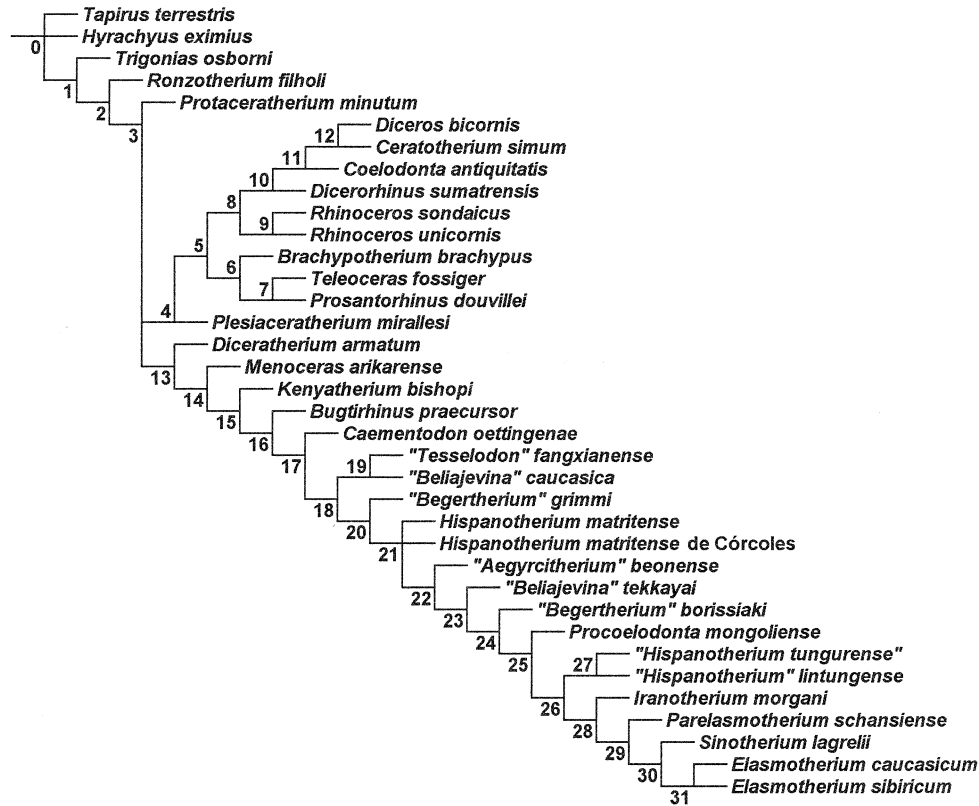


FIG. 288. Arbre de référence issu de l'analyse globale (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des trois arbres de longueur minimale (1247 pas). Ce cladogramme (1254 pas, I.C.=0,30 ; R.I.=0,58) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 282 caractères anatomiques regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes II à VI). Cinq caractères (72, 94, 102, 140, 187) sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enracer l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Trente-six taxons sont contrôlés. Les numéros des nœuds sont en gras.

FIG. 288. Reference tree from the global analysis (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of the three most parsimonious trees (1247 steps). This cladogram (1254 steps, CI=0,30; R.I.=0,58) is calculated by Hennig86 and based on 282 anatomical characters detailed in the matrix figured in Appendices (Appendices II to VI). Five characters (72, 94, 102, 140, 187) are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Thirty-six terminal taxa are included. The numbers of the nodes are in bold type.

Le faible indice de cohérence (I.C. = 0,30) reflète l'importance de l'homoplasie, en partie expliquée par le grand nombre de taxons terminaux contrôlés (plus le nombre de taxons est élevé, plus les homoplasies sont fréquentes). En effet, les caractères homoplastiques (convergences et réversions) sont très majoritaires dans l'analyse (240 sur 282, soit 85%). Sur les quarante-deux caractères dépourvus d'homoplasie (I.C. = 1), trente-deux ont une distribution non ambiguë (11,3 % du nombre total) : ils sont fixés à des nœuds, indépendamment de toute option sur le comportement de l'homoplasie et de toute optimisation des « ? ». Ces chiffres confirment l'opinion classique selon laquelle les rhinocerotidés forment un groupe très homoplastique.

Le nombre d'apomorphies à chaque nœud de l'arbre de référence ainsi que les indices de Bremer (1994) et les scores de rééchantillonnage (Farris 1995) sont indiqués dans la Fig. 289.

Pour les 161 caractères issus de la littérature, 853 pas sont nécessaires dans l'arbre de consensus au lieu de 245. L'indice de cohérence moyen est de 0,28 : sensiblement égal à l'indice global de l'arbre de référence (I.C. = 0,30). Ces caractères pèsent lourd dans l'analyse (853 pas sur les 1254 pas que compte l'arbre de référence) car nombre d'entre eux sont des caractères à états multiples.

Pour les 121 caractères nouveaux, 401 transformations interviennent au lieu des 135 attendues. Ces caractères sont majoritairement binaires. L'indice de cohérence moyen (I.C.=0,34) est légèrement supérieur à celui des caractères



FIG. 289. Arbre de référence issu de l'analyse globale (voir Fig. 288). Le nombre d'apomorphies est indiqué au-dessus des branches. Au-dessous des branches, les nombres en italique correspondent au score des nœuds statistiquement soutenus (logiciel de rééchantillonnage « Parsimony Jackknife v.4.2 » (Farris 1995)) et les chiffres en gras (de 1 à >4) aux indices de Bremer (1994).

FIG. 289. Reference tree from the global analysis (see Fig. 288). The number of apomorphies is indicated above the branches. Below the branches, the italicized numbers correspond to the score of the statistically supported nodes ("Parsimony Jackknife v.4.2" (Farris 1995)) and the bold-typed numbers (from 1 to >4) correspond to the Bremer indexes.

« classiques ». Ces derniers, pourtant consensuellement utilisés par les auteurs, sont donc un peu plus soumis aux convergences et aux réversions que les caractères « inédits ».

L'indice de rétention (I.R. = 0,58) est meilleur mais reste médiocre. Les indices de rétention des caractères « classiques » (I.R. = 0,58) et des caractères « inédits » (I.R. = 0,57) sont similaires. Ces indices expriment « la quantité de synapomorphies potentielles qui est effectivement retenue comme synapomorphies » (Tassy 1990a : 202). Les homoplasies n'affectant que les taxons terminaux (I.R. = 0) font ainsi baisser l'indice de rétention global, car elles ne sont pas porteuses d'information phylogénétique. De ce point de vue, 28 caractères sont non informatifs (Annexe VII).

Les groupes monophylétiques obtenus et nommés du point de vue de la classification formelle sont la famille des Rhinocerotidae Gray, 1821 (nœud 1), la sous-famille des Rhinocerotinae Gray, 1821 (nœud 4), la tribu des Rhinocerotini Gray, 1821 (nœud 5), les sous-tribus des Rhinocerotina Gray, 1821 (nœud 8) et des Teleoceratina Hay, 1902 (nœud 6), la sous-famille des Elasmotheriinae Bonaparte, 1845 (nœud 13), la tribu des Elasmotheriini Bonaparte, 1845 (nœud 14) et la sous-tribu des Elasmotheriina Bonaparte, 1845 (nœud 15). Le choix est justifié dans le chapitre « Implications taxinomiques ».

La distribution des caractères aux nœuds de l'arbre de consensus est indiquée dans le Tableau 10.

Racine de l'arbre de consensus (nœud 0). Quel que soit l'extra-groupe placé en tête de la matrice, la topographie de la racine est constante (Fig. 288), qu'il s'agisse de l'arbre consensus ou de chacun des trois arbres de longueur minimale : le nœud 0 (ou racine de l'arbre) est dans tous les cas une trifurcation mettant les deux extra-groupes non Rhinocerotidae (*Tapirus terrestris* et *Hyrachyus eximius*) en position de groupe-frère des trente-quatre autres taxons terminaux (tous attribués aux Rhinocerotidae, dont les extra-groupes *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*). Il est nécessaire d'opérer cette vérification pour éviter une distorsion dans le traitement des données, ainsi que l'ont mis en évidence Barriel & Tassy (1998).

Certains caractères du groupe interne – généralement homoplastiques – partagés par un ou plusieurs extra-groupes, peuvent être placés au nœud 0. Dans la majorité des cas, il s'agit de caractères à la polarité incertaine car plusieurs états existent chez les extra-groupes : les relations nasal-lacrymal (6), rarement observées ; la position de l'arcade zygomatique (11), caractère très homoplastique ; la fermeture partielle du pseudo-méat auditif externe (18), le développement du tubercule nuchal (20) ; la forme du vomer (38) et la tronçature médiane sur le condyle occipital des juvéniles (52). Pour ces deux caractères, seuls quelques taxons ont été contrôlés ; la position du *foramen mentale* (56) ; les longueurs relatives des séries prémolaire et molaire (63) ; les relations protocône-hypocône sur P⁴ (108) ; le cingulum labial sur les molaires supérieures (109) ; l'étranglement du métaconide sur les dents inférieures (144) ; le cingulum lingual sur les prémolaires (147) et les molaires (157) inférieures ; le cingulum labial sur les molaires inférieures (160) ; la forme du parolophide sur D₂ (179) ; le *foramen transversarium* sur l'atlas (188) ; les relations entre les facettes proximales radius-cubitus (199). Les états de ce caractère sont contradictoires dans tout l'arbre ; les relations entre les facettes Cc 1 et Cc 2 sur l'astragale (263). Jusqu'à trois (263 et 109) ou même quatre états (147) peuvent être présents chez les quatre extra-groupes contrôlés.

TABLEAU 10. Distribution des caractères dans l'arbre consensus (Fig. 288). Les annotations utilisées sont essentiellement tirées de Rowe (1988) et Tassy (1990a) : les caractères non ambigus sont en caractères gras. L'état apomorphe n'est mentionné (en exposant et entre parenthèses) que pour les caractères à états multiples. Les réversions sont précédées d'un signe -, et de l'état du caractère (en exposant et entre parenthèses) dans le cas d'un morphocline. Les caractères ambigus sont accompagnés d'une astérisque, de la mention du (ou des) nœuds précédent(s) où ce caractère peut apparaître et, dans le cas où il ne s'agit pas de « 0-1 », des états responsables de l'ambiguïté (en exposant et entre parenthèses).

TABLE 10. Distribution of the characters in the strict consensus tree of the global analysis (fig. 288). The annotations are essentially from Rowe (1988) and Tassy (1990a): the unambiguous characters are bold-typed. The apomorph state is only mentioned (superscript and between brackets) for multistate characters. The reversions are preceded by a "-"; and the character state (superscript and between brackets) when corresponding to a morphocline. The ambiguous characters are asterisked, and accompanied by the mention of the preceding node(s) where this character may appear and, if not "0-1", by the states responsible for the ambiguity (superscript and between brackets).

Rhinocerotidae (nœud 1) : 6*(nœud 0), 16*, 18*(nœud 0), 20^{(0-2)*}(nœud 0), **23**, 28*(nœud 0), 38*(nœud 0), **44**, 52*(nœud 0), 53*, 56*(nœud 0), 63*(nœud 0), 72*, **79, 81, 82**, 108*(nœud 0), 109*(nœud 0), **110⁽¹⁾**, 144*(nœud 0), 147^{(1-2)*}(nœud 0), 157^{(0-2)*}(nœud 0), 160*(nœud 0), 164*(nœud 0), 179*(nœud 0), **184**, 188*(nœud 0), 199^{(0-2)*}(nœud 0), 212*, 214*, **220, 230***, **252⁽¹⁾**, **254**, 263*(nœud 0), 265*, 271^{(0-2)*},

Nœud 2 : 6*(nœuds 0, 1), 12*, 15*, 18*(nœud 1), 28*(nœuds 0, 1), 35^{(0-1)*}, **42⁽¹⁾**, 52*(nœuds 0, 1), 53*(nœud 1), 56*(nœuds 0, 1), 58*, 72*(nœud 1), **74, 75**, 94^{(1-2)*}, **107⁽¹⁾, 110⁽²⁾, 111⁽²⁾**, **120**, 144*(nœuds 0, 1), 160*(nœuds 0, 1), 164*(nœuds 0, 1), 188*(nœuds 0, 1), 199^{(0-2)*}(nœuds 0, 1), 212*(nœud 1), 214*(nœud 1), 271^{(0-2)*}(nœud 1),

Nœud 3 : 3*, 12*(nœud 2), 15*(nœud 2), **17**, 18*(nœuds 1, 2), **22**, 28*(nœuds 0 à 2), 35^{(0-1)*}(nœud 4), 52*(nœuds 0 à 2), 56*(nœuds 0 à 2), 58*(nœud 2), **67⁽¹⁾, 70⁽¹⁾, 73***, **83⁽³⁾, 84⁽²⁾**, 94^{(1-2)*}(nœud 2), 100*, **103⁽¹⁾**, 109^{(1-2)*}, **111⁽³⁾, 115^{(2-3)*}**, **121, 122, 129***, **133**, 144*(nœuds 0 à 2), **146, 151***, **161⁽¹⁾**, 164*(nœuds 0 à 2), 188*(nœuds 0 à 2), 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 2), **201, 207, 210***, 212*(nœuds 1, 2), 214*(nœuds 1, 2), **256, 259, 263^{(1-2)*}, 264⁽¹⁾, 265^{(1-2)*}, 271^{(1-2)*}, 274***,

Protaceratherium minutum : 19, 59⁽¹⁾, 77, 83⁽³⁾, 105⁽²⁾, 107⁽²⁾, 140⁽²⁾, 152⁽²⁾, 159⁽¹⁾, 208, 213, 219⁽¹⁾, -230, 234, -265, 278,

Rhinocerotinae (nœud 4) : 3*(nœud 3), -11, 12*(nœuds 2, 3), 15*(nœuds 2, 3), 28*(nœuds 0 à 3), 35^{(0-1)*}(nœuds 2, 3), 39, 42^{(1-2)*}, 50, 52*(nœuds 0 à 3), 54⁽¹⁾, 58*(nœuds 2, 3), 73*(nœud 3), 85⁽¹⁾, 94^{(1-2)*}(nœuds 2, 3), 100*(nœud 3), 114⁽¹⁾, 115^{(2-3)*}(nœud 3), 129*(nœud 3), 134, 142, 144*(nœuds 0 à 3), 150, 164*(nœuds 0 à 3), 168, 186, 188*(nœuds 0 à 3), 189*, 191, 196, 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 3), 214*(nœuds 1 à 3), 226⁽¹⁾, 242, 249, 250*, 251, 263^{(1-2)*}(nœud 3),

Plesiaceratherium mirallesi : 36⁽¹⁾, 41, -44, 45, 51, -67⁽⁰⁾, -70⁽⁰⁾, 90⁽¹⁾, 100⁽²⁾, 139, 152, -161⁽⁰⁾, 176, -179, 225, 261⁽¹⁾, 263⁽³⁾, 272, 281,

Rhinocerotini (nœud 5) : 3*(nœuds 3, 4), 20⁽¹⁾, 28*(nœuds 0 à 4), 35^{(1-2)*}, 40, 42^{(1-2)*}(nœud 4), 46, 49, 52*(nœuds 0 à 4), 57*, 58*(nœuds 2 à 4), 77*, 94^{(1-2)*}(nœuds 2 à 4), 97*(nœud 0), 100*(nœuds 3, 4), 109^{(2-3)*}, 114^{(1-2)*}, 115^{(2-3)*}(nœuds 3, 4), 129*(nœuds 3, 4), 144*(nœuds 0 à 4), 147^{(0-3)*}, 149*, 151⁽²⁾, 164*(nœuds 0 à 4), 177, 180⁽¹⁾, 188*(nœuds 0 à 4), 189*(nœud 4), 193*, 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 4), 202*, 205, -207, 214*(nœuds 1 à 4), 224, 231, 232*, 239*, 241*, 247, 250*(nœud 4), 263^{(1-2)*}(nœuds 3, 4), 264^{(2-3)*}, 275*,

Teleoceratina (nœud 6) : 3*(nœuds 3 à 5), 17*, 28*(nœuds 0 à 5), 35^{(1-2)*}(nœud 5), 47*, 48*, 52*(nœuds 0 à 5), -72⁽⁰⁾, 77*(nœud 5), 94^{(1-2)*}(nœuds 2 à 5), 97*(nœuds 0, 5), 109^{(2-3)*}(nœud 5), 114^{(1-2)*}(nœud 5), 115^{(2-3)*}(nœuds 3 à 5), 121*, 125*, 129*(nœuds 3 à 5), 146*, 147^{(0-3)*}(nœud 5), 149*(nœud 5), 164*(nœuds 0 à 5), 183*, 188*(nœuds 0 à 5), 189*(nœuds 4, 5), 190^{(0-2)*}, 193*(nœud 5), 201*, 206, 214*(nœuds 1 à 5), 220*, 229, 239*(nœud 5), 243^{(1-2)*}, 252⁽²⁾, 254*, -256, 257, 262, 264^{(2-3)*}(nœud 5), 276*, 279, 282,

Brachypotherium brachypus : -38, -39, -50, 53⁽²⁾, 54⁽²⁾, 62, -83⁽¹⁾, -109⁽¹⁾, -114, 118, 140⁽¹⁾, 155, -160, 170, 203, 209, 222⁽¹⁾, 223⁽¹⁾,

Nœud 7 : 2*, 3*(nœuds 3 à 6), 10, 11*, 28*(nœuds 0 à 6), 34*, 44*, 47*(nœud 6), 48*(nœud 6), 52*(nœuds 0 à 6), 58*(nœuds 2 à 6), 60*, 95⁽¹⁾, 107⁽³⁾, 121*(nœud 6), 125*(nœud 6), 129*(nœuds 3 à 6), 130, 146*(nœud 6), 152^{(0-2)*}, -179, 180⁽³⁾, 182⁽¹⁾, 189*(nœuds 4 à 6, 8), 201*(nœud 6), 204, 220*(nœud 6), 227, 234, 243^{(1-2)*}(nœud 6), 254*(nœud 6), 260, 272, 276*(nœud 6),

Teleoceras fossiger : 19, 25, -56, 59⁽¹⁾, 63⁽¹⁾, 68⁽¹⁾, 80, 87⁽²⁾, 88, 91⁽²⁾, 101⁽¹⁾, 102⁽¹⁾, 110⁽³⁾, 114⁽³⁾, 116, 117, 119, 126⁽¹⁾, 128⁽¹⁾, 135⁽²⁾, 146, 151⁽³⁾, 153⁽¹⁾, 159⁽¹⁾, 165, 173, 175, -196, 208, -210, 212, 226⁽²⁾, 248, 258, 268, 269,

Prosantorhinus douvillei : 14, 29, -35, 36⁽¹⁾, 45, -70, -84⁽¹⁾, 122, 156⁽²⁾, -157, 162, -177, 182⁽²⁾, 187⁽¹⁾, 213, 218⁽⁰⁾, 228⁽¹⁾, -247, 261⁽²⁾,

Rhinocerotina (nœud 8) : 4, 24⁽¹⁾, 25⁽¹⁾, 27, 52*(nœuds 0 à 5), 57*(nœud 5), 58*(nœuds 2 à 5), 61*, 65, 87⁽¹⁾, 88, 91⁽¹⁾, 100*(nœuds 3 à 5), 101⁽¹⁾, -107⁽⁰⁾, 110*, 111^{(2-3)*}, 112*, 115^{(2-3)*}(nœuds 3 à 5), 119, 144*(nœuds 0 à 5), 154*, 166, 189*(nœuds 4, 5), 193*(nœud 5), 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 5), 202*(nœud 5), 214*(nœuds 1 à 5), 216, 230⁽²⁾, 232*(nœud 5), 238, 239*(nœud 5), 241*(nœud 5), 258, 264^{(2-3)*}(nœud 5), 275*(nœud 5), 277, 280*,

Rhinoceros (nœud 9) : 18⁽²⁾, 34, -38, 52*(nœuds 0 à 5, 8), 53⁽²⁾, -57, 100*(nœuds 3 à 5, 8), 112*(nœud 8), 144*(nœuds 0 à 5, 8), 172*, 178*, 180^{(1-2)*}, 189*(nœuds 4, 5, 8), 199⁽³⁾, 218⁽⁰⁾, 222⁽²⁾, 246, 274

Rhinoceros sondaicus : 36, 85⁽²⁾, 92, -115, 156, -210, 252⁽²⁾,

Rhinoceros unicornis : -12, 15⁽²⁾, 68⁽¹⁾, 80, 87⁽³⁾, 101⁽²⁾, 105⁽²⁾, 112⁽²⁾, 113⁽²⁾, 114⁽³⁾, 118, -121, 162, 183, 185,

Nœud 10 : 14, 18*(nœuds 1 à 3), -23, 31, 52*(nœuds 0 à 5, 8), 56*(nœuds 0 à 3), 58*(nœuds 2 à 5), 61*(nœud 8), 110*(nœud 8), 111^{(2-3)*}(nœud 8), 115^{(2-3)*}(nœuds 3 à 5, 8), 126*, 130, 144*(nœuds 0 à 5, 8, 9), 154*(nœud 8), 163*, 165*, 168*, 173*, 174*, 181*(nœud 0), 187⁽²⁾, 189*(nœuds 4, 5, 8, 9), 193*(nœuds 5, 8), 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 5, 8), 202*(nœuds 5, 8), 211, 214⁽²⁾, 228^{(0-2)*}, 234, 239*(nœuds 5, 8), 241*(nœuds 5, 8), 275*(nœuds 5, 8), 280*(nœud 8),

Dicerorhinus sumatrensis : -44, 86, 152, -210, -220, -224, -242, 243, -247, 269,

Nœud 11 : 6, 7^{(0-1)*}, 9, 10*, 18*(nœuds 1 à 3, 10), 19^{(1-2)*}, 20^{(0-1-2)*}, 21*, 24⁽²⁾, 36⁽¹⁾, -50, 52*(nœuds 0 à 5, 8, 10), -54, 56*(nœuds 0 à 3, 10), 58*(nœuds 2 à 5, 10), 59⁽²⁾, 60⁽²⁾, 67⁽²⁾, 68, 71, 76, 78, 87^{(1-2)*}, 89*, 100⁽²⁾, 111^{(2-3)*}(nœuds 8, 10), 112^{(1-2)*}, 113^{(1-2)*}, 115⁽¹⁾, 126*(nœud 10), 134*, 138*, 142*, 144*(nœuds 0 à 5, 8 à 10), 145*, 151^{(2-3)*}, 156*, 163*(nœud 10), 173*(nœud 10), 174*(nœud 10), 181*(nœuds 0, 10), 185, 189*(nœuds 4, 5, 8, 10), -191, -196, 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 5, 8, 10), 202*(nœuds 5, 8, 10), 213, 215, 228^{(0-2)*}(nœud 10), 241*(nœuds 5, 8, 10), 254, 264^{(0-3)*}, 275*(nœuds 5, 8, 10),

Coelodonta antiquitatis : 2, 3, 5, 18⁽²⁾, -20, 25⁽²⁾, 42⁽²⁾, 47, 53⁽²⁾, 63⁽¹⁾, 69⁽¹⁾, -85, 90⁽¹⁾, -97, 100⁽³⁾, -101, 105⁽³⁾, 107⁽¹⁾, 112⁽³⁾, -121, 125, 129, 135⁽¹⁾, 183, 199⁽³⁾, 204, -205, -216, 222⁽¹⁾, -226⁽⁰⁾, 233, 245, -256, 257, -258, 273, -277,

Nœud 12 : -4, 7^{(0-1)*}(nœud 11), 10*(nœud 11), 15⁽²⁾, 19^{(1-2)*}(nœud 11), 21*(nœud 11), 33, -49, 52*(nœuds 0 à 5, 8, 10, 11), 58*(nœuds 2 à 5, 10, 11), 62, 87^{(1-2)*}(nœud 11), 89*(nœud 11), 111^{(2-3)*}(nœuds 8, 10, 11), 112^{(1-2)*}(nœud 11), 113^{(1-2)*}(nœud 11), 126*(nœuds 8, 10, 11), 134*(nœud 11), 138*(nœud 11), 142*(nœud 11), 144*(nœuds 0 à 5, 8, 10, 11), 145*(nœud 11), 156*(nœud 11), 163*(nœuds 10, 11), 173*(nœuds 10, 11), 174*(nœuds 10, 11), -180⁽⁰⁾, 181*(nœuds 0, 10, 11), 184*, 189*(nœuds 4, 5, 8, 10, 11), 194, 197, 200, 227, -230⁽⁰⁾, 248, 249, 264^{(0-3)*}(nœud 11), 267,

Ceratotherium simum : -14, 36⁽²⁾, 66, 91⁽²⁾, 94⁽³⁾, 102⁽¹⁾, 117, 137, 140⁽¹⁾, 161⁽²⁾, 170, 171, 198, 243, 255, -271, 282,

Diceros bicornis : -17, 23, -40, 48, -87, -88, -114, -130, -166, -210, 235, 237, 244

Elasmotheriinae (nœud 13) : 10, 18*(nœuds 1 à 3), 20⁽²⁾, -23, 28*(nœuds 0 à 3), 29*, 35^{(0-1)*}(nœuds 2, 3), 52*(nœuds 0 à 3), 56*(nœuds 0 à 3), 58*(nœuds 2, 3), 65, 73*(nœud 3), 100*(nœud 3), -107⁽⁰⁾, 110⁽³⁾, 115^{(2-3)*}(nœud 3), 118*, 129*(nœud 3), 143, 148*, 151⁽³⁾, 164*(nœuds 0 à 3), 172, 188*(nœuds 0 à 3), 190*, 199^{(0-2)*}(nœuds 0 à 3), 210*(nœud 3), 214*(nœuds 1 à 3), 230⁽²⁾, 231, 233*, 238*, 247, 248, 268, 271^{(1-2)*}(nœud 3),

Diceratherium armatum : 8, 18⁽²⁾, 30⁽¹⁾, 39, 53⁽²⁾, -84⁽⁰⁾, 102⁽¹⁾, -111⁽¹⁾, -120, -121⁽⁰⁾, -146⁽⁰⁾, 158, -160, 180⁽²⁾, -253, -256, 257, -259, 282

Elasmotheriini (nœud 14) : 19⁽¹⁾, 28*(nœuds 0 à 3, 13), 29*(nœud 13), 35^{(0-2)*}, 40, 45, 49, 52*(nœuds 0 à 3, 13), 57, 58*(nœuds 2, 3, 13), 59⁽¹⁾, 72⁽²⁾, 88, 100*(nœuds 3, 13), 101^{(2-3)*}, 118*(nœud 13), 129*(nœuds 3, 13), 130, 138*, 140⁽²⁾, 148*(nœud 13), 154, 159^{(1-2)*}, 164*(nœuds 0 à 3, 13), 176, 188*(nœuds 0 à 3, 13), 194*, 199*, 210*(nœuds 3, 13), 214*(nœuds 1 à 3, 13), 234, 235, 238*(nœud 13), 244, 254, 266, 269*, 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13), 275, 278,

Menoceras arikareense : -17, 30⁽⁰⁾, 46, 48, 70⁽²⁾, 76, 100⁽²⁾, 105⁽³⁾, 112⁽²⁾, 124, 165, 169, 183, 187⁽²⁾, 196, 208, 223⁽³⁾, 226⁽²⁾, 261⁽¹⁾, 264⁽³⁾

Elasmotheriina (nœud 15) : 13*, 19^{(1-2)*}, 22*, 27*, 28*(nœuds 0 à 3, 13, 14), 29*(nœuds 13, 14), 35^{(0-2)*}(nœud 14), 51*, 52*(nœuds 0 à 3, 13, 14), 58*(nœuds 2, 3, 13, 14), 63*(nœuds 0, 1), 68*, 89⁽¹⁾, 94^{(1-3)*}, 95*, 101^{(2-3)*}(nœud 14), 102⁽³⁾, 116, 118*(nœuds 13, 14), 129*(nœuds 3, 13, 14), 135^{(0-2)*}, 138*(nœud 14), 147^{(0-2)*}, 148*(nœuds 13, 14), 149*, 157*, 159^{(1-2)*}(nœud 14), 164*(nœuds 0 à 3, 13, 14), 177*, 178*, 188*(nœuds 0 à 3, 13, 14), 192*, 194*(nœud 14), 197*, 199*(nœud 14), 200*, 205*, 210*(nœuds 3, 13, 14), 214*(nœuds 1 à 3, 13, 14), 216*, 236*, 238*(nœuds 13, 14), 240*, 242*, 245*, 246*, 250*, 251*, 264*, 269*(nœud 14), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13, 14), 277*,

Kenyatherium bishopi : 66, -103⁽⁰⁾, -121

Nœud 16 : 13*(nœud 15), 19^{(1-2)*}(nœud 15), 22*(nœud 15), 27*(nœud 15), 28*(nœuds 0 à 3, 13 à 15), 29*(nœuds 13 à 15), 35^{(0-2)*}(nœuds 14, 15), 51*(nœud 15), 52*(nœuds 0 à 3, 13 à 15), 58*(nœuds 2, 3, 13 à 15), 68*(nœud 15), -83⁽²⁾, 85⁽¹⁾, 87^{(0-2)*}, 114⁽¹⁾, 138*(nœuds 14, 15), 159^{(1-2)*}(nœuds 14, 15), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 15), 177*(nœud 15), 178*(nœud 15), 188*(nœuds 0 à 3, 13 à 15), 192*(nœud 15), 194*(nœuds 14, 15), 197*(nœud 15), 199*(nœuds 14, 15), 200*(nœud 15), 205*(nœud 15), 214*(nœuds 1 à 3, 13 à 15), 216*(nœud 15), 236*(nœud 15), 238*(nœuds 13 à 15), 240*(nœud 15), 242*(nœud 15), 245*(nœud 15), 246*(nœud 15), 264*(nœud 15), 269*(nœuds 14, 15), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13 à 15),

Bugtirhinus praecursor : -83⁽⁰⁾, -85, 87⁽³⁾, -101⁽¹⁾, 204,

Nœud 17 : 13*(nœuds 15, 16), 19^{(1-2)*}(nœuds 15, 16), 22*(nœuds 15, 16), 27*(nœuds 15, 16), 28*(nœuds 0 à 3, 13 à 16), 29*(nœuds 13 à 16), 35^{(0-2)*}(nœuds 14 à 16), 51*(nœuds 15, 16), 52*(nœuds 0 à 3, 13 à 16), 58*(nœuds 2, 3, 13 à 16), 87^{(0-2)*}(nœud 16), 114⁽²⁾, 124, 138*(nœuds 14 à 16), 147^{(2-3)*}, 157⁽²⁾, 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 16), 177*(nœuds 15, 16), 178*(nœuds 15, 16), 188*(nœuds 0 à 3, 13 à 16), 192*(nœuds 15, 16), 194*(nœuds 14 à 16), 197*(nœuds 15, 16), 199*(nœuds 14 à 16), 200*(nœuds 15, 16), 205*(nœuds 15, 16), 211, 214*(nœuds 1 à 3, 13 à 16), 236*(nœuds 15, 16), 238*(nœuds 13 à 16), 240*(nœuds 15, 16), 242*(nœuds 15, 16), 245*(nœuds 15, 16), 246*(nœuds 15, 16), 264*(nœuds 15, 16), 269*(nœuds 14 à 16), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13 à 16),

Caementodon oettingenae : -72⁽¹⁾, 128⁽²⁾, -130,

Nœud 18 : 13*(nœuds 15 à 17), 19^{(1-2)*}(nœuds 15 à 17), 22*(nœuds 15 à 17), 35^{(0-2)*}(nœuds 14 à 17), 51*(nœuds 15 à 17), 52*(nœuds 0 à 3, 13 à 17), 58*(nœuds 2, 3, 13 à 17), 70^{(1-2)*}, 87^{(1-2)*}(nœuds 16, 17), 97, 109⁽¹⁾, 114^{(2-3)*}, 138*(nœuds 14 à 17), 144*(nœuds 0 à 3), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 17), 177*(nœuds 15 à 17), 178*(nœuds 15 à 17), 188*(nœuds 0 à 3, 15 à 17), 193*, 194*(nœuds 14 à 17), 199*(nœuds 14 à 17), 209, -212, 214*(nœuds 1 à 3, 13 à 17), 219*, 236*(nœuds 15 à 17), 240*(nœuds 15 à 17), 246*(nœuds 15 à 17), 264*(nœuds 15 à 17), 269*(nœuds 14 à 17), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13 à 17),

Beliajevina (nœud 19) : 1*, 10*, 19^{(1-2)*}(nœuds 15 à 18), 22*(nœuds 15 à 17), 35^{(0-2)*}(nœuds 14 à 18), 51*(nœuds 15 à 18), 52*(nœuds 0 à 3, 13 à 18), 58*(nœuds 2, 3, 13 à 18), 70^{(1-2)*}(nœud 18), 87⁽³⁾, 109⁽³⁾, -116, 129*(nœuds 3, 15), 138*(nœuds 14 à 18), 144*(nœuds 0 à 3, 13 à 18), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18), 177*(nœuds 15 à 18), 178*(nœuds 15 à 18), 188*(nœuds 0 à 3, 15 à 18), 191*, 193*(nœud 18), 194*(nœuds 14 à 18), 199*(nœuds 14 à 18), 214*(nœuds 1 à 3, 13 à 18), 219*(nœud 18), 236*(nœuds 15 à 18), 240*(nœuds 15 à 18), 246*(nœuds 15 à 18), 264*(nœuds 15 à 18), 269*(nœuds 14 à 18), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13 à 18), 274*(nœud 3),

« *Beliajevina* » *caucasica* : -85, 95⁽²⁾, -101, 108⁽¹⁾, -118

« *Tesselodon* » *fangxianense* : pas d'autapomorphie

Nœud 20 : 13*(nœuds 15 à 18), 19^{(1-2)*}(nœuds 15 à 18), 22*(nœuds 15 à 18), 35^{(1-2)*}, 51*(nœuds 15 à 18), 52*(nœuds 0 à 3, 13 à 18), 58*(nœuds 2, 3, 13 à 18), 87^{(1-2)*}(nœuds 16 à 18), 101⁽³⁾, 114^{(2-3)*}(nœud 18), 125, 144*(nœuds 0 à 3, 18), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18), 188*(nœuds 0 à 3, 15 à 18), 198, 199⁽¹⁾, 208, 219*(nœud 18), 221, 236*(nœuds 15 à 18), 240*(nœuds 15 à 18), 258*, 261⁽¹⁾, 264*(nœuds 15 à 18), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13 à 18), 280,

« *Begertherium* » *grimmi* : 77, 78, 100, 105⁽³⁾, 204, 217,

Nœud 21 : 13*(nœuds 15 à 18, 20), 19^{(1-2)*}(nœuds 15 à 18, 20), 22*(nœuds 15 à 18, 20), 35^{(1-2)*}(nœud 20), 51*(nœuds 15 à 18, 20), 52*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20), -57, 62, 87^{(1-2)*}(nœuds 11, 12, 18, 20), 112*, -118, -122, 128^{(0-1)*}, 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20), -172, 199⁽³⁾, 219*(nœuds 18, 20), 223*, 236*(nœuds 15 à 18, 20), 240*(nœuds 15 à 18, 20), 258*(nœud 20), 271^{(1-2)*}(nœuds 3, 13 à 18, 20),

Hispanotherium matritense sensu stricto : 85⁽²⁾, 167, 181, 212, -219⁽⁰⁾, -221, -271, -274, -275,

Hispanotherium matritense de Córcoles : -83⁽¹⁾, 107⁽²⁾, 180⁽¹⁾, 191, 255,

Nœud 22 : 13*(nœuds 15 à 18, 20, 21), 35^{(1-2)*}(nœuds 20, 21), 51*(nœuds 15 à 18, 20, 21), 77, 87^{(1-2)*}(nœuds 18, 20, 21), -97, 128^{(0-2)*}, 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20, 21), 195*, 219*(nœuds 18, 20, 21), 223^{(0-2)*}, 236*(nœuds 15 à 18, 20, 21), 261⁽²⁾, 264⁽³⁾, 267*,

« *Aegyrcitherium* » *beonense* : 37, -55, -56, 98, 104, 122, 222⁽¹⁾, 226⁽¹⁾, 252⁽²⁾, 255, 270,

Nœud 23 : 13*(nœuds 15 à 18, 20 à 22), 28*(nœuds 0 à 3, 13 à 17), 35^{(1-2)*}(nœuds 20 à 22), 51*(nœuds 15 à 18, 20 à 22), 71*, 83^{(1-2)*}, 85⁽⁰⁾, 87^{(1-2)*}(nœuds 18, 20 à 22), 114⁽³⁾, -124, 128^{(0-2)*}(nœud 22), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 22), 167, 173, 187^{(0-2)*}, 195*(nœud 22), 203*, 219*(nœuds 18, 20 à 22), 223^{(0-2)*}(nœud 22), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 22), 267*(nœud 22),

« *Beliajevina* » *tekkayai* : -87, -88, -103, -147⁽²⁾, 156⁽²⁾,

Nœud 24 : 13*(nœuds 15 à 18, 20 à 23), 28*(nœuds 0 à 3, 13 à 17, 23), 35^{(1-2)*}(nœuds 20 à 23), 51*(nœuds 15 à 18, 20 à 23), 67^{(1-2)*}, 71*(nœud 23), 83^{(1-2)*}(nœud 23), 87⁽³⁾, 118, 128^{(0-2)*}(nœuds 22, 23), 131*, 141*, 145*, 152*, 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 23), 166*, 171*, 174*, 187^{(0-2)*}(nœud 23), 195*(nœuds 22, 23), 203*(nœud 23), 219*(nœuds 18, 20 à 23), 223^{(0-2)*}(nœuds 22, 23), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 23), 267*(nœuds 22, 23),

« *Begertherium* » *borissiakii* : 100, 103⁽²⁾, 105⁽³⁾,

Nœud 25 : 13*(nœuds 15 à 18, 20 à 24), 28*(nœuds 0 à 3, 13 à 17, 23, 24), 51*(nœuds 15 à 18, 20 à 24), 71*(nœuds 23, 24), 78*, 83^{(1-2)*}(nœuds 23, 24), 112^{(1-2)*}, 126⁽²⁾, 131*(nœud 24), 141*(nœud 24), 142*, 145*(nœud 24), 152*(nœud 24), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 24), 166*(nœud 24), 171*(nœud 24), 174*(nœud 24), 187^{(0-2)*}(nœuds 23, 24), 195*(nœuds 22 à 24), 203*(nœuds 23, 24), 219*(nœuds 18, 20 à 24), 223^{(0-2)*}(nœuds 22 à 24), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 24), 267*(nœuds 22 à 24),

Procoelodonta mongoliense : 1, 11⁽²⁾, 26⁽²⁾, 39, -83⁽⁰⁾,

Nœud 26 : 24⁽¹⁾, 33, 51*(nœuds 15 à 18, 20 à 25), 66, 71*(nœuds 23 à 25), 83⁽³⁾, 109⁽²⁾, 112^{(1-2)*}(nœud 25), 131*(nœuds 24, 25), 152*(nœuds 24, 25), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 25), 171*(nœuds 24, 25), 174*(nœuds 24, 25), 187^{(0-2)*}(nœuds 23 à 25), 195*(nœuds 22 à 25), 203*(nœuds 23 à 25), 219*(nœuds 18, 20 à 25), 223^{(0-2)*}(nœuds 22 à 25), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 25), 267*(nœuds 22 à 25),

« *Hispanotherium* » sino-mongols (**nœud 27**) : 51*(nœuds 15 à 18, 20 à 26), 71*(nœuds 23 à 26), 85⁽¹⁾, 97, -103⁽⁰⁾, 108, -118, 124*, 152*(nœuds 24 à 26), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26), 171*(nœuds 24 à 26), 174*(nœuds 10 à 12, 24 à 26), 187^{(0-2)*}(nœuds 23 à 26), 191*(nœud 19), 195*(nœuds 22 à 26), 203*(nœuds 23 à 26), 212*(nœuds 1 à 3), 219*(nœuds 18, 20 à 26), 223^{(0-3)*}, 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 26), 267*(nœuds 22 à 26),

Nœud 28 : 7⁽¹⁾, 10*(nœuds 19, 26), 21, 25⁽¹⁾, 47⁽²⁾, 54⁽¹⁾, 57, 60^{(0-2)*}, 63⁽²⁾, 64⁽¹⁾, 69⁽¹⁾, 71*(nœuds 23 à 26), 76, 91^{(0-2)*}, 95*(nœud 15), 96*, 109⁽³⁾, 119, 123⁽¹⁾, 127, 152*(nœuds 24 à 26), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26), 171*(nœuds 24 à 26), 174*(nœuds 24 à 26), 195*(nœuds 22 à 26), 203*(nœuds 23 à 26), 210*(nœuds 3, 13 à 15), 219*(nœuds 18, 20 à 26), 223^{(0-2)*}(nœuds 22 à 26), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 26), 239*, -263⁽⁰⁾, 266*, 267*(nœuds 22 à 26),

Iranotherium morgani : 11, 34, 105⁽³⁾, 128⁽²⁾, 226⁽²⁾, 239, 252⁽²⁾,

Nœud 29 : 2, 3, 4, 7^{(1-2)*}, 8*, 25⁽²⁾, -40, 43*, -45, 46, 48, -49, 54^{(1-2)*}, 60^{(0-2)*}(nœud 28), 62*, 84*, 90^{(0-2)*}, 95*(nœuds 15, 28), 96*(nœud 28), 106*, -111⁽²⁾, 112⁽²⁾, -130, 136, 137, 143*, 152*(nœuds 24 à 26, 28), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26, 28), 171*(nœuds 24 à 26, 28), 174*(nœuds 24 à 26, 28), 195*(nœuds 22 à 26, 28), 203*(nœuds 23 à 26, 28), 210*(nœuds 3, 13 à 15, 28), 219*(nœuds 18 à 26, 28), 223^{(0-2)*}(nœuds 22 à 26, 28), 232*, 236*(nœuds 15 à 26, 28), 239*(nœud 28), 243^{(0-2)*}, 266*(nœud 28), 267*(nœuds 22 à 26, 28),

Parelasmotherium schansiense : 24⁽²⁾, -120, 123⁽²⁾, 132,

Nœud 30 : 5*, 7^{(1-2)*}(nœud 29), 8*(nœud 29), 11*, 17*, 24*, 27*(nœuds 15 à 17), 31*, 32*, 36^{(0-2)*}, 37, 42^{(1-2)*}, 43*(nœud 29), 54^{(1-2)*}(nœud 29), 60^{(0-2)*}(nœuds 28, 29), 62*(nœud 29), 64⁽²⁾, 69⁽²⁾, 84*(nœud 29), 95*(nœuds 15, 28, 29), 96*(nœuds 28, 29), 106*(nœud 29), 107⁽³⁾, -111⁽¹⁾, 112⁽³⁾, -121, -126, 152*(nœuds 24 à 26, 28, 29), 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26, 28, 29), 171*(nœuds 24 à 26, 28, 29), 174*(nœuds 24 à 26, 28, 29), 195*(nœuds 22 à 26, 28, 29), 203*(nœuds 23 à 26, 28, 29), 210*(nœuds

3, 13 à 15, 28, 29), 219*(nœuds 18, 20 à 26, 28, 29), 223^{(0-2)*}(nœuds 22 à 26, 28, 29), 232*(nœud 29), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 26, 28, 29), 239*(nœuds 28, 29), 243^{(0-2)*}(nœud 29), 262*, 266*(nœuds 28, 29), 267*(nœuds 22 à 26, 28, 29),

Sinotherium lagrelii : -63⁽¹⁾, -127, -161⁽⁰⁾,

Elasmotherium (nœud 31) : 5*(nœud 30), 7^{(1-2)*}(nœuds 29, 30), 8*(nœuds 29, 30), 11*(nœud 30), 17*(nœud 30), 24*(nœud 30), 27*(nœuds 15 à 17, 30), 31*(nœud 30), 32*(nœud 30), 36^{(0-2)*}(nœud 30), 42^{(1-2)*}(nœud 30), 43*(nœuds 29, 30), 59⁽²⁾, 62*(nœuds 29, 30), 64⁽³⁾, 69⁽³⁾, 89⁽²⁾, 90⁽³⁾, 93, 95*(nœuds 15, 28 à 30), 96*(nœuds 28 à 30), 102⁽²⁾, 106*(nœuds 29, 30), -111⁽⁰⁾, 117, 140^{(0-1-2)*}, 152*(nœuds 24 à 26, 28 à 30), 153⁽²⁾, 161⁽²⁾, 164*(nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26, 28 à 30), 171*(nœuds 24 à 26, 28 à 30), 174*(nœuds 24 à 26, 28 à 30), 195*(nœuds 22 à 26, 28 à 30), 203*(nœuds 23 à 26, 28 à 30), 210*(nœuds 3, 13 à 15, 28 à 30), 219*(nœuds 18, 20 à 26, 28 à 30), 236*(nœuds 15 à 18, 20 à 26, 28 à 30), 239*(nœuds 28 à 30), 243^{(0-2)*}(nœuds 29, 30), 262*(nœud 30), 266*(nœuds 28 à 30), 267*(nœuds 22 à 26, 28 à 30),

Elasmotherium caucasicum : 100, 105⁽³⁾,

Elasmotherium sibiricum : -120, 222⁽²⁾,

Rhinocerotidae (nœud 1). Dix synapomorphies définissent sans ambiguïté les Rhinocerotidae (Tableau 10). Trois d'entre elles – I₂ en forme de défense (79), I₃ (81) et C_{inf} (82) absentes – sont totalement exemptes d'homoplasie (I.C.=1). Vingt-quatre caractères ont une distribution incertaine. Seize d'entre eux, discutés dans le paragraphe précédent, peuvent être présents dès le nœud 0 (racine de l'arbre).

Les dix synapomorphies sont :

Le crâne brachycéphale (23).

La présence d'une crête sagittale sur le processus basilaire du basioccipital (44).

Les I₂ en forme de défense (79).

La perte de I₃ (81) et de C_{inf} (82). Ces disparitions paraissent étroitement liées.

L'antécrochet parfois présent sur les molaires supérieures (110). C'est l'état 1 du morphocline.

La présence d'une fosse alaire sur l'atlas (184). Ce caractère est également caractéristique des Rhinocerotidae pour Prothero *et al.* (1986).

L'allongement de la tubérosité postérieure du magnum (220).

Le rapport DT/H de l'astragale qui atteint ou dépasse 1 (252). C'est l'état 1 du morphocline.

La facette pour le péroné sur l'astragale, oblique (254).

Huit des vingt-quatre caractères ayant une distribution ambiguë peuvent indifféremment apparaître au nœud 1 ou aux nœuds suivants : la fusion fissure orbitaire-trou rond en un foramen orbitorond (16, I.C.=1), attestée au nœud 2, n'a pu être contrôlée chez *Trigonias osborni* ; l'angle symphyse/corpus mandibulae moyen (53, état 1 du morphocline) ; I¹ avec une section ovale (72, caractère à états multiples non additif) ; le bord distal de la face antérieure arrondi sur le semi-lunaire (212). Ce caractère est particulièrement homoplastique : I.C.=0,12 ; l'articulation distale pour le semi-lunaire dissymétrique sur le pyramidal (214), état 1 d'un morphocline chargé d'homoplasie (I.C.=0,25) ; l'articulation proximale pentagonale sur le Mc IV (230) et une facette pour le tibia parfois présente sur le calcanéum (265), non contrôlées chez *Trigonias osborni* et contradictoires chez les autres extra-groupes ; le bord proximal du Mt III (271). L'orientation de ce morphocline est impossible à établir. Les états équiprobables à ce nœud sont 0 (rectiligne) et 2 (sigmoïde).

Nœud 2. Sept synapomorphies soutiennent une proche parenté entre *Ronzotherium filholi* et le groupe interne *sensu lato* (Elasmotheriina et groupe de branchement). Vingt caractères ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 2.

Les sept synapomorphies sont :

L'apophyse postglénoïde régulièrement convexe (42). C'est l'état 1 du morphocline.

La perte de I³ (74) et de C^{sup} (75). Ces disparitions paraissent étroitement liées. On peut en revanche remarquer que ces dernières ne sont pas synchrones de celles de I₃ et de C_{inf}, opérées au nœud 1.

L'antécrochet parfois présent sur P⁴ (107). C'est l'état 1 du morphocline.

L'antécrochet plutôt présent sur les molaires supérieures (110). C'est l'état 2 du morphocline.

Le crochet plutôt présent sur les molaires supérieures (111). C'est l'état 2 du morphocline.

Le métastyle allongé sur M^{1-2} (120).

Certains caractères ambigus peuvent aussi bien être placés au nœud 2 qu'aux nœuds 0 ou 1 (6, 18, 28, 52, 56, 144, 160, 164, 188, 199). D'autres peuvent apparaître au nœud 1 (53, 72, 212, 214, 271). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Cinq autres caractères sont liés au nœud 2 ou aux nœuds suivants : le processus postorbitaire absent sur l'arcade zygomatique (12), attesté chez les Elasmotheriinae (nœud 13) mais qui n'a pu être vérifié ni chez *Protaceratherium minutum* ni *Plesiaceratherium mirallesi*. L'absence d'une telle structure chez *Ronzotherium filholi* peut donc être une convergence. Ce caractère est très homoplastique : I.C.=0,20 ; le profil dorsal du crâne concave (15), état 1 du morphocline qui conduit à un profil très concave. Il peut s'agir d'une convergence chez *R. filholi* ou d'une réversion au nœud 3 (le crâne est plat chez *P. minutum* et *P. mirallesi*) ; il en est de même pour les crêtes fronto-pariétales, réunies ou peu séparées (35) et le sillon lingual sur le *corpus mandibulae* présent chez le juvénile seul ou également chez l'adulte (58). Pour ces deux derniers caractères, il y a en outre lacune d'observation chez *P. minutum* ; la séparation des cônes linguaux (état 2) ou l'apparition d'un pont lingual (état 1) sur P^2 (94). Ce caractère à états multiples est non ordonné.

Nœud 3. Le nœud 3 est une trifurcation qui résume les deux positions possibles de *Protaceratherium minutum* : groupe-frère des Rhinocerotinae (Fig. 290B, p. 259) ou des Elasmotheriinae (Fig. 290A, 290C, p. 259). Dix-huit synapomorphies caractérisent de façon non ambiguë l'ensemble non nommé (*P. minutum*, Rhinocerotinae, Elasmotheriinae). Certaines sont optimisées chez *P. minutum* (17, 22, 201) et *Plesiaceratherium mirallesi* (22). Une de ces synapomorphies (133) est exempte d'homoplasie. Il s'agit de la présence d'un ectométalophe sur M^3 . Vingt-sept caractères ont une distribution incertaine.

Les dix-huit synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

La fusion de l'ectolophe et du métalophe en ectométalophe sur M^3 (133) (I.C.=1).

La trochlée de l'astragale peu oblique par rapport à l'articulation distale (259) (I.C.=0,50 ; I.R.=0,75).

L'articulation postéro-proximale absente entre le scaphoïde et le semi-lunaire (207) (I.R.=0,81).

L'émail dentaire ridulé au collet et arborescent au sommet de la couronne (67). C'est l'état 1 du morphocline (I.C.=0,40 ; I.R.=0,75).

Les racines des dents jugales reliées (70). C'est l'état 1 du morphocline (I.R.=0,75).

Le métalophe de P^{3-4} dirigé vers l'arrière et l'intérieur (103). C'est l'état 1 de ce caractère non ordonné (I.C.=0,40 ; I.R.=0,57).

L'hypolophide oblique sur les molaires inférieures (161). C'est l'état 1 du morphocline.

Le crochet toujours présent sur les molaires supérieures (111). C'est l'état 3 du morphocline. On peut remarquer que l'apparition d'un crochet constant sur les prémolaires et les molaires supérieures est simultanée.

Le crochet toujours présent sur P^{2-4} (84). C'est l'état 2 du morphocline.

Le *collum tali* bas (256).

Le débouché lingual de la vallée postérieure des prémolaires inférieures en « V » (146).

Les crêtes temporale et nuchale séparées par une zone en dépression (17).

Le bord postérieur de l'os ptérygoïde proche de la verticale (22).

Le profil postérieur de l'ectolophe concave (122).

La facette pour le péroné parfois présente sur le calcanéum (264). C'est l'état 1 du morphocline.

Le cingulum labial toujours absent sur les prémolaires supérieures (83). C'est l'état 3 du morphocline.

Le radius et le cubitus en contact ou soudés (201).

Le métalophe court sur M^{1-2} (121) (I.C.=0,11 ; I.R.=0,27).

Certains caractères (28, 52, 56, 144, 164, 188, 199) sont indifféremment situés aux nœuds 0, 1, 2 ou 3. Trois (18, 212, 214) peuvent remonter aux nœuds 1 ou 2 et cinq autres (12, 15, 35, 58, 94) au nœud 2.

Enfin, douze caractères apparaissent au nœud 3 ou aux nœuds suivants. Ils sont en général très homoplastiques. L'ambiguïté est majoritairement liée aux états contradictoires chez *P. minutum*, les Elasmotheriinae et les Rhinocerotinae : l'incision nasale profonde (3), observée chez *P. minutum* et *P. mirallesi* (I.C.=0,12) ; la perte de I² (73), attestée au nœud 14 mais non contrôlée chez *P. minutum* ni *P. mirallesi* (caractère peu homoplastique : I.R.=0,75) ; la médifossette parfois présente sur P³⁻⁴ (100). Cette structure résulte de la jonction de la crista et du crochet. La médifossette est absente chez les Elasmotheriinae, plutôt absente chez *P. minutum* et de fréquence incertaine chez les Rhinocerotinae ; le cingulum labial plutôt absent sur les molaires supérieures (109), caractère chargé d'homoplasie (I.C.=0,21) ; l'étranglement du protocône plutôt ou toujours présent sur M¹⁻² (115) ; l'individualisation de l'hypocône sur M² (129), sujette à de nombreuses homoplasies (I.C.=0,14) ; D₁, toujours caduque chez les Elasmotheriinae (151). Elle est parfois caduque chez les Rhinocerotinae mais toujours présente chez *P. minutum* ; le scaphoïde plus haut à l'avant qu'à l'arrière (210), caractère aux multiples convergences et réversions (I.C.=0,12) ; la fusion fréquente des facettes Cc 2 et Cc 3 sur l'astragale (263), caractère dont la distribution est très contradictoire même chez les extra-groupes (I.C.=0,23) ; la facette pour le tibia toujours présente sur le calcanéum (265). Elle est absente chez *P. minutum* ; sur le Mt III, le bord proximal de la face antérieure sigmoïde (271) et l'élargissement distal de la diaphyse (274). Présent chez les Elasmotheriinae et *P. minutum*, ce dernier est absent chez les Rhinocerotinae. Ces deux caractères sont labiles (I.C.=0,22 et 0,20).

Rhinocerotinae (nœud 4). Dix-huit synapomorphies attestent de façon non ambiguë la monophylie des Rhinocerotinae, mais une seule est dépourvue d'homoplasie (l'atlas pourvu de cavités condyliennes réniformes, 186). Vingt-deux caractères ont une distribution incertaine.

Les dix-huit synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Les cavités condyliennes réniformes sur l'atlas (186). Ce caractère non homoplastique (I.C.=1 ; I.R.=1) n'a pu être contrôlé chez *D. armatum*.

L'extrémité distale robuste sur le péroné (249). Il y a lacune d'observation chez *P. minutum* (I.C.=0,50 ; I.R.=0,85).

La coulisse latérodistale du péroné en position médiane (251). Ce caractère n'a pas été contrôlé chez *P. minutum*. La parcimonie implique une convergence chez les Elasmotheriina descendant du nœud 16.

Les plis secondaires présents sur D² (168). Il y a lacune d'observation chez *Diceratherium armatum* (I.C.=0,50 ; I.R.=0,80).

La symphyse mandibulaire épaisse (54). C'est l'état 1 du morphocline, qui apparaît indépendamment chez *Iranotherium morgani* (I.C.=0,40 ; I.R.=0,72).

Le tubercule articulaire individualisé sur le squamosal (39). Il y a convergence chez l'élasmothériiné *Procoelodonta mongoliense* (I.R.=0,70).

L'arête médiane absente sur le condyle occipital (50). Ce caractère n'a pu être contrôlé chez *P. minutum*.

Le cingulum labial réduit sur les prémolaires inférieures (150) (I.C.=0,50 ; I.R.=0,50).

La M³ triangulaire (134). Ce caractère n'est pas observé chez les autres taxons de l'analyse.

Le cingulum lingual parfois absent sur les molaires supérieures (114). C'est l'état 1 du morphocline, qui apparaît aussi chez l'élasmothériiné *Bugtirhinus praecursor* (I.R.=0,70).

L'arcade zygomatique basse (11). C'est une réversion (I.C.=0,28 ; I.R.=0,54).

Le trigonide arrondi sur les jugales inférieures (142). Il y a convergence chez les Elasmotheriina descendant du nœud 26.

Le crochet parfois digité sur les prémolaires supérieures (85). C'est l'état 1 du morphocline (I.C.=0,18 ; I.R.=0,35). Ce caractère ne peut être contrôlé que chez les taxons dont les prémolaires sont pourvues de crochet. Cependant, la parcimonie implique que chez les taxons non contrôlés (dont les extra-groupes), le crochet – s'il était présent – serait « le plus souvent digité » (état 2). L'orientation du caractère pourrait donc être inversée et l'état 1 considéré comme une réversion (peu vraisemblable).

Le sillon antérodistal absent sur le tibia (242). La convergence est attestée chez les Elasmotheriina descendant du nœud 18.

Le bord médial de la cavité glénoïde rectiligne (191). L'état plésiomorphe a été optimisé chez les Elasmotheriinae (non contrôlé chez *D. armatum*). Ce caractère est très labile (I.C.=0,16).

La gouttière distale présente sur l'épicondyle de l'humérus (196). Ce caractère est récurrent (I.C.=0,20).

La facette postérieure parfois présente sur le Mc II (226). C'est l'état 1 de ce morphocline très homoplastique (I.C.=0,18).

Certains caractères dont la distribution est incertaine peuvent être présents dès les nœuds 0 à 3 (28, 52, 144, 164, 188, 199), des nœuds 1 à 3 (214), aux nœuds 2 et 3 (12, 15, 35, 58, 94), ou au nœud 3 (3, 73, 100, 115, 129, 263). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Enfin trois caractères apparaissent au nœud 4 ou aux nœuds suivants : le *foramen transversarium* sur l'atlas masqué par l'articulation pour l'axis (189), seulement attesté au nœud 7, en raison des nombreuses lacunes d'observation (I.C.=1) ; l'apophyse postglénoïde en dièdre droit sur le squamosal (42), attestée chez les Teleoceratina (nœud 6) et apparaissant peut-être chez les Rhinocerotini (nœud 5) ; la coulisse à l'extrémité distale du péroné (250), profonde chez les Rhinocerotini (nœud 5) et superficielle chez les Teleoceratina (nœud 6), caractère homoplastique (I.C.=0,25).

Rhinocerotini (nœud 5). Douze synapomorphies, dont une réversion, définissent de manière non ambiguë les Rhinocerotini. Aucune n'est dépourvue d'homoplasie. Trente-deux caractères ont une distribution incertaine.

Les douze synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

La facette pour le magnum sur le Mc II en bande (224) (I.C.=0,50 ; I.R.=0,83).

La facette postéroproximale présente entre le scaphoïde et le semi-lunaire (207). C'est une réversion (I.C.=0,33 ; I.R.=0,81).

Les processus posttympanique et paroccipital nettement séparés (46). La convergence est attestée chez les Elasmotheriina descendant du nœud 29 (I.R.=0,71).

L'angle diaphyse-olécrane fermé sur le cubitus (205). Ce caractère apparaît par convergence au nœud 18.

Le repli de l'ectolophide absent sur D_{2-3} (177). La convergence est attestée chez les Elasmotheriina descendant du nœud 20.

Le Mc V vestigial (231). La main est tridactyle (réversion invraisemblable) et l'apophyse postérodistale arrondie sur le tibia (247). Pour ces deux caractères, il y a convergence avec les Elasmotheriinae (nœud 13).

La fermeture occasionnelle de la vallée postérieure sur D_2 (180). C'est l'état 1 du morphocline, partagé par *Hispanotherium matritense* (Córcoles).

D_1 généralement caduque (151). C'est l'état 2 du morphocline. Même si ce caractère est homoplastique, la transformation vers l'état 2 est propre aux Rhinocerotini.

Le profil transversal du tubercule articulaire concave sur le squamosal (40) et le *foramen magnum* subtriangulaire (49). Il y a convergence de ces deux traits chez les Elasmotheriini.

Le tubercule nuchal développé (20). C'est l'état 1 du morphocline, dont la distribution des états est très contradictoire chez les extra-groupes (états 0 et 2) (I.C.=0,22 ; I.R.=0,41).

Sur les trente-deux caractères dont la distribution est incertaine, certains peuvent être liés aux nœuds 0 à 4 (28, 52, 144, 164, 188, 199), aux nœuds 1 à 4 (214), 2 à 4 (58, 94), 3 ou 4 (3, 100, 115, 129, 263). D'autres sont peut-être présents au nœud 0 (97) ou au nœud 4 (42, 189, 250).

Enfin, quatorze caractères apparaissent peut-être au nœud 5. Tous sont très homoplastiques (I.R.<0,80) : les crêtes fronto-pariétales (35). Des crêtes très séparées (état 2 du morphocline) sont attestées chez les Rhinocerotina (nœud 8), mais la distribution est très contradictoire chez les Teleoceratina (nœud 6) : pour trois taxons contrôlés, trois états sont observés ; le sillon lingual absent sur le *corpus mandibulae*, chez l'adulte et/ou le juvénile (57) ; I_1 à couronne simple (77).

Ce caractère est très sujet à convergences (I.C.=0,20). Il s'agit de convergences car les réversions sont peu probables dans ce cas ; le cingulum labial toujours absent (109) et le cingulum lingual plutôt absent (114) sur les molaires supérieures ; le cingulum lingual (147) et le cingulum labial (149) absents sur les prémolaires inférieures. Ces quatre derniers caractères sont également très homoplastiques (I.C. compris entre 20 et 25) ; la *fossa olecrani* basse sur l'humérus (193) ; la coulisse des extenseurs du carpe faible sur le radius (202) ; l'insertion de l'extenseur du carpe saillante sur les métacarpiens (232) ; le troisième trochanter très développé (239) et la trochlée rotulienne rectiligne (241) sur le fémur ; la facette pour le péroné toujours présente sur le calcanéum (264). Ce caractère apparaît ou disparaît à de nombreuses reprises (I.C.=0,18), tout comme la présence d'une facette pour le cuboïde sur le Mt III (275).

Teleoceratina (nœud 6). Neuf synapomorphies (dont deux réversions) supportent la monophylie des Teleoceratina. Il s'agit essentiellement de caractères postcrâniens. Trois synapomorphies concernant le cubitus (206), le Mc III (229) et la brachypodie (279) sont exemptes d'homoplasie. Trente-deux caractères ont une distribution ambiguë.

Les neuf synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Le tubercule antérieur présent à l'extrémité distale du cubitus (206) (I.C.=1 ; I.R.=1).

La face pour l'unciforme du Mc III invisible en vue antérieure (229). La facette articulaire est peu convexe, ce qui limite les mouvements de flexion-extension du métacarpe.

La brachypodie (279). Les membres sont trapus et leurs extrémités raccourcies. La brachypodie est un phénomène unique chez les taxons contrôlés. Elle atteint un paroxysme chez *Teleoceras fossiger* (I.C.=1 ; I.R.=1).

La face Cc 1 de l'astragale presque plane (262). Le même caractère est observé chez *Elasmotherium sibiricum* (I.C.=0,50 ; I.R.=0,66).

La section en amande de I¹ (72). C'est une réversion (état 0 du caractère) (I.R.=0,57).

Le rapport DT/H de l'astragale qui atteint ou dépasse 1,20 (252). C'est l'état 2 du morphocline. Ce caractère est en partie lié à la brachypodie, mais certains Elasmotheriina non brachypodes possèdent un astragale aussi large (« *Aegyrcitherium beonense*, *Iranotherium morgani* »).

Le *collum tali* haut (256). C'est une réversion (I.C.=0,25 ; I.R.=0,62).

La butée postérieure de l'articulation pour le cuboïde sur l'astragale absente (257). Cette disparition autorise les mouvements d'hyperflexion du tarse-métatarse.

L'insertion des muscles interosseux courte sur les métapodes (282). On pourrait penser ce caractère uniquement lié à la brachypodie, mais l'elasmothériiné *Diceratherium armatum*, aux membres graciles, est également caractérisé par une insertion courte des muscles interosseux.

Plusieurs caractères peuvent également apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 5 (28, 52, 164, 188), des nœuds 1 à 5 (214), des nœuds 2 à 5 (94), des nœuds 3 à 5 (3, 115, 129), aux nœuds 0 ou 5 (97), aux nœuds 4 ou 5 (189), ou encore au nœud 5 (35, 77, 109, 114, 147, 149, 193, 239, 264).

Les caractères suivants sont indifféremment présents ou absents au nœud 6 : le métalophe continu sur M¹ (125) (I.C.=0,25 ; I.R.=0,81) ; l'espace déprimé entre les crêtes temporale et nuchale (17) et le canal rachidien en ampoule sur l'atlas (183) : lacunes d'observation chez *Brachypotherium brachypus*, homoplastiques chez les autres taxons (I.C.=0,20) ; les processus posttympanique (47) et paroccipital (48) bien développés ; le métalophe court sur M¹⁻² (121), un des plus mauvais I.C. (0,11) ; la vallée postérieure des prémolaires inférieures en U (146), la tubérosité postérieure du magnum courte (220) : réversions possibles chez *B. brachypus* et *P. douvillei* ; les radius et cubitus en contact et parfois soudés (201) ; la coulisse médiodistale parfois ou toujours absente sur le tibia (243) ; l'articulation oblique pour le péroné sur l'astragale (254) ; la présence d'une grande facette pour le cuboïde sur le Mt III (276).

La distribution incertaine de la plupart de ces caractères (47, 48, 121, 125, 146, 201, 220, 243, 254, 276) est due aux morphologies contradictoires observées chez les trois Teleoceratina contrôlés. Ainsi, la plupart d'entre eux peuvent également être liés au nœud suivant (nœud 7).

Nœud 7. Douze synapomorphies (dont une réversion) permettent de réunir *Teleoceras fossiger* et *Prosantorhinus douvillei*. Trois synapomorphies, concernant D_2 (180⁽³⁾ et 182⁽¹⁾) et l'astragale (260), sont exemptes d'homoplasie. Vingt-deux caractères ont une distribution incertaine.

Les douze synapomorphies – majoritairement des caractères postcrâniens – sont, par degré croissant d'homoplasie :

La vallée postérieure de D_2 toujours fermée (180). C'est l'état 3 du morphocline.

Le sillon lingual parfois présent sur D_2 (182). C'est l'état 1 du morphocline.

L'expansion de la facette Cc 1 parfois absente (260) (I.C.=1 ; I.R.=1).

Le métalophe de P^2 transversal (95). Il y a convergence avec les Elasmotheriina descendant du nœud 16 (I.C.=0,50 ; I.R.=0,84).

L'antécrochet toujours présent sur P^4 (107). L'état 3 du morphocline apparaît indépendamment au nœud 30.

La jonction des facettes latérales sur le Mc II (227). Il y a convergence chez *I. morgani* et les rhinocéros africains (nœud 12).

Le grand trochanter bas (234). Ce caractère est également observé chez les Elasmotheriini et les Rhinocerotina descendant du nœud 10 (I.C.=0,25 ; I.R.=0,62).

Le mésostyle présent sur M^2 (130). Cette structure est récurrente chez les Rhinocerotidae (I.C.=0,16 ; I.R.=0,66).

Le paralophide simple sur D_2 (179). C'est une réversion, également observée chez *Plesiaceratherium mirallesi*.

La facette postérieure pour le Mt II absente sur le Mt III (272). Il y a notamment convergence avec *P. mirallesi*.

L'expansion postérieure de la facette pour le scaphoïde haute sur le radius (204). Ce caractère est également observé chez *Bugtirhinus praecursor* et « *Begertherium* » *grimmi*.

La base antérieure du processus zygomatique abaissée (10). Ce caractère est particulièrement homoplastique (I.C.=0,12 ; I.R.=0,30).

Plusieurs caractères dont la distribution est ambiguë peuvent apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 6 (28, 52), des nœuds 2 à 6 (58), des nœuds 3 à 6 (3, 129), des nœuds 4 à 6 (189). La distribution incertaine d'autres caractères (47, 48, 121, 125, 146, 201, 220, 243, 254, 276) est due aux morphologies contradictoires observées chez les trois Teleoceratina contrôlés. Il peuvent également être liés au nœud précédent (nœud 6).

Enfin, les lacunes d'observation chez *P. douvillei* (position du foramen infraorbitaire (2), position de l'arcade zygomatique (11), indice zygomatique (34), crête sagittale sur le basioccipital (44) et orientation du *ramus* (60)) ou chez *T. fossiger* (nombre de racines sur D_1 (152)) expliquent l'ambiguïté concernant ces caractères au nœud 7.

Rhinocerotina (nœud 8). La monophylie des Rhinocerotina est soutenue par dix-sept synapomorphies, dont une réversion. Aucune n'est dénuée d'homoplasie. Le groupe comprend les cinq espèces actuelles de rhinocéros et le rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*). Vingt-deux caractères ont une distribution incertaine.

Les dix-sept synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

La corne nasale médiane présente (27). Ce caractère est également attesté chez les Elasmotheriina descendant du nœud 18 (I.R.=0,81).

L'extrémité rostrale large des nasaux (24). C'est l'état 1 du morphocline, qui apparaît chez les Elasmotheriina descendant du nœud 26 (I.C.=0,40 ; I.R.=0,75).

Les nasaux scindés dans leur partie rostrale (25). C'est l'état 1 du morphocline, partagé par les Elasmotheriina descendant du nœud 18.

La tendance à l'ossification de la cloison nasale (4). La convergence est observée chez les Elasmotheriina descendant du nœud 29 (I.R.=0,60).

Ces quatre caractères de la région nasale sont acquis simultanément chez les Rhinocerotina, mais de manière diachrone chez les Elasmotheriina.

Le ciment présent sur les dents jugales (65). Il y a convergence avec les Elasmotheriinae (I.C.=0,50 ; I.R.=0,87).

La constriction du protocône plutôt absente sur P³⁻⁴ (101). C'est l'état 1 du morphocline (I.C.=0,80).

Le bord proximal dissymétrique du trapézoïde (216) (I.R.=0,81) et la tubérosité postéroproximale en bande sur le Mt IV (277) (I.R.=0,77). Les *Elasmotheriina* descendant du nœud 17 acquièrent indépendamment ces deux caractères (lacunes d'observation chez *Kenyatherium bishopi* et *B. praecursor*).

Le pli du métacône absent sur M¹⁻² (119). Ce caractère apparaît indépendamment au nœud 28 (I.R.=0,75).

P¹ parfois absente chez l'adulte (91). C'est l'état 1 du morphocline.

Le mésostyle présent sur D³⁻⁴ (166). Ce caractère est optimisé chez *Dicerorhinus sumatrensis* et *Rhinoceros sondaicus*. Il y a convergence au nœud 26.

La face proximale du Mc IV triangulaire (230). C'est l'état 2 du morphocline, également partagé par les *Elasmotheriinae*. La *fovea capitis* basse et large (238). Ce caractère, optimisé chez *Diceros bicornis*, apparaît de manière convergente chez *Diceratherium armatum* et *Menoceras arikarensis*.

L'antécrochet toujours absent sur P⁴ (107). C'est une réversion (état 0 du morphocline).

Le bord caudal de la trochlée astragalienne subrectiligne (258). C'est un caractère qui apparaît à de multiples reprises chez les *Rhinocerotidae* (I.C.=0,16 ; I.R.=0,54).

Le cingulum lingual parfois présent (87⁽¹⁾), mais réduit (88) sur P²⁻⁴. Ces caractères sont particulièrement homoplastiques (I.C.=0,15 et 0,20).

Plusieurs caractères peuvent également apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 5 (52, 144, 199), des nœuds 1 à 5 (214), des nœuds 2 à 5 (58), des nœuds 3 à 5 (100, 115), aux nœuds 4 ou 5 (189), ou encore seulement au nœud 5 (57, 193, 202, 232, 239, 241, 264, 275). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Enfin, six caractères ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 8. Leur distribution est irrésolue en raison des états contradictoires présents aux nœuds 9, 10 et 11 : le faible développement sagittal du *ramus* (61), attesté chez *Rhinoceros* (nœud 9) et chez *D. sumatrensis*, mais absent chez les taxons descendant du nœud 11 ; l'antécrochet sur les molaires supérieures (110) est toujours absent (état 0 du morphocline) chez *Rhinoceros* et chez *D. sumatrensis*, mais parfois présent (état 1) au nœud 11 (I.R.=0,84) ; le crochet sur les molaires supérieures (111) est toujours présent chez *C. simum* et *C. antiquitatis* (état 3 du morphocline) et plutôt présent (état 2) chez les quatre autres *Rhinocerotina* contrôlés ; le caractère 112 (crista sur les molaires supérieures) est présent sous quatre états différents chez les *Rhinocerotina*. Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,18) ; le paralophide recourbé sur P₂ (154) et les reliefs intermédiaires bas et mousses (280, peu homoplastique : I.R.=0,83) ne sont attestés qu'aux nœuds 9 et 11.

***Rhinoceros* (nœud 9).** Dix synapomorphies homoplastiques, dont deux réversions, définissent le genre *Rhinoceros*. Huit caractères ont une distribution irrésolue.

Les dix synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

L'apophyse postérieure basse sur le tibia (246) (I.R.=0,80).

Le sillon lingual présent sur le *corpus mandibulae* (57). Cette réversion (I.C.=0,20 ; I.R.=0,63) apparaît également chez les *Elasmotheriina* descendant du nœud 21.

Le pseudo-méat auditif externe complètement fermé (18). C'est l'état 2 du morphocline. Il y a convergence chez *Coelodonta antiquitatis* et *Diceratherium armatum* (I.R.=0,41).

Le vomer acéré (38). C'est une réversion, qui caractérise également *Brachypotherium brachypus*. Il y a de nombreuses lacunes d'observation chez les autres taxons de l'analyse.

L'angle faible symphyse/*corpus mandibulae* (53). C'est l'état 2 du morphocline, observé chez *B. brachypus*, *Coelodonta antiquitatis* et *Diceratherium armatum*.

Le contact constant entre la facette pour le pyramidal et la facette pour le Mc V sur l'unciforme (222). C'est l'état 2 du morphocline, que l'on retrouve chez *Elasmotherium sibiricum* (I.R.=0,28).

L'étranglement distal présent sur la diaphyse du Mt III (274).

L'indice zygomatique élevé (34). L'indice zygomatique est supérieur à 1,5. Ce caractère apparaît indépendamment chez *Teleoceras fossiger* et *Iranotherium morgani* (I.R.=0,25).

L'échancrure médiale absente sur le magnum (218). C'est l'état 0 de ce caractère non ordonné, qui apparaît également chez *Prosantorhinus douvillei*.

La fusion constante des facettes proximales entre radius et cubitus (199). C'est l'état 3 du morphocline. Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,15).

Plusieurs caractères sont peut-être présents à certains nœuds précédents : des nœuds 0 à 5 (52), des nœuds 0 à 5 ou 8 (144), des nœuds 3 à 5 ou 8 (100), aux nœuds 4, 5 ou 8 (189), ou encore au nœud 8 (112). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Trois caractères des dents de lait ont une distribution incertaine en raison des lacunes d'observation chez *R. unicornis* et les autres Rhinocerotina (optimisation impossible) : l'étranglement du métaconide sur les dents de lait inférieures (172), le sillon antérieur de l'ectolophide (178, peu homoplastique : I.R.=0,83) et la fermeture de la vallée postérieure (180) sur D_2 , tous trois présents chez *R. sondaicus*.

Nœud 10. Huit synapomorphies homoplastiques, dont une réversion, supportent de manière non ambiguë la monophylie de l'ensemble non nommé (*Dicerorhinus sumatrensis* (*Coelodonta antiquitatis* (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*))), qui regroupe les Rhinocerotina bicornes contrôlés dans l'analyse. La distribution de vingt-six caractères est incertaine.

Les huit synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

L'articulation semi-lunaire/cubitus (211). Il y a convergence avec les Elasmotheriina descendant du nœud 17 (I.R.=0,83).

La corne frontale (31). Il y a convergence avec *Elasmotherium sibiricum* (I.R.=0,75).

Le mésostyle présent sur M^2 (130). Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,16 ; I.R.=0,66).

Le crâne dolichocéphale (23). C'est une réversion, observée chez les Elasmotheriinae (nœud 13).

Le grand trochanter bas (234). Il y a convergence avec les Elasmotheriinae et les Teleoceratina descendant du nœud 7 (I.R.=0,62).

L'articulation pour l'axis concave sur l'atlas (187). C'est l'état 2 de ce caractère non additif. Il y a convergence avec les Elasmotheriina évolués descendant du nœud 28 (plusieurs optimisations, toutefois).

L'articulation distale pour le semi-lunaire en L couché sur le pyramidal (214). C'est l'état 2 du morphocline. Cet état n'est observé chez aucun autre taxon de l'analyse.

La suture jugal-squamosal rugueuse (14). Il y a convergence chez *Prosantorhinus douvillei* (I.R.=0,33).

Certains caractères ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 10. Ils peuvent être présents aux nœuds précédents : au nœud 0 (181), des nœuds 0 à 3 (56), des nœuds 1 à 3 (18), des nœuds 2 à 5 (58), des nœuds 0 à 5 ou 8 (52, 144, 199), des nœuds 3 à 5 ou 8 (115), aux nœuds 4, 5 ou 8 (189), aux nœuds 5 ou 8 (193, 202, 239, 241, 275), ou encore au nœud 8 (61, 110, 111, 154, 280).

La distribution ambiguë des relations antécrochet-hypocône sur M^1 (126) est due à l'optimisation de ce caractère (codé « - ») chez *D. sumatrensis* et *Rhinoceros*. En effet, l'antécrochet est toujours absent sur les molaires supérieures attribuées à ces taxons et il ne peut donc y rejoindre l'hypocône. Pour les Rhinocerotina, une telle jonction n'est attestée que chez *C. simum* et *C. antiquitatis*. Compte tenu de la topologie des nœuds 10 et 11, deux scénarios sont équiprobables : la jonction apparaît indépendamment chez *C. simum* et *C. antiquitatis* ; la jonction, opérée dès le nœud 10, est perdue chez *D. bicornis* (réversion).

Cinq caractères des dents de lait ont une distribution incertaine en raison de lacunes d'observation chez *Dicerorhinus sumatrensis* : les plis secondaires sur D^2 (168, peu homoplastique : I.C.=0,80), absents au nœud 11 mais présents chez les autres Rhinocerotina ; l'absence de I^1 (163), constatée chez *C. simum* et *C. antiquitatis*. Ce locus est conservé chez *D. bicornis*. La réversion est difficilement envisageable dans ce cas ; le mésostyle sur D^2 (165), dont la présence est attestée au nœud

11 ; l'étranglement de l'entoconide (173) et le pli du protoconide (174) sur les dents de lait inférieures, seulement contrôlés chez *C. simum*. L'optimisation était impossible.

Enfin, un caractère postcrânien peut apparaître au nœud 10 : l'absence de facette pour le trapèze sur le Mc II (228). Celle-ci est constatée chez *C. simum*, *D. bicornis* et *D. sumatrensis*, alors que la facette est toujours présente chez *C. antiquitatis*.

Nœud 11. Vingt-et-une synapomorphies, dont quatre réversions, définissent sans ambiguïté le taxon non nommé (*Coelodonta antiquitatis* (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*)). Deux synapomorphies, concernant le frontal (9) et le pyramidal (215), sont exemptes d'homoplasie. Trente-cinq caractères ont une distribution ambiguë.

Les vingt-et-une synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

L'absence de processus postorbitaires sur le frontal (9). Ce caractère n'apparaît chez aucun autre taxon de l'analyse (I.C.=1).

L'articulation distale du pyramidal elliptique (215). Ce caractère n'apparaît chez aucun autre taxon de l'analyse (I.C.=1). L'extrémité rostrale des nasaux très large (24). C'est l'état 2 du morphocline. Il y a convergence avec l'elasmotheriiné *Parelasmotherium schansiense* (I.R.=0,75).

L'émail chagriné, arborescent (67). C'est l'état 2 du morphocline. Il y a convergence attestée avec les Elasmotheriina descendant du nœud 25 (convergence possible dès le nœud 26) (I.R.=0,75).

La symphyse mandibulaire grêle (54). C'est une réversion (état 0 du morphocline) (I.R.=0,72).

La perte totale de la denture antérieure définitive : I¹ (71) : convergence avec les Elasmotheriina descendant du nœud 29 ; I₁ (76) : convergence attestée avec les Elasmotheriina descendant du nœud 28 ; I₂ (78) : convergence avec les Elasmotheriina descendant du nœud 26. Les réversions sont ici invraisemblables.

La base très convexe du *corpus mandibulae* (59). C'est l'état 2 du morphocline. Il y a convergence attestée chez *Elasmotherium* (nœud 31).

L'étranglement du protocône plutôt absent (115). C'est l'état 1 du morphocline, qui n'est attesté chez aucun autre taxon de l'analyse.

Les couronnes hautes (68). La convergence, très fréquente, est constatée chez les Elasmotheriina descendant du nœud 17 (possible dès le nœud 15), chez *Rhinoceros unicornis* et *Teleoceras fossiger*.

L'arête médiane sur le condyle occipital présente (50). C'est une réversion (I.R.=0,60).

Le *ramus* incliné vers l'arrière (60). C'est l'état 2 de ce morphocline. Il y a convergence avec *Elasmotherium* (lacunes d'observation chez les autre Elasmotheriina évolués).

La facette articulaire pour le péroné oblique sur l'astragale (254). Ce caractère définit également les Elasmotheriini.

Le contact ponctuel ou absent entre nasal et lacrymal (6). Hormis les taxons descendant du nœud 11, ce caractère n'a été constaté que chez deux extra-groupes (*Tapirus terrestris* et *Trionias osborni*).

La médifossette plutôt présente (100). C'est l'état 2 du morphocline. La convergence est observée chez *Menoceras arikareense* et *P. mirallesi*.

Le *foramen vertebrale lateralis* présent sur l'atlas (185). Il y a convergence chez *Rhinoceros unicornis*.

La face antérieure du semi-lunaire mousse (213). La convergence est attestée chez *P. douvillei* et *Protaceratherium minutum*.

La gouttière distale de l'épicondyle absente sur l'humérus (196). C'est une réversion. Ce caractère est porteur d'homoplasie (I.C.=0,20).

La cavité glénoïde ovale de l'omoplate (191). C'est une réversion. Ce caractère est tres homoplastique (I.C.=0,16).

La protubérance occipitale externe plane (36). C'est l'état 1 de ce caractère non ordonné. Il y a convergence avec *Plesiaceratherium mirallesi* et *Prosantorhinus douvillei* (I.R.=0,25).

Certains caractères peuvent être présents aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 5, 8 ou 10 (52, 144, 199), des nœuds 0 à 3 ou 10 (56), aux nœuds 0 ou 10 (181), des nœuds 1 à 3 ou 10 (18), des nœuds 2 à 5 ou 10 (58), aux nœuds 4, 5,

8 ou 10 (189), aux nœuds 5, 8 ou 10 (202, 241, 275), aux nœuds 8 ou 10 (111), ou encore au nœud 10 (126, 163, 173, 174, 228). La distribution ambiguë de ces caractères est discutée dans les paragraphes correspondants.

D'autres caractères, non nécessairement liés au seul nœud 11, apparaissent peut-être au nœud suivant (nœud 12). Tous sont très homoplastiques : le bord antérieur de l'orbite au niveau de M^3 (7) ; la face occipitale inclinée vers l'arrière (19) ; le cingulum lingual plutôt absent (87), caractère très homoplastique (I.C.=0,15), et la postfossette large (89) sur P^{2-4} ; la médifossette plutôt présente sur les molaires supérieures (113) ; la M^3 triangulaire (134) ; l'entoconide élargi sur les dents inférieures (145) ; la vallée postérieure de P_2 plutôt fermée (156). Tous ces caractères sont connus à l'état apomorphe chez *C. antiquitatis* et *C. simum*, mais à l'état plésiomorphe chez *D. bicornis* ; le sillon postérieur absent sur l'ectométalophe de M^3 (138) et le trigonide arrondi sur les dents inférieures (142). Ces deux caractères récurrents (I.C.=0,20) sont connus à l'état plésiomorphe chez *C. antiquitatis* et *C. simum*, mais à l'état apomorphe chez *D. bicornis* ; la base antérieure du zygomatique basse (10) (I.C.=0,12) et le segment dentaire restreint à la moitié antérieure du crâne (21). Ces deux caractères sont connus à l'état apomorphe chez *C. antiquitatis* et *D. bicornis*, mais à l'état plésiomorphe chez *C. simum*. La facette pour le péroné toujours présente sur le calcaneum (264). Ce caractère homoplastique (I.C.=0,18) est connu à l'état apomorphe chez *C. simum*, mais à l'état plésiomorphe chez *C. antiquitatis* et *D. bicornis*.

Trois scénarios sont envisageables pour tous ces caractères où réversion et convergence sont autorisées : l'état apomorphe est acquis au nœud 11 et il y a réversion chez l'un des deux taxons descendant du nœud 12 ; l'état apomorphe n'apparaît qu'au nœud 12 et il y a convergence chez *C. antiquitatis* et l'autre taxon descendant du nœud 12 ; l'état apomorphe n'est présent à aucun des nœuds internes et il y a convergence chez *C. antiquitatis* et ce même taxon descendant du nœud 12. Il est impossible de trancher sur la seule base de la parcimonie avec le présent échantillonnage taxonomique.

Les caractères 20 (développement du tubercule nuchal) et 112 (crista sur les molaires supérieures) posent des problèmes similaires.

En revanche, l'in vraisemblance d'une réversion pour le caractère 151 (D_1 plutôt/toujours absente), permet de proposer un seul scénario : dans ce cas précis, l'état présent aux nœuds 11 et 12 est l'état 2 (D_1 plutôt absente) et l'état 3 (D_1 toujours absente) apparaît indépendamment chez *C. antiquitatis* et *C. simum*.

Nœud 12. Quatorze synapomorphies homoplastiques (essentiellement crâniennes et postcrâniennes), dont cinq réversions, rapprochent les rhinocéros africains actuels, *Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis*. Vingt-sept caractères ont une distribution ambiguë.

Les quatorze synapomorphies sont :

Le bord antérieur de l'articulation proximale en « M » (197) et l'insertion déprimée du biceps brachial sur le radius (200). Pour ces deux caractères qui n'en sont qu'un (*a posteriori*), il y a convergence attestée avec les Elasmotheriina descendant du nœud 18 (I.R.=0,88).

L'extrémité distale du péroné gracile (249). Cette réversion apparaît indépendamment chez *T. fossiger* (I.R.=0,85).

La projection latérale de l'orbite (33). Ce caractère apparaît indépendamment chez les Elasmotheriina descendant du nœud 26 (I.R.=0,83).

L'articulation distale de l'humérus en sablier (194). Le même trait apomorphe est attesté chez *Menoceras arikarensis* et les Elasmotheriina descendant du nœud 20.

La position haute de l'articulation proximale du péroné (248). Il y a convergence chez *Teleoceras fossiger* et les Elasmotheriinae (souvent optimisée).

La cloison nasale jamais ossifiée (4). C'est une réversion (I.R.=0,60).

La face proximale du Mc IV trapézoïdale (230). C'est une réversion unique (état 0) chez les Rhinocerotina contrôlés.

Le *foramen magnum* circulaire (49). Cette réversion, également observée chez les Elasmotheriina *Elasmotherium sibiricum* et *Parelasmotherium schansiense*, est optimisée chez *Sinotherium lagrelii* et *E. caucasicum*. Ce caractère a un mauvais I.C. (0,20).

Le profil crânien très concave (15). C'est l'état 2 du morphocline. Il y a convergence chez *Rhinoceros unicornis* (I.R.=0,50).

La vallée postérieure de D₂ toujours ouverte (180). C'est une réversion (état 0 du morphocline).

La jonction des facettes pour le Mc III sur le Mc II (227). Il n'y a pas de facette postérieure chez *Coelodonta antiquitatis*. Les facettes antérieure et postérieure ne sont donc pas jointes chez ce taxon.

Le *foramen mandibulare* au-dessus du collet (62). Il y a convergence avec *Brachypotherium brachypus* et les Elasmotheriina descendant du nœud 21.

L'insertion du muscle long péronier effacée sur le calcanéum (267). Le même trait apparaît indépendamment chez « *Aegyrcitherium* » *beonense* et *E. sibiricum* (I.C.=I.R.=0,33).

Certains caractères peuvent apparaître des nœuds 0 à 5, 8, 10 ou 11 (52, 144), des nœuds 2 à 5, 10 ou 11 (58), aux nœuds 4, 5, 8, 10 ou 11 (189), aux nœuds 0, 10, 11 (181), aux nœuds 8, 10 ou 11 (111, 126), ou encore aux nœuds 10 ou 11 (163, 173, 174).

D'autres caractères (7, 10, 19, 21, 87, 89, 112, 113, 134, 138, 142, 145, 156, 264) peuvent aussi définir le nœud 11. Leur distribution est discutée dans le paragraphe précédent.

La fosse alaire absente (184) chez *D. bicornis* est peut-être liée au nœud 12 (lacune d'observation chez *C. simum*).

Elasmotheriinae (nœud 13). Quatorze synapomorphies, dont deux réversions, définissent sans ambiguïté les Elasmotheriinae. Toutes sont homoplastiques, mais quatre d'entre elles le sont peu (I.R.>0,80). Le nombre de réversions (8) caractérisant *D. armatum* est proche du nombre de synapomorphies (12) acquises au nœud 13. Ce nœud est par conséquent très peu solide. Vingt-trois caractères ont une distribution incertaine.

Les quatorze synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Le ciment présent sur les dents jugales (65). Il y a convergence avec les Rhinocerotina (I.R.=0,87).

L'antécrochet toujours présent sur les molaires supérieures (110). C'est l'état 3 du morphocline. Il y a convergence avec *Teleoceras fossiger* (I.R.=0,84).

Le trigonide des dents inférieures en dièdre aigu (143) (I.R.=0,83).

Le naviculaire rectangle en vue verticale (268). Il y a convergence chez *T. fossiger* (I.R.=0,83).

Le Mc V vestigial (231). Ce caractère, pour lequel les réversions sont invraisemblables, apparaît indépendamment chez les Rhinocerotini (I.C.=0,50 ; I.R.=0,66).

La position haute de l'articulation proximale du péroné (248). Il y a convergence avec les Rhinocerotina descendant du nœud 12.

La crâne dolichocéphale (23). C'est une réversion, acquise indépendamment par les Rhinocerotina descendant du nœud 10 (I.R.=0,62).

La face proximale du Mc IV triangulaire (230). C'est l'état 2 du morphocline, convergent chez les Rhinocerotina.

L'apophyse postérieure du tibia arrondie (247). Cette apomorphie définit également les Rhinocerotini.

L'antécrochet toujours absent sur P⁺ (107). C'est une réversion (état 0 du morphocline), également observée chez les Rhinocerotina.

La D₁ toujours caduque (151). C'est l'état 3 du morphocline, indépendamment acquis chez *T. fossiger*, *C. simum* et *C. antiquitatis*.

Le tubercule nuchal très développé (20). C'est l'état 2 du morphocline, indépendamment attesté au nœud 12 (I.R.=0,41).

L'absence d'étranglement sur le métaconide des dents de lait inférieures (172). Ce trait est observé chez « *Begertherium* » *grimmi* et *Dicerorhinus sumatrensis*.

La base antérieure du processus zgomatique abaissée au niveau du collet (10). Ce caractère possède un des plus mauvais indices de cohérence (I.C.=0,12). Il y a convergence avec *Diceros bicornis*, *Coelodonta antiquitatis* et les Teleoceratina descendant du nœud 7 (I.R.=0,30).

Parmi les caractères dont la distribution est ambiguë, certains peuvent apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 (18, 28, 52, 56, 164, 188, 199), des nœuds 1 à 3 (214), aux nœuds 2 ou 3 (35, 58), ou encore au nœud 3 (73, 100, 115, 129, 210, 271). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Cinq caractères ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 13 : la paire de cornes nasales (29), le cingulum lingual continu sur les prémolaires inférieures (148) et la *fovea capitis* basse et large sur le fémur (238). Ces caractères observés chez *Diceratherium armatum* et *Menoceras arikareense* ne sont attestés chez aucun des Elasmotheriina. Deux scénarios sont possibles pour chacun d'eux : convergence chez les deux espèces (2 pas) ou synapomorphie au nœud 13 et réversion au nœud 15 (2 pas) ; le pli du paracône faible sur M^{1-2} (118). Ce caractère possède le plus mauvais I.C. de l'analyse (I.C.=0,10) ; la cavité cotyloïde subtriangulaire (233). Ce caractère attesté chez les Elasmotheriini n'a pu être contrôlé chez *D. armatum* (lacune d'observation).

Elasmotheriini (nœud 14). Dix-neuf synapomorphies homoplastiques soutiennent de manière non ambiguë la monophylie des Elasmotheriini. Trois d'entre elles sont peu homoplastiques (176, 235, 278). Vingt-deux caractères ont une distribution incertaine.

Les dix-neuf synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Les rugosités verticales externes présentes sur D_{2-3} (176). Il y a convergence chez *Plesiaceratherium mirallesi* (I.R.=0,85). Les insertions paires en position antérieure sur les phalanges 1 Mt III (278). Ce caractère définit également *P. minutum* (I.R.=0,83).

La tête du fémur pincée médialement (235) (I.R.=0,80) et la coulisse médiodistale profonde sur le tibia (244) (I.R.=0,71). Pour ces deux caractères, il y a convergence chez *D. bicornis*.

La base du *corpus mandibulae* convexe (59). C'est l'état 1 du morphocline, partagé par *P. minutum* et *T. fossiger* (I.R.=0,71). Le sillon de l'ectolophide anguleux sur les dents inférieures (140). C'est l'état 2 de ce caractère non ordonné. Ce caractère définit également *P. minutum*.

Le *tuber calcanei* élané (266) (I.R.=0,71).

Le sillon lingual absent du *corpus mandibulae* (57). La convergence est attestée chez les Teleoceratina et les Rhinocerotina descendant du nœud 10.

Le mésostyle présent sur M^2 (130). Ce caractère est particulièrement récurrent chez les Rhinocerotidae (I.C.=16 ; I.R.=0,66).

Le paralophide recourbé sur P_2 (154). La convergence est attestée au nœud 11, mais peut apparaître dès les nœuds 8 ou 10.

Le grand trochanter bas sur le fémur (234). Ce caractère apparaît aussi aux nœuds 7 et 10.

Le cingulum lingual réduit sur P^{2-4} (88). Il y a convergence chez les Rhinocerotina et *T. fossiger*.

La face occipitale verticale (19). C'est l'état 1 du morphocline. Il y a convergence chez *Protaceratherium minutum*, *Diceros bicornis* et *Teleoceras fossiger* (I.R.=0,57).

La section de I^1 en demi-lune (72). C'est l'état 2 de ce caractère non ordonné, qui n'est observé que chez les Elasmotheriini.

Le *foramen magnum* subtriangulaire (49). Le même caractère est observé chez les Rhinocerotini.

L'articulation pour le péroné oblique sur l'astragale (254). Ce trait apparaît indépendamment au nœud 11, chez *Brachypotherium brachypus* et *T. fossiger*.

La gouttière postérieure présente sur le processus zgomatique (45). Ce caractère apparaît indépendamment chez *Plesiaceratherium mirallesi* et *Prosantorhinus douvillei*.

La facette pour le cuboïde présente sur le Mt III (275). La convergence est attestée au nœud 9, chez *Dicerorhinus sumatrensis* et *C. antiquitatis*.

Le profil transversal du tubercule articulaire du squamosal concave (40). La convergence est observée chez les Rhinocerotini (I.C.=0,20 ; I.R.=0,42).

Parmi les caractères dont la distribution est ambiguë, certains peuvent apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 ou 13 (28, 52, 164, 188, 199), des nœuds 1 à 3 ou 13 (214), aux nœuds 2, 3 ou 13 (35, 58), aux nœuds 3 ou 13 (73, 100, 129, 210, 271), ou encore au nœud 13 (29, 118, 148, 238). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Les caractères suivants ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 14 : la constriction du protocône toujours présente sur P⁴ (101, peu homoplastique : I.R.=0,80). Ce caractère peut également apparaître au nœud suivant (nœud 15) ; le sillon postérieur sur l'ectométalophe de M³ (138). Ce caractère homoplastique (I.C.=0,20), dont la distribution est ambiguë jusqu'au nœud 19, n'a pu être contrôlé chez *Kenyatherium bishopi* ni chez *Bugtirhinus praecursor* ; le cingulum labial toujours absent sur les molaires inférieures (159). Ce caractère récurrent (I.C.=0,20), attesté chez *M. arikarensis* et les *Elasmotheriina* descendant du nœud 17, n'a pu être contrôlé ni optimisé chez *K. bishopi* ; l'articulation distale de l'humérus en sablier (194). Ce caractère, présent chez *M. arikarensis*, n'est attesté qu'au nœud 20 (il y a une lacune d'observation chez *B. praecursor* et *K. bishopi* ; *C. oettingenae* présente l'état plésiomorphe du caractère) ; l'articulation proximale du cuboïde en éventail (269). Parmi les *Elasmotheriina*, ce caractère n'est attesté que chez *M. arikarensis* et « *Beliajevina* » *caucasica*. Il y a une lacune d'observation chez *K. bishopi*, *B. praecursor*, *C. oettingenae*, « *Tesselodon* » *fangxianensis*.

Elasmotheriina (nœud 15). Trois synapomorphies dentaires seulement attestent sans ambiguïté la monophylie des *Elasmotheriina*. Leurs indices de rétention sont corrects (I.R.>0,70). L'espèce *Kenyatherium bishopi* n'est représentée que par une P³ et une M² (trente-cinq caractères ont toutefois été contrôlés). Quarante-neuf caractères ont une distribution incertaine.

Les trois synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

La muraille linguale sur P³⁻⁴ (102). C'est l'état 3 de ce caractère non ordonné. Il n'apparaît dans l'analyse que chez les *Elasmotheriina* (I.R.=0,83).

La postfossette large sur P³⁻⁴ (89). C'est l'état 1 du morphocline. Il y a convergence chez *Coelodonta antiquitatis* et *Ceratotherium simum* (I.R.=0,78).

L'étranglement du protocône puissant sur M¹⁻² (116). Il y a convergence chez *Teleoceras fossiger* (I.R.=0,75).

Certains caractères, non nécessairement liés au seul nœud 15, peuvent indifféremment être situés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 ou 14 (28, 52, 164, 188), des nœuds 1 à 3, 13 ou 14 (214), aux nœuds 2, 3, 13 ou 14 (58), aux nœuds 3, 13 ou 14 (129, 210, 271), aux nœuds 0 ou 1 (63), aux nœuds 13 ou 14 (29, 118, 148, 238), ou encore au nœud 14 (35, 101, 138, 159, 194, 199, 269).

K. bishopi n'est actuellement connu que par une prémolaire et une molaire supérieures, décrites par Aguirre & Guérin (1974) et dont j'ai pu voir des moulages au MNCN, à Madrid. Les nombreuses lacunes d'observation chez ce taxon entraînent une incertitude quant à la distribution des caractères suivants, qui peuvent toutefois apparaître dès le nœud 15 :

Neuf caractères sont attestés au nœud 16 : l'étranglement du protocône toujours présent sur M² (135) (I.R.=0,89) ; le métalophe transversal sur P² (95) (I.R.=0,84) ; la coulisse latérale en position médiane (251) sur le péroné (I.R.=0,80) ; la tubérosité postéroproximale sur le Mt IV (277) (I.R.=0,77) ; la muraille linguale sur P² (94) ; les cingulums lingual (147) (I.C.=0,20 ; I.R.=0,47) et labial (149) toujours absents sur les prémolaires inférieures ; la coulisse latérale profonde (250) sur le péroné (I.R.=0,57) ; le cingulum lingual plutôt absent sur les molaires inférieures (157) (I.C.=0,20 ; I.R.=0,38).

Un caractère n'est attesté qu'au nœud 17 (lacune d'observation chez *K. bishopi* mais aussi chez *Bugtirhinus praecursor*) : le bord proximal du trapézoïde dissymétrique (216) (I.R.=0,81).

Sept caractères ne sont attestés qu'au nœud 18 ; lacunes d'observation chez *K. bishopi*, *B. praecursor* et *Caementodon oettingenae* : le trochiter bas sur l'humérus (192) (I.C.=1) ; le bord antérieur de l'articulation proximale en « M » (197) et l'insertion du biceps brachial en fosse (200) sur le radius (I.R.=0,88) ; le tibia et le péroné en contact ou soudés (245)

(I.R.=0,85) ; la corne nasale médiane (27) (I.R.=0,81) ; l'angle diaphyse-olécrane fermé sur le cubitus (205) ; le sillon antérodistal absent sur le tibia (242).

Trois caractères ne sont attestés qu'au nœud 20 ; lacunes d'observation chez *K. bishopi*, *B. praecursor*, *C. oettingenae*, « *Beliajevina* » *caucasica* et « *Tesselodon* » *fangxianense* : le sillon antérieur de l'ectolophide sur D₂ (178) (I.R.=0,83) ; l'apophyse postérieure basse sur le tibia (246) (I.R.=0,80) ; le repli de l'ectolophide sur D₂₋₃ (177) (I.R.=0,66).

Une réversion récurrente (I.C.=0,18 ; I.R.=0,43) n'est attestée qu'au nœud 21 ; lacunes d'observation chez *K. bishopi*, *B. praecursor*, *C. oettingenae* et « *T.* » *fangxianense* : la facette pour le péroné toujours absente (264).

Deux caractères très homoplastiques ne sont acquis sans ambiguïté qu'au nœud 22 ; lacunes d'observation chez *K. bishopi*, *B. praecursor*, *C. oettingenae*, *B. caucasica*, « *T.* » *fangxianense*, « *Begertherium* » *grimmii* et *Hispanotherium matritense* : le bord postérieur du ptérygoïde proche de l'horizontale (22), qui est une réversion, et la face occipitale inclinée vers l'arrière (19).

Un caractère n'a été contrôlé que chez « *A.* » *beonense* : la présence d'un « croissant de lune » sur la surface d'épiphyse de la tête du fémur (236). Ce caractère est non informatif à ce jour.

D'autres caractères encore ont une distribution incertaine. Elle est le plus souvent contradictoire chez les Elasmotheriina : la rampe médiale sur la diaphyse du fémur (240). Ce caractère également n'est attesté qu'au nœud 22 (lacunes d'observation chez *K. bishopi*, *B. praecursor*, *C. oettingenae*, « *T.* » *fangxianense*, « *Begertherium* » *grimmii* et états contradictoires chez « *B.* » *caucasica* (état 1) et *H. matritense* (état 2)) ; le processus postorbitaire présent sur le squamosal (13). Ce caractère, attesté au nœud 26 (observations chez « *Hispanotherium* » *lintungense*, « *H. tungureuse* » et « *Parelasmotherium schansiense*, optimisations chez les autres taxons descendant de ce nœud) ; la troncature médiale sur le condyle occipital (51). Ce caractère, attesté à partir du nœud 28, a été contrôlé sous des états contradictoires chez « *A.* » *beonense* (état 1) et « *H. tungureuse* » (état 0) ;

La couronne haute (68) est attestée au nœud 17. Ce caractère homoplastique (I.C.=0,20 ; I.R.=0,66) pourrait apparaître dès le nœud 15 car les dents attribuées à *K. bishopi* montrent une telle morphologie. Cependant, les dents jugales attribuées à *B. praecursor*, taxon descendant du nœud 16, sont brachyodontes (état 0). Il y a donc contradiction et deux scénarios sont possibles : la couronne haute est acquise au nœud 15 et il y a réversion chez *B. praecursor* ; l'état apomorphe n'apparaît qu'au nœud 17 et il y a convergence chez *K. bishopi*.

Nœud 16. Trois synapomorphies dentaires seulement, dont une réversion, définissent le nœud 16 (élasmothériinés eurasiatiques). Toutes sont très homoplastiques (I.R.<0,80). Trente-cinq caractères ont une distribution ambiguë.

Les trois synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Le cingulum lingual plutôt présent sur les molaires supérieures (114). C'est l'état 1 du morphocline, également observé chez *P. mirallesi* (I.R.=0,70).

Le cingulum labial plutôt absent sur les prémolaires supérieures (83). C'est une réversion (état 2 du morphocline). Il y a convergence chez « *Plesiaceratherium mirallesi*. Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,18 ; I.R.=0,50).

Le crochet parfois digité sur P²⁻⁴ (85). C'est l'état 1 du morphocline. Ce caractère chargé d'homoplasie (I.C.=0,18 ; I.R.=0,35) apparaît indépendamment chez les Rhinocerotinae.

Le nœud 16 est très peu solide : les trois synapomorphies qui le définissent, quoique non ambiguës, sont très homoplastiques.

Parmi les caractères dont la distribution est incertaine, certains peuvent apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 ou 13 à 15 (28, 52, 164, 188), des nœuds 1 à 3 ou 13 à 15 (214), aux nœuds 2, 3, 13 à 15 (58), ou encore aux nœuds 3 ou 13 à 15 (271). D'autres peuvent caractériser les Elasmotheriinae (29, 238), les Elasmotheriini (35, 138, 159, 194, 199,

269) ou bien les Elasmotheriina (13, 19, 22, 27, 51, 68, 177, 178, 192, 197, 200, 205, 216, 236, 240, 242, 245, 246, 264).

Une autre ambiguïté porte sur le cingulum lingual toujours présent (état 0) ou plutôt absent (état 2) sur P²⁻⁴ (87). Cette incertitude n'apparaît qu'aux nœuds 16 et 17. L'état 3 du morphocline est acquis au nœud 19. En revanche, l'incertitude subsiste des nœuds 18 à 23 entre les états 1 et 2 du caractère.

Nœud 17. Quatre synapomorphies caractérisent le nœud 17, dont une seule peu homoplastique (articulation semi-lunaire/cubitus, 211). Trente-trois caractères ont une distribution incertaine.

Les quatre synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

L'articulation semi-lunaire/cubitus (211). L'état plésiomorphe persiste chez *Bugtirhinus praecursor* ; il est optimisé chez *Kenyatherium bishopi*. Ce caractère (I.C.=0,33 ; I.R.=0,83) est indépendamment acquis par les Rhinocerotina descendant du nœud 10 et par l'extra-groupe *Hyrachyus eximius*. Aucune réversion n'est observée chez les Elasmotheriina.

Le cingulum lingual plutôt absent sur les molaires supérieures (114). C'est l'état 2 du morphocline, également observé chez *Ceratotherium simum*, *Dicerorhinus sumatrensis*, *Coelodonta antiquitatis* et *Prosantorhinus douvillei*. Ce caractère est homoplastique (I.C.=0,23 ; I.R.=0,70).

Le cingulum postérieur bas et réduit sur M¹⁻² (124). Il y a convergence chez *Menoceras arikarense*. Les mauvais indices (I.C.=0,23 ; I.R.=0,42) sont essentiellement dus aux nombreuses homoplasies observées à partir du nœud 20.

Le cingulum lingual toujours absent sur les molaires inférieures (157). C'est l'état 2 du morphocline (I.R.=0,38).

Parmi les caractères dont la distribution est incertaine, certains peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 ou 13 à 16 (28, 52, 164, 188), des nœuds 1 à 3 ou 13 à 16 (214), des nœuds 2, 3 ou 13 à 16 (58), aux nœuds 3 ou 13 à 16 (271), des nœuds 13 à 16 (29, 238), des nœuds 14 à 16 (35, 138, 194, 199, 269), aux nœuds 15 ou 16 (13, 19, 22, 27, 51, 177, 178, 192, 197, 200, 205, 236, 240, 242, 245, 246, 264) ou encore au nœud 16 (87).

L'incertitude liée au cingulum lingual toujours absent sur les prémolaires inférieures (147), disparaît au nœud 18, mais ce caractère très labile (I.C.=0,20) peut néanmoins apparaître au nœud 17 (lacune d'observation chez *C. oettingenae*).

Nœud 18. Le nœud 18 est caractérisé sans ambiguïté par quatre synapomorphies homoplastiques. Vingt-sept caractères ont une distribution incertaine.

Les quatre synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

La facette pour le magnum plane en vue latérale sur le scaphoïde (209). Ce caractère (I.C.=0,33 ; I.R.=0,75) apparaît indépendamment chez *Brachypotherium brachypus* et chez l'extra-groupe *Tapirus terrestris*.

Le cingulum labial plutôt présent sur les molaires supérieures (109). C'est l'état 1 de ce morphocline homoplastique (I.R.=0,65).

Le protocône moins puissant que l'hypocône sur P² (97). Ce caractère possède un des indices de cohérence les plus faibles de l'analyse (I.C.=0,14 ; I.R.=0,50).

Le bord distal de la face antérieure pointu sur le semi-lunaire (-212). Cette réversion est récurrente (I.C.=0,12 ; I.R.=0,36).

Parmi les caractères dont la distribution est incertaine, certains peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 ou 13 à 17 (52, 164, 188), des nœuds 1 à 3 ou 13 à 17 (214), des nœuds 2, 3 ou 13 à 17 (58), aux nœuds 3 ou 13 à 17 (271), des nœuds 0 à 3 (144), des nœuds 14 à 17 (35, 138, 194, 199, 269), des nœuds 15 à 17 (13, 19, 22, 51, 177, 178, 236, 240, 246, 264), ou encore aux nœuds 16 ou 17 (87).

D'autres caractères peuvent apparaître au nœud 18. Tous sont homoplastiques : les racines des dents jugales coalescentes (70). Ce caractère apparaît indépendamment chez *Menoceras arikarense*. Il s'agit probablement d'une étape vers l'hypsodontie ; la *fossa olecrani* basse sur l'humérus (193). Ces deux caractères sont attestés au nœud 20 (lacune

d'observation chez « *Beliajevina* » *caucasica* et « *Tesselodon* » *fangxianense* ; le cingulum lingual plutôt absent sur P²⁻⁴ (87) et toujours absent sur les molaires supérieures (114). Pour ces deux caractères très labiles (I.C.=0,15 et 0,23), l'état apomorphe est attesté aux nœuds 19 et 24 ; l'échancrure médiale toujours profonde sur le magnum (219). L'incertitude se poursuit jusqu'au nœud 31, en raison des lacunes et des observations contradictoires chez les Elasmotheriina.

Nœud 19 et « *Tesselodon* » *fangxianense*. Trois synapomorphies dentaires, dont une réversion, définissent le nœud 19. Ce clade comprend « *B.* » *caucasica* et « *Tesselodon* » *fangxianense* (espèce dépourvue d'autapomorphie, qui peut être tenue comme équivalant au morphotype ancestral de « *B.* » *caucasica*). Vingt-neuf caractères ont une distribution ambiguë.

Les trois synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

L'étranglement du protocône faible sur M¹⁻² (116). Cette réversion est unique chez les taxons contrôlés dans l'analyse (I.C.=0,33 ; I.R.=0,83).

Le cingulum labial toujours absent sur les molaires supérieures (109). C'est l'état 3 du morphocline, qui apparaît également au nœud 28, chez les Teleoceratina descendant des nœud 7 et chez les Rhinocerotina. Ce caractère est largement homoplastique (I.C.=0,21 ; I.R.=0,65).

Le cingulum lingual toujours absent sur P²⁻⁴ (87). C'est l'état 3 du morphocline, attesté au nœud 24 et indépendamment acquis chez *Bugtirhinus praecursor* et *Rhinoceros unicornis*. L'indice de cohérence de ce caractère est particulièrement bas (I.C.=0,15 ; I.R.=0,58).

Parmi les caractères dont la distribution est irrésolue, certains peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 ou 13 à 18 (52, 164, 188), des nœuds 1 à 3 ou 13 à 18 (214), des nœuds 2, 3 ou 13 à 18 (58), aux nœuds 3 ou 13 à 18 (271), des nœuds 0 à 3 ou 18 (144), aux nœuds 3 ou 13 à 15 (129), des nœuds 14 à 18 (35, 138, 194, 199, 269), des nœuds 15 à 18 (19, 22, 51, 177, 178, 236, 240, 246, 264), ou encore au nœud 18 (70, 193, 219).

D'autres caractères, non observés chez « *T.* » *fangxianense*, peuvent apparaître au nœud 19. Tous sont très homoplastiques : l'apophyse latérale sur le nasal (1) et le bord médial de la cavité glénoïde rectiligne (191). Ces deux caractères particulièrement labiles (I.C.=0,16 et 0,12) sont présents chez « *B.* » *caucasica* ; la base antérieure du processus zygomatique haute (10). Cette réversion, attestée chez « *B.* » *caucasica*, peut définir le nœud 19.

Nœud 20. Huit synapomorphies majoritairement postcrâniennes (dont une réversion) supportent de manière non ambiguë le nœud 20. Quatre caractères sont peu homoplastiques (101, 125, 198, 280). Dix-huit caractères ont une distribution incertaine.

Les huit synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Le bord médial de la diaphyse concave sur le radius (198). Il y a convergence chez *Ceratotherium simum* (I.R.=0,85).

Les reliefs intermédiaires bas et mousses sur les métapodes (280). La convergence est attestée chez *Rhinoceros* et les Rhinocerotina descendant du nœud 11 (I.R.=0,83).

L'hypocône individualisé sur M¹ (125). Il y a convergence chez *Brachypotherium brachypus*, *Teleoceras fossiger* et *Coelodonta antiquitatis* (I.R.=0,81).

La constriction du protocône toujours présente sur P3-4 (101). C'est l'état 3 du morphocline (I.R.=0,80).

L'expansion de la facette Cc 1 plutôt basse et large (261). C'est l'état 1 du morphocline, qui caractérise également *M. arikarensis* et *Plesiaceratherium mirallesi* (I.R.=0,68).

La tubérosité postérieure rectiligne sur le magnum (221). Cette apomorphie est unique chez les taxons contrôlés dans l'analyse (I.R.=0,66).

La facette pour le trapèze petite sur le scaphoïde (208). Ce caractère homoplastique (I.C.=0,20 ; I.R.=0,55) apparaît indépendamment chez *Menoceras arikarensis*, *Protaceratherium minutum* et *Teleoceras fossiger*.

Les facettes proximales radius-cubitus plutôt séparées (199). C'est l'état 1 de ce morphocline extrêmement homoplastique (I.R.=0,34).

Parmi les caractères dont la distribution est irrésolue, certains peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3 ou 13 à 18 (52, 164, 188), des nœuds 2, 3 ou 13 à 18 (58), aux nœuds 3 ou 13 à 18 (271), des nœuds 0 à 3 ou 18 (144), des nœuds 15 à 18 (13, 19, 22, 51, 236, 240, 264), ou encore au nœud 18 (87, 114, 219).

Deux caractères très homoplastiques peuvent apparaître au nœud 20 : les crêtes sagittales très séparées (35). L'état 2 de ce morphocline est attesté au nœud 25 ; le bord caudal de la trochlée astragaliennne subrectiligne (258). Ce caractère particulièrement homoplastique (I.C.=0,16) attesté au nœud 22 définit également les Rhinocerotina.

Nœud 21. Le nœud 21 est une trifurcation, qui résume les deux topologies parcimonieuses obtenues (Fig. 290) :

- (*Hispanotherium matritense* (*H. matritense* de Córcoles (nœud 22))) : arbres 0 et 1 (Figs 290A, 290B),
- ((*H. matritense*, *H. matritense* de Córcoles) (nœud 22)) : arbre 2 (Fig. 290C).

Un arbre de longueur minimale sur trois (Fig. 290C) soutient la monophylie de *H. matritense*. Celle-ci n'est donc pas à exclure, d'autant que c'est la topologie sélectionnée par pondération successive (voir p. 266).

Six synapomorphies, dont quatre réversions, définissent le nœud 21 sans ambiguïté ; toutes sont fortement homoplastiques. La distribution de seize caractères est ambiguë.

Les six synapomorphies sont :

Le sillon lingual présent sur le *corpus mandibulae* (57). C'est une réversion (I.C.=0,20), qui caractérise également *Rhinoceros*. Le *foramen mandibulare* au-dessus du collet (62). Il y a convergence au nœud 12 et chez *Brachypotherium brachypus*.

Le pli du paracône puissant sur M^{1-2} (118). C'est une réversion. Ce caractère possède le plus mauvais indice de cohérence de l'analyse (I.C.=0,10).

Le profil postérieur de l'ectolophe rectiligne sur M1-2 (122). Cette réversion est unique pour les taxons contrôlés. Cependant, le caractère est très homoplastique en raison des nombreuses convergences (I.C.=0,20).

L'étranglement du métaconide présent sur les dents de lait inférieures (172). C'est une réversion.

Les facettes proximales entre radius et cubitus toujours fusionnées (199). C'est l'état 3 de ce morphocline, également observé chez *Rhinoceros*, *Coelodonta antiquitatis* et *Diceratherium armatum*. Ce caractère est particulièrement labile (I.C.=0,15).

Parmi les caractères dont la distribution est incertaine, certains peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 (52, 164), aux nœuds 3, 13 à 18 ou 20 (271), des nœuds 15 à 18 ou 20 (13, 19, 22, 51, 236, 240), aux nœuds 18 ou 20 (87, 219), ou encore au nœud 20 (35, 258).

Trois caractères très homoplastiques peuvent apparaître au nœud 21 : la crista plutôt absente sur les molaires supérieures (112), état 1 de ce morphocline très homoplastique (I.C.=0,18) ; le sillon lingual toujours absent sur le protocône de M^2 (128). Il s'agit d'une réversion (I.C.=0,20) ; l'expansion sur la facette articulaire pour le pyramidal plutôt absente sur l'unciforme (223). L'état 1 du morphocline est seulement observé chez *H. matritense* de Córcoles.

Nœud 22. Quatre synapomorphies, dont une réversion, réunissent « *Aegyrcitherium* » *beonense* aux Elasmotheriina descendant du nœud 23 ; toutes sont fortement homoplastiques. Onze caractères ont une distribution incertaine.

Les quatre synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

L'expansion de la facette Cc 1 toujours haute et étroite sur l'astragale (261). C'est l'état 2 de ce morphocline. Ce caractère est homoplastique (I.C.=0,25 ; I.R.=0,68), mais l'homoplasie concerne essentiellement les états 0 et 1. Une seule convergence est observée pour l'état 2 (*Prosantorhinus douvillei*).

I_1 avec une couronne simple (77). Les convergences, nombreuses pour ce caractère (I.C.=0,20 ; I.R.=0,50), sont attestées chez les Rhinocerotina, les Teleoceratina descendant du nœud 7, *Protaceratherium minutum* et « *Begertherium* » *grimmi*. Les réversions sont peu vraisemblables.

Le protocône aussi ou plus puissant que l'hypocône sur P^2 (97). C'est une réversion (I.C.=0,14 ; I.R.=0,50).

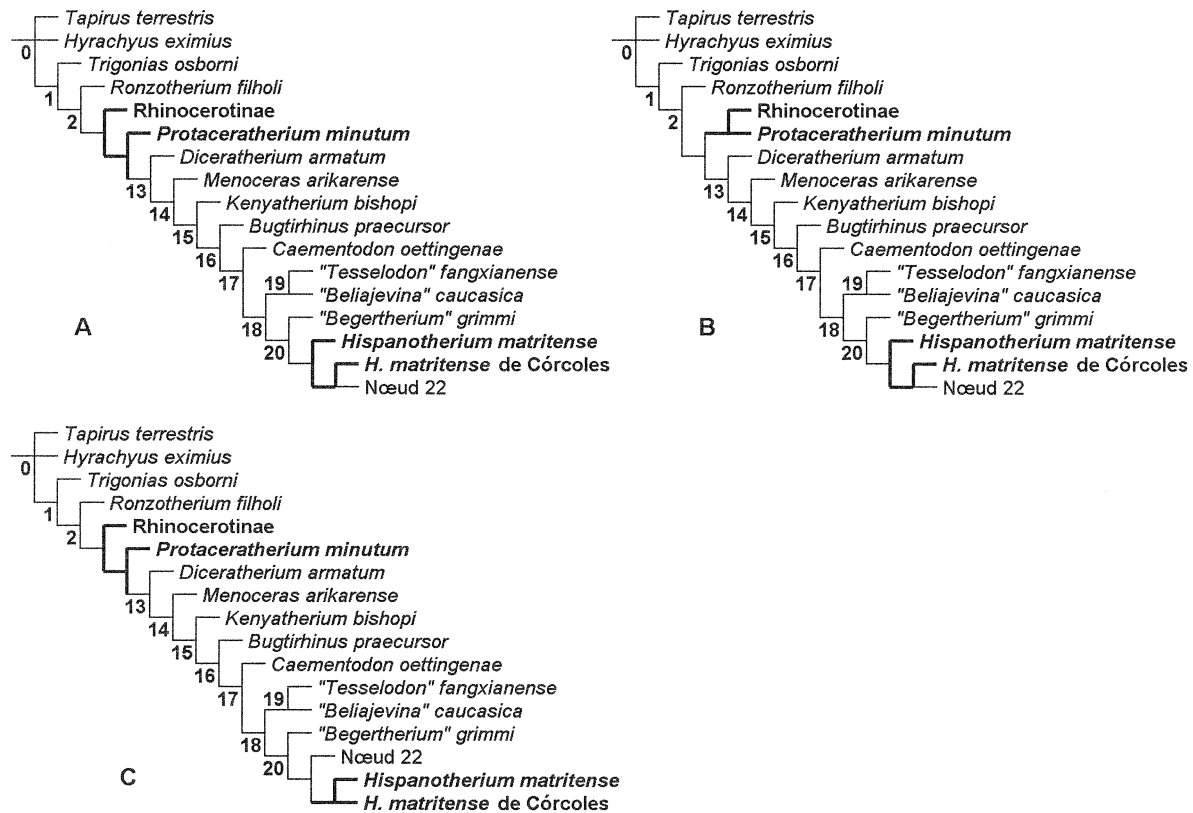


FIG. 290. Les trois arbres parcimonieux de l'analyse de référence (Elasmotheriina et groupe de branchement). 1247 pas, I.C.=0,30 ; I.R.=0,58 ; A : Arbre 0 ; B : Arbre 1 ; C : Arbre 2 (sélectionné par pondération successive).

FIG. 290. Three equally parsimonious trees from the reference analysis (Elasmotheriina and branching group). 1247 steps, CI=0,30; RI=0,58; A: Tree 0; B: Tree 1; C: Tree 2 (selected by successive weighting).

La facette pour le péroné toujours présente sur le calcanéum (264). C'est l'état 3 de ce morphocline. Il y a de nombreuses convergences (I.C.=0,18 ; I.R.=0,43).

Un caractère à la distribution ambiguë peut également être lié aux nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 ou 21 (164), trois caractères aux nœuds 15 à 18, 20 ou 21 (13, 51, 236), deux caractères aux nœuds 18, 20 ou 21 (87, 219) et un autre caractère aux nœuds 20 ou 21 (35).

Enfin, quatre caractères peuvent apparaître au nœud 22 : la cicatrice trochléenne présente sur l'humérus (195). À ce jour, ce caractère dénué d'homoplasie (I.C.=1) est attesté chez le seul « A. » *beonense* (lacunes d'observation chez toutes les autres formes descendant du nœud 22). Il n'a pas été optimisé car il peut s'agir aussi bien d'une autapomorphie de « A. » *beonense* que d'une synapomorphie acquise au nœud 22 (ou avant) ; le sillon lingual toujours présent sur le protocône de M² (128). Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,20) ; la languette pour le pyramidal plutôt présente sur l'unciforme (223). Les observations sont contradictoires chez les Elasmotheriina ; l'insertion du muscle long péronier effacée sur le calcanéum (267). Ce caractère, présent chez « A. » *beonense* et *Elasmotherium sibiricum*, est observé sous sa forme plésiomorphe chez « *Hispanotherium tungurense* » (lacunes d'observation chez tous les autres Elasmotheriina descendant du nœud 22). Ce caractère n'a donc pu être optimisé.

Nœud 23. Cinq synapomorphies dentaires, dont une réversion, rapprochent de façon non ambiguë « *Beliajevina* » *tekkayai* des autres formes descendant du nœud 23. Toutes sont fortement homoplastiques. Dix-sept caractères ont une distribution incertaine.

Les cinq synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Le cingulum lingual toujours absent sur les molaires supérieures (114). C'est l'état 3 de ce morphocline (I.R.=0,70).

La muraille interne présente sur D² (167). Il y a convergence chez *H. matritense sensu stricto*. Ce caractère n'a pu être contrôlé chez « *Begertherium* » *grimmi* (I.R.=0,50).

Le cingulum postérieur continu sur M¹⁻² (124). Ce caractère est chargé d'homoplasie (I.C.=0,20 ; I.R.=0,42), mais cette réversion est unique chez les taxons contrôlés dans l'analyse.

Le crochet toujours simple sur P²⁻⁴ (85). C'est l'état 0 de ce morphocline très homoplastique (I.C.=0,18 ; I.R.=0,35). L'orientation de ce caractère, induite par la parcimonie, implique qu'il s'agit de l'état apomorphe.

L'étranglement de l'entoconide présent sur les dents de lait inférieures (173). Ce trait apparaît de manière convergente chez *Teleoceras fossiger* et *Ceratotherium simum* (I.C.=I.R.=0,33).

Les caractères 167 et 173, observés chez « *Hispanotherium tungurense* », sont optimisés chez tous les autres *Elasmotheriina* descendant du nœud 23 (lacunes d'observation).

Certains caractères dont la distribution est ambiguë peuvent apparaître aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 à 22 (164), des nœuds 0 à 3 ou 15 à 17 (28), des nœuds 15 à 18 ou 20 à 22 (13, 51, 236), aux nœuds 18 ou 20 à 22 (87, 219), des nœuds 20 à 22 (35) ou encore au nœud 22 (128, 195, 223, 267). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Quatre caractères très homoplastiques ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 23 : le cingulum labial plutôt présent (83). Cette réversion partielle (état 2 → état 1) peut caractériser les nœuds 23, 24 ou 25 (lacunes d'observation chez « *B.* » *borissiaki* et *Procoelodonta mongoliense*) ou être une autapomorphie de « *B.* » *tekkayai*. Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,18) ; I¹ absente (71) et l'articulation atlas-axis concave (187). Pour ces deux caractères, l'état apomorphe est attesté au nœud 29 (lacunes d'observation chez « *B.* » *tekkayai*, « *B.* » *borissiaki*, *P. mongoliense*, « *H. tungurense* », « *H.* » *lintungense* et *Iranotherium morgani*) ; la deuxième articulation distale présente entre radius et cubitus (203). Parmi les formes descendant du nœud 23, ce caractère n'a été contrôlé (et observé) que chez *Elasmotherium sibiricum* (lacunes d'observation chez tous les autres taxons).

Nœud 24. Deux synapomorphies très homoplastiques soutiennent l'ensemble formé par « *Begertherium* » *borissiaki* et les autres taxons descendant du nœud 24 (non nommé). Parmi les vingt-trois caractères dont la distribution est incertaine, huit ne peuvent apparaître qu'à partir du nœud 24.

Les deux synapomorphies sont :

Le cingulum lingual toujours absent sur P²⁻⁴ (87). C'est l'état 3 de ce morphocline très homoplastique (I.C.=0,15 ; I.R.=0,58). Il y a convergence chez *Bugtirhinus praecursor*, *Rhinoceros unicornis* et au nœud 19.

Le pli du paracône faible sur M1-2 (118). Ce caractère est l'un des plus labiles de l'analyse (I.C.=0,10 ; I.R.=0,35).

Quinze caractères peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 à 23 (164), des nœuds 0 à 3, 15 à 17 ou 23 (28), des nœuds 15 à 18 ou 20 à 23 (13, 51, 236), aux nœuds 18 ou 20 à 23 (219), des nœuds 20 à 23 (35), aux nœuds 22 ou 23 (128, 195, 223, 267), ou bien au nœud 23 (71, 83, 187, 203). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

L'existence de cette dichotomie est en partie due aux huit caractères dentaires, non contrôlés chez « *B.* » *borissiaki*, qui ne peuvent apparaître qu'à partir du nœud 24 : l'émail chagriné sur toute la hauteur du fût (67). L'état 1 de ce morphocline

est acquis au nœud 3. L'état 2 est attesté dès le nœud 25 ; le sillon de l'ectolophide net jusqu'au collet (141) – caractère exempt d'homoplasie (I.C.=1) –, l'entoconide étranglé sur les dents jugales inférieures (145), le mésostyle présent sur D³⁻⁴ (166). Ces trois caractères n'ont été contrôlés ni chez « *B.* » *borissiakii*, ni chez *Procoelodonta mongoliense*. L'état apomorphe, attesté au nœud 26, peut indifféremment être acquis aux nœuds 24 ou 25 ; le mésostyle puissant sur M² (131). Plusieurs scénarios sont également parcimonieux : convergence chez *P. mongoliense* et au nœud 27, acquisition aux nœuds 24, 25 ou 26, puis réversion au nœud 28 ; la D₁ plutôt biradiculée (152), la DI₂ absente (171) et le pli du protoconide absent sur les dents de lait inférieures (174). Ces trois caractères, contrôlés chez le seul « *H. tungurensis* », sont non informatifs : lacunes d'observation chez les autres formes descendant du nœud 24.

Nœud 25. Une seule synapomorphie dentaire définit sans ambiguïté le nœud 25. La distribution est incertaine pour vingt-trois caractères.

La synapomorphie est :

L'antécrochet et l'hypocône toujours reliés sur M¹ (126). C'est l'état 2 du morphocline, qui n'est observé dans l'analyse que chez les taxons descendant du nœud 25. L'homoplasie (I.C.=0,28 ; I.R.=0,54) contenue dans ce caractère porte seulement sur la jonction occasionnelle de ces structures (état 1), indépendamment observée chez *Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis* et *Teleoceras fossiger*.

Vingt caractères peuvent être liés aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 à 24 (164), des nœuds 0 à 3, 15 à 17, 23 ou 24 (28), des nœuds 15 à 18 ou 20 à 24 (13, 51, 236), aux nœuds 18 ou 20 à 24 (219), des nœuds 22 à 24 (195, 223, 267), aux nœuds 23 ou 24 (71, 83, 187, 203), ou encore au nœud 24 (131, 141, 145, 152, 166, 171, 174). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Les caractères 78 (I₂ absente) et 142 (trigonide arrondi sur les dents inférieures), tous deux attestés au nœud suivant (nœud 26), peuvent remonter au nœud 25 (lacunes d'observation chez *Procoelodonta mongoliense*). L'état 2 du caractère 112 (crista plutôt présente sur les molaires supérieures) peut indifféremment apparaître aux nœuds 25 ou 26. Ce caractère labile (I.C.=0,18), observé chez *P. mongoliense*, n'est attesté qu'au nœud 28.

Nœud 26. Cinq synapomorphies homoplastiques rapprochent de façon non ambiguë les « *Hispanotherium* » sino-mongols des autres formes descendant du nœud 26. L'une d'elles est peu homoplastique (projection latérale de l'orbite, 33). Seize caractères ont une distribution incertaine.

Les cinq synapomorphies sont :

La projection latérale de l'orbite présente (33). Ce caractère est optimisé chez *Sinootherium lagrelii* et *Elasmotherium caucasicum*. Il apparaît indépendamment (I.C.=0,50 ; I.R.=0,83) au nœud 12 (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*).

Le ciment abondant sur les dents jugales (66). Ce caractère définit également *C. simum* (I.C.=0,50 ; I.R.=0,75).

L'extrémité des nasaux large (24). C'est l'état 1 du morphocline. Il y a convergence chez les Rhinocerotina (I.C.=0,40 ; I.R.=0,75).

Le cingulum labial toujours absent sur les prémolaires supérieures (83) et plutôt absent sur les molaires supérieures (109). Ce sont respectivement l'état 3 et l'état 2 de ces morphoclines très homoplastiques (I.R.<0,66).

Seize caractères peuvent indifféremment être liés à ce nœud ou aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 à 25 (164), des nœuds 15 à 18 ou 20 à 25 (51, 236), aux nœuds 18 ou 20 à 25 (219), des nœuds 22 à 25 (195, 223, 267), des nœuds 23 à 25 (71, 187, 203), aux nœuds 24 ou 25 (131, 152, 171, 174), ou bien au nœud 25 (112). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

« *Hispanotherium* » sino-mongols (nœud 27) et « *H.* » *lintungense* (= « *H. tungurensis* »). Cinq synapomorphies dentaires très homoplastiques, dont deux réversions, supportent la monophylie des « *Hispanotherium* » sino-mongols (nœud 27). La distribution de seize caractères est incertaine.

Les cinq synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Le métaloppe transversal sur P³⁻⁴ (103). C'est une réversion, indépendamment acquise par *Kenyatherium bishopi* (I.R.=0,57). Tous les taxons descendant du nœud 26 ont été contrôlés.

Le protocône moins puissant que l'hypocône sur P² (97). Ce caractère est récurrent dans l'analyse (I.C.=0,14 ; I.R.=0,50). Des autres formes descendant du nœud 26, seul *Sinotherium lagrelii* a pu être contrôlé (état 0). Cet état plésiomorphe a été optimisé chez les autres taxons.

Le crochet parfois digité sur P²⁻⁴ (85). C'est l'état 1 du morphocline. Ce caractère est homoplastique (I.C.=0,18 ; I.R.=0,35).

Le pli du paracône puissant sur M¹⁻² (118). C'est une réversion récurrente (I.C.=0,10 ; I.R.=0,35).

Le métacône et l'hypocône séparés sur P⁺ (108). Ce caractère n'a été observé chez aucun autre taxon de l'analyse (I.R.=0,25).

Quatorze caractères peuvent indifféremment être liés à ce nœud ou aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 à 26 (164), des nœuds 1 à 3 (212), des nœuds 15 à 18 ou 20 à 26 (51, 236), aux nœuds 18 ou 20 à 26 (219), des nœuds 22 à 26 (195, 267), des nœuds 23 à 26 (71, 187, 203), des nœuds 24 à 26 (152, 171, 174), ou encore au nœud 19 (191). Leur distribution est discutée dans les paragraphes précédents.

Deux caractères ne sont pas nécessairement liés au seul nœud 27 : le cingulum postérieur réduit sur M¹⁻² (124). L'état 0 de ce caractère homoplastique (I.C.=0,20 ; I.R.=0,42) est observé chez tous les *Elasmotheriina* descendant du nœud 26, sauf « *H. tungurensis* » (lacune d'observation chez « *H.* » *lintungense*). Deux scénarios sont possibles : autapomorphie de « *H. tungurensis* » ou synapomorphie au nœud 27 ; l'expansion de la languette articulaire toujours présente sur l'unciforme (223). Il y a ambiguïté entre les états 0 et 2 des nœuds 22 à 30 et entre les états 0 et 3 au nœud 27. Le caractère, présent (état 3 du morphocline) chez « *H. tungurensis* », n'a pas été contrôlé chez « *H.* » *lintungense*. Parmi les autres formes descendant du nœud 26, seul *Elasmotherium sibiricum* a été contrôlé (état 0), ce qui explique l'incertitude quant aux nœuds suivants. Quoi qu'il en soit, il est non informatif en l'état (I.R.=0).

Nœud 28. Quinze synapomorphies essentiellement crâniennes et dentaires définissent sans ambiguïté le nœud 28. Deux d'entre elles (64⁽¹⁾ et 123⁽¹⁾) sont totalement dépourvues d'homoplasie. Vingt caractères ont une distribution incertaine.

Les quinze synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Les replis d'émail débutants sur les dents jugales (64). C'est l'état 1 du morphocline, totalement dénué d'homoplasie (I.C.=1).

La cristella plutôt présente sur M¹⁻² (123). C'est l'état 1 de ce morphocline dépourvu d'homoplasie (I.C.=1).

L'hypsodontie partielle des dents jugales (69). C'est l'état 1 du morphocline, indépendamment acquis par *C. antiquitatis* (I.R.=0,87).

Le pli du métacône absent sur M¹⁻² (119). Les *Rhinocerotina* et *T. fossiger* acquièrent également ce caractère (I.R.=0,75).

Les os nasaux scindés à l'extrémité rostrale (25). C'est l'état 1 du morphocline, indépendamment partagé par les *Rhinocerotina* (munis d'une corne nasale) et *Teleoceras fossiger* (inerte) (I.R.=0,72). La liaison univoque « fusion partielle des nasaux-corne nasale » n'est pas soutenue.

La symphyse mandibulaire épaisse (54). C'est l'état 1 du morphocline, qui apparaît de manière convergente chez les *Rhinocerotinae*.

Le processus posttympanique gigantesque (47). C'est l'état 2 de ce morphocline. Cet état n'apparaît nulle part ailleurs dans l'analyse. Il est optimisé chez *Sinotherium lagrelii* et *Elasmotherium caucasicum*.

I_1 absente (76). Ce caractère apparaît par convergence chez les Rhinocerotina descendant du nœud 11 et *Menoceras arikarense*.

La postfossette souvent absente sur M^1 (127). Ce caractère n'apparaît nulle part ailleurs dans l'analyse.

Le cingulum labial toujours absent sur les molaires supérieures (109). C'est l'état 3 de ce morphocline homoplastique (I.C.=0,21 ; I.R.=0,65). Il y a convergence avec les Rhinocerotina et les Teleoceratina descendant du nœud 7.

Le sillon lingual absent sur le *corpus mandibulae* (57). Ce caractère homoplastique (I.C.=0,20), contrôlé chez *E. sibiricum*, est optimisé chez *Parelasmotherium schansiense*, *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. La convergence est observée chez les Teleoceratina, les Rhinocerotina descendant du nœud 10 et les Elasmotheriini (réversion au nœud 21) (I.R.=0,63).

Les facettes Cc 2 et Cc 3 toujours indépendantes sur l'astragale (263). C'est une réversion (état 0 du morphocline), fréquente chez les Rhinocerotinae (I.C.=0,23 ; I.R.=0,63), mais uniques chez les Elasmotheriina.

Le bord antérieur de l'orbite au niveau de M^3 (7). C'est l'état 1 du morphocline, également observé chez *Ceratotherium simum* et *Coelodonta antiquitatis* (I.R.=0,50).

Le segment dentaire restreint à la moitié antérieure du crâne (21). Ce caractère est indépendamment acquis chez *C. antiquitatis* et *D. bicornis*.

La série prémolaire très courte (63). C'est l'état 2 du morphocline. Aucune convergence n'est attestée dans l'analyse (l'homoplasie porte sur les états 0 et 1 du caractère).

Quinze caractères peuvent indifféremment être liés à ce nœud ou aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18 ou 20 à 26 (164), des nœuds 3 ou 13 à 15 (210), des nœuds 15 à 18 ou 20 à 26 (236), aux nœuds 18 ou 20 à 26 (219), des nœuds 22 à 26 (195, 223, 267), des nœuds 23 à 26 (71, 203), des nœuds 24 à 26 (131, 152, 171, 174), aux nœuds 19 ou 26 (10), ou encore au nœud 15 (95). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Cinq caractères peuvent apparaître au nœud 28 : la P^1 toujours absente (91). Ce caractère, attesté au nœud 29 et optimisé chez *E. caucasicum*, n'a pas été contrôlé chez *Iranotherium morgani* ; le *ramus* incliné vers l'arrière (60). Ce caractère est attesté chez *Elasmotherium* (nœud 31). Il y a lacune d'observation chez tous les autres taxons descendant du nœud 28 et le caractère peut remonter aux nœuds 28, 29 ou 30 ; le sillon lingual absent sur P^2 (96). Ce caractère dénué d'homoplasie (I.C.=1), observé chez *Sinothierium lagrelii*, n'a été contrôlé ni chez *I. morgani* ni chez *P. schansiense* (P^2 est absente chez *Elasmotherium*) ; le troisième trochanter très développé sur le fémur (239). Ce caractère est observé chez *I. morgani* mais il y a lacune d'observation chez les autres formes descendant du nœud 28. Il peut donc s'agir d'une autapomorphie de *I. morgani* comme d'une synapomorphie acquise au nœud 28 ; le *tuber calcanei* massif (266). Cette réversion est constatée chez *E. sibiricum*, mais elle n'a été contrôlée chez aucun autre taxon descendant du nœud 28. Le caractère peut être une autapomorphie de *E. sibiricum* ou une synapomorphie liée aux caractères 28 à 31.

Nœud 29. Quatorze synapomorphies crâniennes et dentaires, dont cinq réversions, réunissent *Parelasmotherium schansiense* au clade non nommé (*Sinothierium lagrelii*, *Elasmotherium*). L'une d'entre elles, touchant à la morphologie de M^3 (136), est dépourvue d'homoplasie (I.C.=1). Vingt-sept caractères ont une distribution ambiguë.

Les quatorze synapomorphies sont, par homoplasie croissante :

Le protocône de M^3 digité (136). Ce caractère est dépourvu d'homoplasie (I.C.=1).

Les nasaux fusionnés (25). C'est l'état 2 du morphocline, optimisé chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. Il y a convergence chez *C. antiquitatis* (I.R.=0,72).

Les processus posttympanique et paroccipital nettement séparés (46). Il y a optimisation chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. La convergence est attestée avec les Rhinocerotini (I.R.=0,71).

Le mésostyle absent sur M^2 (130). C'est une réversion (I.C.=0,16 ; I.R.=0,66).

Le crochet plutôt présent sur les molaires supérieures (111). Cette réversion (état 2 du morphocline) apparaît indépendamment chez *D. bicornis*, *Dicerorhinus sumatrensis* et *Rhinoceros*.

La cloison nasale partiellement ossifiée (4). Il y a optimisation chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. Ce caractère est acquis par convergence chez les Rhinocerotina (I.R.=0,60).

Le *foramen magnum* circulaire (49). C'est une réversion optimisée chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. Ce caractère est acquis par convergence chez les Rhinocerotina descendant du nœud 12.

La crista plutôt présente (112). C'est l'état 2 du morphocline, observé par convergence chez *Ceratotherium simum*, *Rhinoceros unicornis* et *Menoceras arikarense*. Ce caractère est très homoplastique (I.C.=0,18 ; I.R.=0,55).

La gouttière postérieure absente sur le processus zgomatique (45). Cette réversion optimisée chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum* n'apparaît nulle part ailleurs dans l'analyse (I.R.=0,50).

Le tubercule articulaire rectiligne transversalement sur le squamosal (40). C'est une réversion, optimisée chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. Elle est indépendamment observée chez *Diceros bicornis* (I.R.=0,42).

Le foramen infraorbitaire au-dessus des molaires (2). Ce caractère, optimisé chez *Elasmotherium caucasicum*, apparaît indépendamment chez *Coelodonta antiquitatis* et *Teleoceras fossiger* (I.R.=0,40).

Le protopophe de M³ sagittal (137). Il y a convergence chez *Ceratotherium simum* (I.R.=0,33).

L'incisure nasale profonde (3). Ce caractère, parmi les plus labiles (I.C.=0,12 ; I.R.=0,22), est optimisé chez *E. caucasicum*. Il est également observé chez *Brachypotherium brachypus*, *C. antiquitatis*, *Plesiaceratherium mirallesi*, *Protaceratherium minutum* et *Teleoceras fossiger*.

Le processus paroccipital peu développé (48). Ce caractère est optimisé chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*. Il y a convergence avec *D. bicornis*, *B. brachypus*, *Menoceras arikarense* et *T. fossiger* (I.C.=I.R.=0,20).

Seize caractères peuvent indifféremment être liés à ce nœud ou aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26 ou 28 (164), des nœuds 3, 13 à 15 ou 28 (210), des nœuds 15 à 18, 20 à 26 ou 28 (236), aux nœuds 18, 20 à 26 ou 28 (219), des nœuds 22 à 26 ou 28 (195, 223, 267), des nœuds 23 à 26 ou 28 (203), des nœuds 24 à 26 ou 28 (152, 171, 174), aux nœuds 15 ou 28 (95), ou bien au nœud 28 (60, 96, 239, 266). Leur distribution est discutée dans les paragraphes précédents.

Onze caractères peuvent apparaître au nœud 29 : le foramen condylien décalé vers l'avant et l'extérieur (43, I.R.=1) ; le *foramen mandibulare* au-dessous du collet (62). C'est une réversion ; l'insertion du muscle extenseur du carpe en relief sur les métacarpiens (232) ; la coulisse médiostale absente sur le tibia (243). Ces quatre caractères n'ont été contrôlés que chez *E. sibiricum* (lacunes d'observation chez *P. schansiense*, *S. lagrelii* et *E. caucasicum*). Il peut s'agir d'autapomorphies de *E. sibiricum* ou de synapomorphies acquises aux nœuds 29, 30 ou 31 ; l'antécrochet plutôt présent sur P²⁻³ (90) ; le trigonide en dièdre droit ou obtus sur les dents inférieures (143). C'est une réversion unique (I.R.=0,83). Ces deux caractères, attestés au nœud 30, peuvent remonter au nœud 29 (lacune d'observation chez *P. schansiense*) ; le bord antérieur de l'orbite derrière M³ (7). Ce caractère, observé chez *P. schansiense* et *S. lagrelii* et présent à l'état plésiomorphe chez *E. sibiricum*, n'a pas été contrôlé chez *E. caucasicum*. Il peut s'agir d'une convergence entre *P. schansiense* et *S. lagrelii* ou d'une synapomorphie (acquise au nœud 29) suivie d'une réversion au nœud 31 ou chez le seul *E. sibiricum* ; le processus lacrymal absent (8). Ce caractère, seulement contrôlé chez *P. schansiense*, peut être une autapomorphie de *P. schansiense* ou une synapomorphie apparaissant au nœud 29, 30 ou 31 ; la symphyse mandibulaire très épaisse (54) ; le crochet toujours absent sur P²⁻⁴ (84). C'est une réversion (absente chez *S. lagrelii*). Ces deux caractères, attestés chez *Elasmotherium*, peuvent remonter aux nœuds 29 ou 30 (lacunes d'observation chez *P. schansiense* et *S. lagrelii* pour le premier et états contradictoires pour le second) ; le pseudométophe parfois présent sur P³ (106). Ce caractère est observé chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*, mais présent à l'état plésiomorphe chez *E. sibiricum* (lacune d'observation chez *P. schansiense*). Deux scénarios sont donc possibles : le caractère est acquis aux nœuds 29 ou 30 et il y a réversion chez *E. sibiricum* ; le caractère est acquis par convergence chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*.

Nœud 30. Huit synapomorphies crâniennes et dentaires, dont deux réversions, caractérisent sans ambiguïté l'ensemble non nommé (*Sinotherium lagrelii*, *Elasmotherium*). L'une d'entre elles (64⁽²⁾) est dénuée d'homoplasie (I.C.=1). Une autre est peu homoplastique (69⁽²⁾). Trente-cinq caractères ont une distribution ambiguë.

Les huit synapomorphies sont, par degré croissant d'homoplasie :

Les replis d'émail développés (« stade *Sinotherium* ») sur les dents jugales (64). C'est l'état 2 de ce morphocline dépourvu d'homoplasie (I.C.=1).

La subhypsodontie (69). C'est l'état 2 de ce morphocline, qui n'apparaît à nul autre endroit de l'analyse (I.R.=0,87).

Le crochet plutôt absent sur les molaires supérieures (111). C'est une réversion (état 1 du morphocline). Cet état apparaît indépendamment chez *Diceratherium armatum* (I.R.= 0,63).

L'antécrochet toujours présent sur P⁴ (107). C'est l'état 3 de ce morphocline. Il y a convergence avec les Teleoceratina descendant du nœud 7 (I.R.=0,55).

La crista toujours présente sur les molaires supérieures (112). C'est l'état 3 de ce morphocline chargé d'homoplasie (I.C.=0,18 ; I.R.=0,55). La convergence est attestée chez *Coelodonta antiquitatis*.

L'antécrochet et l'hypocône séparés sur M¹ (126). Cette réversion est unique dans l'analyse (I.R.=0,54).

La naissance brutale du processus zygomatique (37). Ce caractère est optimisé chez *E. caucasicum*. Il y a convergence chez « *Aegycitherium* » *beonense* (I.C.= I.R.=0,33).

Le métalophe de M¹⁻² court (121). C'est une réversion. Ce caractère possède un des plus mauvais indices de cohérence de l'analyse (I.C.=0,11 ; I.R.=0,27).

Vingt-six caractères peuvent indifféremment être liés à ce nœud ou aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26, 28 ou 29 (164), des nœuds 3, 13 à 15, 28 ou 29 (210), des nœuds 15 à 18, 20 à 26, 28 ou 29 (236), aux nœuds 18, 20 à 26, 28 ou 29 (219), des nœuds 22 à 26, 28 ou 29 (195, 223, 267), des nœuds 23 à 26, 28 ou 29 (203), des nœuds 24 à 26, 28 ou 29 (152, 171, 174), des nœuds 15 à 17 (27), aux nœuds 15, 28 ou 29 (95), aux nœuds 28 ou 29 (60, 96, 239, 266), ou encore au nœud 29 (7, 8, 43, 54, 62, 84, 106, 232, 243). Leur distribution est discutée dans les paragraphes précédents.

Neuf caractères peuvent apparaître au nœud 29 : la cloison nasale totalement ossifiée (5), qui apparaît également chez *C. antiquitatis* ; l'arcade zygomatique basse (11) ; l'espace inter crêtes temporale-nuchale plan (17), caractère très homoplastique (I.C.=0,20) ; l'extrémité rostrale des nasaux étroite (24) ; la corne frontale présente (31) et énorme (32, I.C.=I.R.=1) ; la protubérance occipitale externe très fourchue (36) ; l'apophyse postglenoïde en dièdre droit (42) ; la face Cc 1 presque plane sur l'astragale (262). Trois de ces caractères (11, 17, 24) sont des réversions. Pour ces neuf caractères, l'incertitude est la même : ils n'ont été contrôlés – et observés – que chez *E. sibiricum* (lacunes d'observation chez *S. lagrelii* et *E. caucasicum*). Il peut donc tout aussi bien s'agir de synapomorphies liées aux nœuds 30 ou 31 que d'autapomorphies caractérisant *E. sibiricum*.

***Elasmotherium* (nœud 31).** Onze synapomorphies, dont une réversion, soutiennent sans ambiguïté la monophylie du genre *Elasmotherium*. Deux d'entre elles (64, 93) sont dépourvues d'homoplasie (I.C.=1) ; une autre est peu homoplastique (69⁽³⁾). La distribution de trente-et-un caractères est incertaine.

Les onze synapomorphies sont, par homoplasie croissante :

Les replis d'émail exacerbés (64). C'est l'état 3 du morphocline (I.R.=1).

La P² absente (93) (I.R.=1) et la P₂ toujours absente (153) (I.R.=0,66). Les séries dentaires sont toujours réduites à 2P-3M. Ces réductions sont uniques chez les formes contrôlées.

L'hypsodontie réalisée (69). C'est l'état 3 du morphocline. Il n'apparaît chez aucun autre taxon de l'analyse (I.R.=0,87).

La muraille postérieure sur P²⁻⁴ (89). C'est l'état 2 du morphocline, autapomorphie d'*Elasmotherium* (I.R.=0,78).

La séparation du protocône et de l'hypocône sur P³⁻⁴ (102). C'est l'état 2 de ce caractère non ordonné (I.R.=0,75), cependant considéré comme une réversion (cet état est acquis dès le nœud 0).

La base du *corpus mandibulae* très convexe (59). C'est l'état 2 du morphocline, indépendamment acquis chez les Rhinocerotina descendant du nœud 11 (I.R.=0,71).

L'antécrochet toujours présent sur P²⁻³ (90). C'est l'état 3 du morphocline, qui n'est observé chez aucune autre forme dans l'analyse (I.R.=0,71).

Le crochet toujours absent sur les molaires supérieures (111). Cette réversion (état 0 du morphocline) est unique chez les taxons contrôlés (I.R.=0,63).

L'hypolophide presque sagittal sur les molaires inférieures (161). C'est l'état 2 du morphocline, qui apparaît indépendamment chez *C. simum* (I.R.=0,57).

Le pli du paracône absent sur M¹⁻² (117). Il y a convergence avec *Ceratotherium simum* et *Teleoceras fossiger* (I.R.=0,33).

Trente caractères peuvent indifféremment être liés à ce nœud ou aux nœuds précédents : des nœuds 0 à 3, 13 à 18, 20 à 26 ou 28 à 30 (164), des nœuds 3, 13 à 15 ou 28 à 30 (210), des nœuds 15 à 18, 20 à 26 ou 28 à 30 (236), aux nœuds 18, 20 à 26 ou 28 à 30 (219), des nœuds 22 à 26 ou 28 à 30 (195, 267), des nœuds 23 à 26 ou 28 à 30 (203), des nœuds 24 à 26 ou 28 à 30 (152, 171, 174), des nœuds 15 à 17 ou 30 (27), aux nœuds 15 ou 28 à 30 (95), des nœuds 28 à 30 (96, 239, 266), aux nœuds 29 ou 30 (7, 8, 43, 62, 106, 243), ou bien au nœud 30 (5, 11, 17, 24, 31, 32, 36, 42, 262). Leur distribution est discutée dans les paragraphes correspondants.

Le sillon de l'ectolophide (140) peut apparaître sous ses trois états au nœud 31. Le sillon marqué (état 0, réversion) observé chez *E. sibiricum* et le sillon mousse (état 1), contrôlé chez *E. caucasicum*, sont en effet en contradiction avec le sillon anguleux (état 2), qui caractérisait jusqu'à ce nœud les Elasmotheriini.

ANALYSE COMPLÈTE (PONDÉRATION SUCCESSIVE)

La pondération successive (Farris 1969) permet de choisir parmi les arbres de longueur minimales celui qui a les apomorphies les plus stables. La commande « w » (pour *weighting*) de Hennig86 consiste à pondérer les caractères *a posteriori* en fonction de leurs indices de cohérence et de rétention dans l'analyse en cours. Ceux qui ont les meilleurs indices ont leur poids maximisé.

RÉSULTATS

Parmi les trois arbres également parcimonieux obtenus dans l'analyse complète, l'arbre 2 (Fig. 290C) a été sélectionné dès la première itération. Il mesure 1682 pas et les autres arbres 1685 pas.

L'arbre 2 place le clade (*Protaceratherium minutum*, Elasmotheriinae) en position de groupe-frère des Rhinocerotinae. Par ailleurs, *Hispanotherium matritense* est monophylétique : *H. matritense sensu stricto* et *H. matritense* de Córcoles présentent de nombreuses différences, mais descendent d'un ancêtre commun exclusif. C'est la raison pour laquelle le sous-genre *Hispanotherium* (*Hispanotherium*) a été érigé par Antoine *et al.* (2002).

ANALYSE COMPLÈTE (CARACTÈRES NON-ADDITIFS)

Les soixante-dix-sept caractères à états multiples de l'analyse sont ici considérés comme non-additifs. Les soixante-douze morphoclines disparaissent et chaque transformation d'un état vers un autre coûte 1 pas.

L'intérêt principal de ce type d'analyse est qu'aucune transformation n'est « forcée » *a priori* par le choix arbitraire de morphoclines ; ce n'est qu'*a posteriori*, à partir de l'arbre obtenu, que l'on peut savoir si les morphoclines que l'on avait choisi de considérer sont parcimonieux ou non. En outre, les résultats de cette analyse de caractères non-additifs peuvent directement être confrontés à ceux des logiciels de rééchantillonnage (soutien statistique des nœuds des arbres parcimonieux), qui n'utilisent que des caractères non additifs.

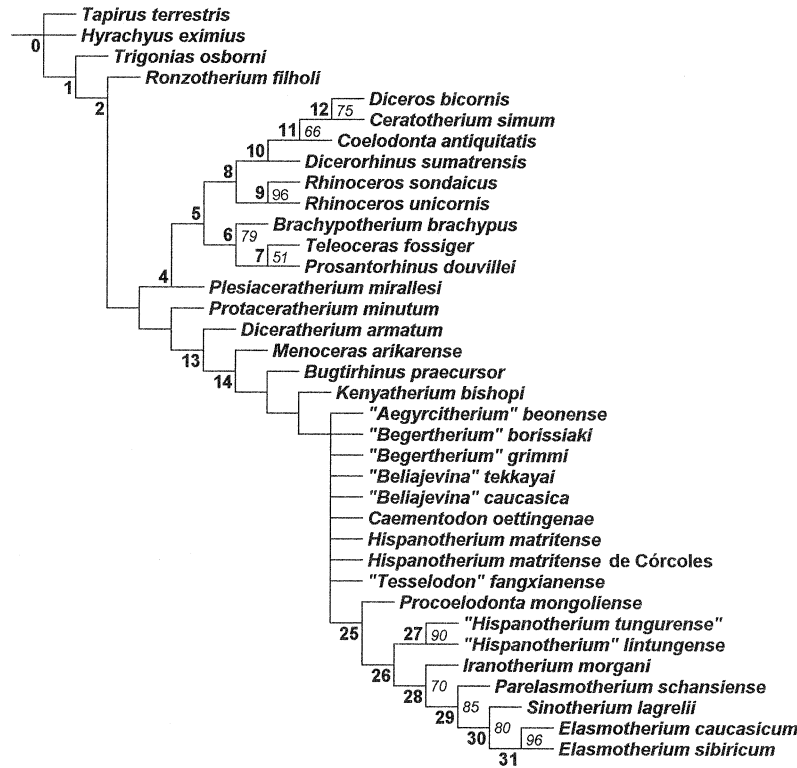


FIG. 291. Cladogramme de l'analyse globale (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des dix-sept arbres de longueur minimale (1092 pas). Ce cladogramme (1133 pas, I.C.=0,33 ; I.R.=0,54) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 282 caractères anatomiques regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes II à VI). Tous les caractères à états multiples sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraceriner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Trente-six taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288). Les nombres en italique correspondent au score des nœuds statistiquement soutenus (logiciel de réchantillonnage « Parsimony Jackknifer v. 4.2 » (Farris 1995)).

FIG. 291. Cladogram of the global analysis (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of the seventeen most parsimonious trees (1092 steps). This cladogram (1133 steps, CI=0,33; RI=0,54) is calculated by Hennig86 and based on 282 anatomical characters detailed in appendix (Appendices II to VI). All the multistate characters are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Thirty-six taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288). The italicized numbers correspond to the score of the statistically supported nodes ("Parsimony Jackknifer v. 4.2" (Farris 1995)).

RÉSULTATS

La commande heuristique « mh* bb* » de Hennig86 permet d'obtenir 17 arbres de longueur minimale (1092 pas, I.C.=0,35 et I.R.=0,57), dont l'arbre de consensus strict est illustré (Fig. 291). Ce dernier mesure 1133 pas. L'indice de cohérence global (I.C.=0,33) est légèrement supérieur à celui de l'arbre de référence (I.C.=0,30) et l'indice de rétention un peu inférieur (I.R.=0,54 au lieu de 0,58).

La topologie de l'arbre de référence (Fig. 288), auquel les numéros de nœuds utilisés ici se réfèrent, est globalement reproduite (Fig. 291) : le groupe interne *sensu lato* (Elasmotheriina + groupe de branchement) est monophylétique, de même que les Rhinocerotinae, les Elasmotheriinae et tous les taxons supra-génériques établis dans l'arbre de référence.

Dans le détail, les nœuds 0 à 2 sont conservés à l'identique. Le nœud 3 (trifurcation résumant les deux positions possibles de *Protaceratherium minutum*) est résolu : les Rhinocerotinae (nœud 4) et le clade non nommé (*P. minutum* (Elasmotheriinae)) sont groupes-frères. On retrouvait déjà une telle dichotomie dans deux des trois arbres également parcimonieux de l'analyse de référence (Fig. 290A, 290C), dont l'arbre sélectionné par pondération successive (Fig. 290C).

La totalité des relations établies au sein des Rhinocerotinae dans l'arbre de référence est confirmée (nœuds 5 à 12). Comme dans celui-ci, la résolution est complète : seules des dichotomies sont observées.

P. minutum est ici groupe-frère des Elasmotheriinae. Les nœuds 13 (Elasmotheriinae) et 14 (Elasmotheriini) sont conservés. La monophylie des Elasmotheriina est également confirmée, mais les relations au sein du clade sont modifiées. De (*Kenyatherium bishopi* (*Bugtirhinus praecursor* (autres Elasmotheriina), le groupe devient (*B. praecursor* (*K. bishopi* (autres Elasmotheriina). Cette interversion des deux Elasmotheriina les moins évolués ne doit pas surprendre, tellement les nœuds 15 et 16 de l'analyse de référence sont peu solides dans l'arbre de référence : le matériel attribué à *K. bishopi* est limité à deux dents et l'hypodigme étudié de *B. praecursor* comprend une trentaine de restes seulement.

La commande « XX » (*Dos Equis*) de Hennig86 permet d'obtenir des arbres non parcimonieux et d'en connaître la longueur : il suffit de deux pas supplémentaires (1249 pas au lieu de 1247) pour passer de la topologie (*Kenyatherium bishopi* (*Bugtirhinus praecursor* (autres Elasmotheriina) – caractérisant l'arbre de référence – à la topologie (*B. praecursor* (*K. bishopi* (autres Elasmotheriina), plus parcimonieuse dans le cas présent.

Avec des caractères exclusivement non-additifs, la monophylie des Elasmotheriina est beaucoup plus solidement attestée que dans l'arbre de référence. En effet, une grande partie de l'ambiguïté liée aux lacunes d'observation chez *Kenyatherium bishopi* disparaît.

Onze synapomorphies définissent sans ambiguïté le clade non nommé (*B. praecursor* (*K. bishopi* (autres Elasmotheriina))). Trois d'entre elles ont été observées chez *K. bishopi* (la postfossette large sur P²⁻⁴ (89⁽¹⁾), la muraille linguale sur P³⁻⁴ (102⁽³⁾), l'étranglement du protocône puissant sur M¹⁻² (116)). Les huit autres ont été optimisées chez *K. bishopi* en raison de lacunes d'observation : la série prémolaire courte (63⁽¹⁾) ; la muraille linguale sur P² (94⁽³⁾) ; le métalophe transversal sur P² (95⁽¹⁾) ; l'étranglement du protocône toujours présent sur M³ (135⁽²⁾) ; le cingulum labial absent sur les prémolaires inférieures (149) ; la coulisse latérale de l'extrémité distale du péroné profonde (250) et en position médiane (251) ; la tubérosité postéroproximale en bande sur le Mt IV (277).

Le clade sans nom (*K. bishopi* (autres Elasmotheriina)) n'est en revanche caractérisé que par une seule synapomorphie non ambiguë : la possession de couronnes dentaires hautes (68). Ce caractère est présent à l'état plésiomorphe chez *B. praecursor*.

Les relations phylogénétiques entre les Elasmotheriina du Miocène inférieur et moyen sont dans l'ensemble mal éclaircies. En effet, une polytomie résume les nœuds 17 à 24. Les relations entre « *Aegyrcitherium* » *beonense*, « *Begertherium* » *borissiakii*, « *B.* » *grimmii*, « *B.* » *tekkayai*, « *Beliajevina* » *caucasica*, *Caementodon oettingenae*, *Hispanotherium matritense* (*sensu stricto* et de Córcoles) et « *Tesselodon* » *fangxianense* ne sont pas résolues. La monophylie du clade (« *B.* » *caucasica*, « *T.* » *fangxianense*) est réfutée. Là encore, cette irrésolution n'est pas une surprise : les nœuds 17 à 24 sont essentiellement soutenus par des caractères issus de morphoclines et soumis à forte homoplasie, qui plus est.

En revanche, les nœuds 25 à 31 sont résolus : comme dans l'arbre de référence, l'ensemble correspondant est de la forme (*Procoelodonta mongoliense* ((« *Hispanotherium* » *lintungense*, « *H. tungurensis* ») (*Iranotherium morgani* (*Parelasmotherium schansiense* (*Sinootherium lagrelii* (*Elasmotherium*)))))). La monophylie des « *Hispanotherium* » sino-mongols (nœud 27) est confirmée et conséquemment la synonymie des deux espèces envisagée.

ANALYSES PARTIELLES

J'ai effectué plusieurs analyses partielles, afin de contrôler la congruence des différents types de caractères (crâniens, mandibulaires, dentaires (denture définitive et denture de lait) et postcrâniens) chez les trente-six taxons de l'analyse (groupe interne, groupe de branchement et extra-groupes).

Les analyses partielles permettent également de mieux localiser la source de l'homoplasie dans l'analyse globale (dite de référence) : les groupes contradictoires définis sont artificiellement soutenus par des homoplasies.

CARACTÈRES CRÂNIENS

Pour cette analyse partielle, seuls les 52 caractères crâniens ont été contrôlés chez vingt-sept taxons terminaux. Neuf Elasmotheriina, dont les restes crâniens sont inconnus ou insuffisamment connus (Tableau 10), n'ont pas été intégrés à l'analyse. Il s'agit de « *Begertherium* » *grimmi* (11 caractères crâniens contrôlés), *Hispanotherium matritense* (8 caractères), « *B.* » *tekkayai* (4 caractères), *Bugtirhinus praecursor* (1 caractère). Aucun caractère crânien n'a été observé chez *Caementodon oettingenae*, *Elasmotherium causicum*, *H. matritense* de Córcoles, *Kenyatherium bishopi* ni « *Tesselodon* » *fangxianense*.

RÉSULTATS

La commande « mh* bb* » de Hennig86 a permis d'obtenir plus de 2253 arbres (*overflow*) de longueur minimale 192 pas (I.C.=0,33 ; I.R.=0,56). Les indices de cohérence et de rétention sont proches de ceux de l'analyse de référence.

L'arbre de consensus (Fig. 292) résumant les 2253 arbres calculés mesure 253 pas et possède de très mauvais indices de cohérence (I.C.=0,25) et de rétention (I.R.=0,33).

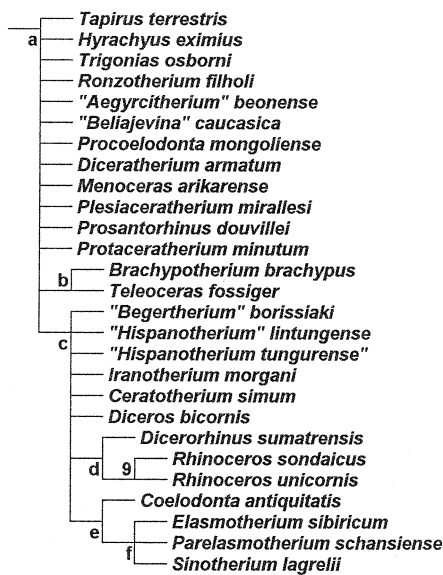


FIG. 292. Cladogramme de l'analyse partielle portant sur les caractères crâniens (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des 2253 arbres de longueur minimale. Ce cladogramme (253 pas, I.C.=0,25 ; I.R.=0,33) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 52 caractères crâniens regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexe II). Tous les caractères sont additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enracer l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Vingt-sept taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 292. Cladogram of the partial analysis based on the cranial characters (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of 2253 equally parsimonious trees. This cladogram (253 steps, CI=0,25; RI=0,33) is calculated by Hennig86 and based on 52 anatomical characters detailed in Appendix II. All the characters are additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Twenty-seven terminal taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

La phylogénie est particulièrement mal résolue. Des trente-deux nœuds définis dans l'arbre de référence (Fig. 288), seul le nœud 9 est conservé : les caractères crâniens confirment la monophylie du genre *Rhinoceros*. Aucun des autres groupes monophylétiques de l'analyse globale n'est soutenu.

La racine de l'arbre (nœud a) est une multifurcation (Fig. 292) impliquant, outre les quatre extra-groupes, *Diceratherium armatum*, *Menoceras arikareense*, *Plesiaceratherium mirallesi*, *Prosantorhinus douvillei* et *Protacera-therium minutum*, les Elasmotheriina primitifs « *Aegyrcitherium* » *beonense*, « *Beliajevina* » *caucasica* et *Procoelodonta mongoliense*, un clade (nœud b) formé par les Teleoceratina *Brachypotherium brachypus* et *Teleoceras fossiger* et un autre ensemble. Celui-ci (nœud c) comprend les élasmothères plus évolués « *Begertherium* » *borissiaki*, « *Hispanotherium* » *lintungense*, « *H. tungurense* » et *Iranotherium morgani*, les deux espèces actuelles de rhinocéros africains (*Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis*), un clade formé par les rhinocéros asiatiques actuels (nœud d) de la forme (*Dicerorhinus sumatrensis* (*Rhinoceros*)) et un dernier groupe. Dans ce groupe (nœud e), *Coelodonta antiquitatis* est groupe-frère des Elasmotheriina évolués (nœud f), l'ensemble non résolu (*Elasmotherium sibiricum*, *Parelasmotherium schansiense*, *Sinotherium lagrelii*).

Dix caractères crâniens sont partagés sans ambiguïté par les formes descendant du nœud c : le processus postorbitaire absent sur l'arcade zygomatique (12) ; l'espace inter crêtes temporale-nuchale en dépression (17), la face occipitale inclinée vers l'arrière (19⁽²⁾) ; les nasaux larges (24⁽¹⁾) et scindés à leur extrémité rostrale (25⁽¹⁾) ; la corne nasale médiane présente (27) et bien développée (28) ; la projection latérale de l'orbite présente (33) ; les crêtes fronto-pariétales très séparées (35⁽²⁾) ; les processus posttympanique et paroccipital nettement séparés (46).

Ces dix caractères, majoritairement liés à la présence d'une corne nasale et à la dilatation du complexe pariéto-occipital, apparaissent indépendamment chez les Rhinocerotina et les Elasmotheriina descendant du nœud 24 (à l'exception de *P. mongoliense*, au crâne peu évolué).

Six caractères non ambigus définissent le nœud e : les nasaux fusionnés (25⁽²⁾) et la tendance à l'ossification de la cloison nasale (4), indépendamment attestée au nœud d. Ces deux caractères sont vraisemblablement liés ; le foramen infraorbitaire au-dessus des molaires (2), l'incision nasale profonde (3), le bord antérieur de l'orbite au niveau de M³ (7⁽¹⁾) et le segment dentaire restreint à la moitié antérieure du crâne (21). Ces derniers caractères sont tous plus ou moins liés à l'allongement du crâne (et en particulier de sa partie postérieure), acquis indépendamment chez *C. antiquitatis* et les Elasmotheriina descendant du nœud 29.

Le nœud f résume les nœuds 29 et 30 de l'arbre de référence (aucun élément crânien n'est attribué à *Elasmotherium caucasicum*). Il est soutenu par trois synapomorphies : le profil transversal du tubercule articulaire rectiligne sur le squamosal (-40⁽⁰⁾), le processus paroccipital peu développé (48) et la troncature médiale présente sur le condyle occipital (51).

Cette analyse révèle la prépondérance du parallélisme évolutif des caractères crâniens chez les Elasmotheriina et les Rhinocerotina. Ce parallélisme, principalement exprimé sur les régions nasale (développement d'une corne) et pariéto-occipitale (dilatation du volume cérébral), se traduit également par l'allongement du crâne (le broutage des basses herbes est ainsi facilité chez certaines formes).

Les Elasmotheriina du Miocène inférieur et moyen sont très peu différenciés sur le plan crânien. Il est néanmoins possible de distinguer trois ensembles d'Elasmotheriina : primitifs, peu évolués et évolués.

CARACTÈRES MANDIBULAIRES

Cette analyse intègre 10 caractères mandibulaires. Vingt-six taxons ont été contrôlés. Les dix Elasmotheriina exclus sont *Sinotherium lagrelii* (un seul caractère mandibulaire contrôlé), « *Begertherium* » *borissaki*, « *B.* » *tekkayai*, *Bugtirhinus praecursor*, *Caementodon oettingenae*, « *Hispanotherium* » *lintungense*, *Kenyatherium bishopi*, *Parelasmotherium schansiense*, *Procoelodonta mongoliense* et « *Tesselodon* » *fangxianense*, dont on ne connaît pas de restes mandibulaires.

RÉSULTATS

Seuls 26 arbres de longueur minimale (38 pas) ont été obtenus grâce à la commande « mh* bb* » de Hennig86. Les indices de cohérence (I.C.=0,36) et de rétention (I.R.=0,72) sont meilleurs que ceux de l'analyse globale.

L'arbre de consensus, illustré sur la Fig. 293, mesure 41 pas et possède des indices du même ordre (I.C.=0,42 ; I.R.=0,61).

Comme pour les caractères crâniens seuls, quelques nœuds de l'arbre de référence seulement sont soutenus : le nœud 9 (*Rhinoceros*), le nœud 11 (*Coelodonta antiquitatis* (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*)), le nœud 12 (*C. simum*, *D. bicornis*) et le nœud 31 (*Elasmotherium*).

Même si aucun autre groupe monophylétique de l'arbre de référence n'est conservé, la résolution est curieusement supérieure à celle de l'arbre précédent (Fig. 292).

Un taxon du groupe de branchement s'imisce parmi les extra-groupes : *Diceratherium armatum* est groupe-frère de l'ensemble descendant du nœud d (*Trigonia osborni* (Elasmotheriinae et Rhinocerotinae)). *D. armatum* est donc particulièrement primitif pour les caractères mandibulaires contrôlés.

Les dichotomies suivantes impliquent successivement *Plesiaceratherium mirallesi* (nœud e), *Rhinoceros* (nœud f) et *Brachypotherium brachypus* (nœud g). Le nœud h est une trifurcation avec *Dicerorhinus sumatrensis*, *Prosantorhinus douvillei* et les taxons descendant du nœud i.

Ce nœud i est une multifurcation qui comprend les Elasmotheriina « *Begertherium* » *grimmii*, « *Beliajevina* » *caucasica*, *Iranotherium morgani*, *Menoceras arikarense*, *Teleoceras fossiger* et les formes descendant du nœud j et du nœud l. Le nœud i est soutenu par deux caractères non ambigus : la symphyse grêle (-54⁽⁰⁾) et la base du *corpus mandibulae* convexe (59⁽¹⁾).

Le nœud j forme l'ensemble (*Hispanotherium matritense* (sensu stricto et de Córcoles), *H. tungurense* (« *Aegyrcitherium* » *beonense*, *Protaceratherium minutum*)), défini sans ambiguïté par le sillon lingual présent sur le *corpus mandibulae* (-59⁽⁰⁾) et le *foramen mandibulare* au-dessus du collet (62⁽¹⁾). Seul le *foramen mentale* à l'aplomb de P²⁻⁴ (-56⁽⁰⁾) réunit « *A.* » *beonense* à *P. minutum*.

Deux caractères rapprochent *Elasmotherium* (nœud 31) de l'ensemble (*Coelodonta antiquitatis* (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*)), regroupant les Rhinocerotina descendant du nœud 11, arrangés comme dans l'arbre de référence. Ces caractères sont la base du *corpus mandibulae* très convexe (59⁽²⁾) et le *ramus* incliné vers l'arrière (60⁽²⁾).

Grâce à l'analyse des caractères mandibulaires, plusieurs remarques peuvent être faites : *Diceratherium armatum* possède une mandibule particulièrement primitive ; à l'exception de *Teleoceras fossiger* (le plus évolué des Teleoceratini) et des Rhinocerotina descendant du nœud 11, les Rhinocerotina conservent une morphologie mandibulaire plésiomorphe pour les caractères contrôlés. En revanche, une évolution convergente de la mandibule est mise en évidence entre *Elasmotherium* et le groupe monophylétique (*C. antiquitatis* (*C. simum*, *D. bicornis*)). Cette similitude rapproche des formes brouteuses dépourvues de denture antérieure. On peut penser que la convergence est liée au régime alimentaire commun (graminées de savane).

CARACTÈRES DENTAIRES

Pour cette analyse, seuls les 120 caractères dentaires ont été sélectionnés. 100 caractères concernent la denture définitive (antérieure et jugale) et 20 les dents de lait. Les trente-six taxons de l'analyse globale ont été contrôlés.

RÉSULTATS

32 arbres également parcimonieux de 560 pas (I.C.=0,32 ; I.R.=0,64) ont été obtenus par la commande « mh* bb* » de Hennig86.

L'arbre de consensus, de longueur 611 pas, possède des indices de cohérence (0,29) et de rétention (0,59) bas mais comparables à ceux de l'analyse de référence.

La topologie (Fig. 294) est en partie celle de l'arbre de référence (Fig. 288) : huit nœuds (13 à 15, 27 et 28 à 31) sont communs aux deux analyses. Aucun taxon du groupe interne *s. l.* ne s'insère parmi les extra-groupes. Deux clades

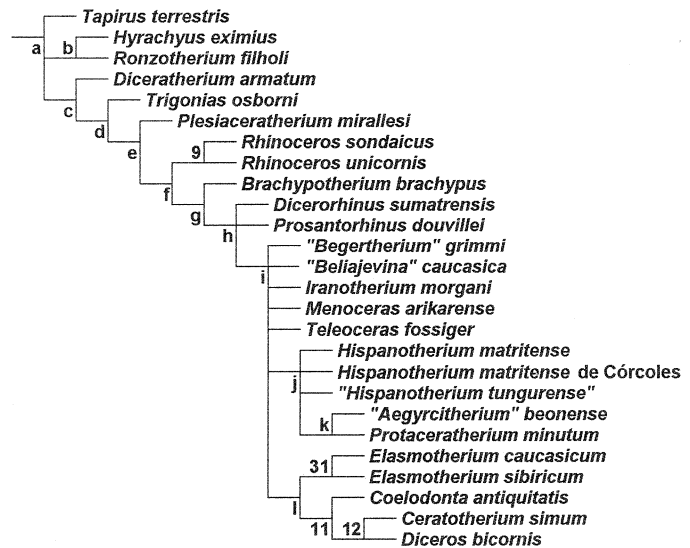


FIG. 293. Cladogramme de l'analyse partielle portant sur les caractères mandibulaires (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des 26 arbres de longueur minimale. Ce cladogramme (41 pas, I.C.=0,36 ; I.R.=0,72) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 10 caractères mandibulaires regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexe II). Les quatre extra-groupes utilisés pour enraceriner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Vingt-six taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 293. Cladogram of the partial analysis based on mandibular characters (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of 26 equally parsimonious trees. This cladogram (41 steps, CI=0,36; RI=0,72) is calculated by Hennig86 and based on 10 anatomical characters detailed in Appendix II. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Twenty-six terminal taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

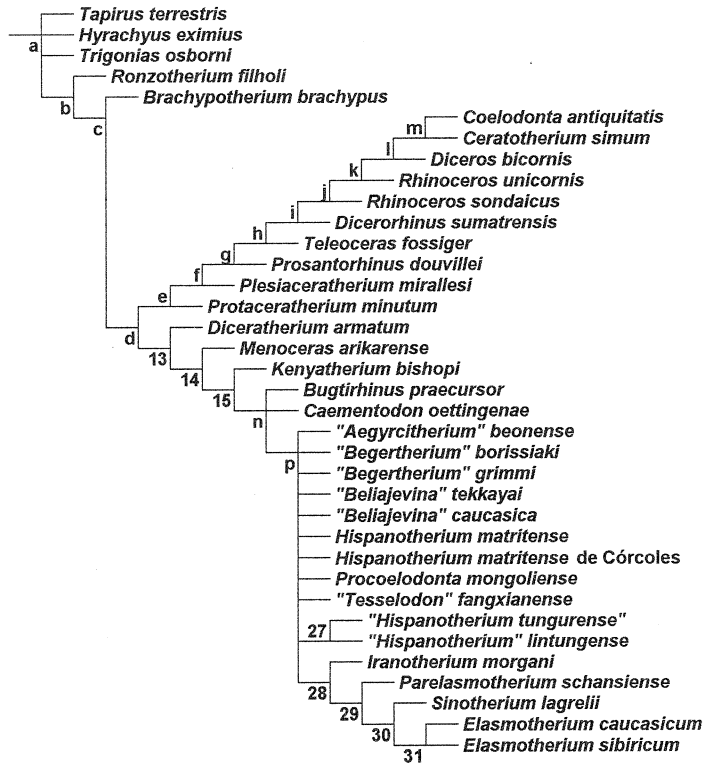


FIG. 294. Cladogramme de l'analyse partielle portant sur l'ensemble des caractères dentaires (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des 32 arbres de longueur minimale. Ce cladogramme (611 pas, I.C.=0,29 ; I.R.=0,59) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 120 caractères dentaires regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes III et IV). Les caractères 72, 94, 102 et 140 sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraceriner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Trente-six taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 294. Cladogram of the partial analysis based on the dental characters (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of 32 equally parsimonious trees. This cladogram (611 steps, CI=0,29; RI=0,59) is calculated by Hennig86 and based on 120 dental characters detailed in the matrix figured in appendix (Appendices III and IV). The characters 72, 94, 102 and 140 are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Thirty-six taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

principaux se détachent : les « Rhinocerotinae sans *Brachypotherium brachypus* » (nœuf f) et les Elasmotheriinae (nœud 13).

Le nœud c réunit *B. brachypus* et l'ensemble comprenant tous les autres taxons du groupe interne s. l. (Elasmotheriina + groupe de branchement). *B. brachypus* est très plésiomorphe quant aux caractères dentaires contrôlés. Deux clades descendent de la dichotomie suivante (nœud d). Le premier clade (nœud e) inclut *P. minutum* et tous les autres Rhinocerotinae. On retrouve une telle position pour *P. minutum* dans l'un des trois arbres de longueur minimale de l'analyse de référence (arbre 1, Fig. 290B). L'ensemble des « Rhinocerotinae sans *B. brachypus* » (nœud f), de la forme (*Plesiaceratherium mirallesi* (*Prosantorhinus douvillei* (*Teleoceras fossiger* (Rhinocerotina))), est défini par quatre caractères non ambigus : le cingulum lingual plutôt présent sur les molaires supérieures (114⁽¹⁾), la M³ triangulaire (134), le trigonide arrondi sur les dents inférieures (142) et les plis secondaires sur D² (168).

Les nœuds g et h concernent le groupe paraphylétique (*P. douvillei* (*T. fossiger*)) et les Rhinocerotina, descendant du nœud i. La monophylie des Rhinocerotina (nœud i) est supportée sans ambiguïté par cinq caractères dentaires, dont deux réversions : le ciment présent sur les dents jugales (65), le protocône et l'hypocône séparés sur P² (94⁽²⁾), l'antécrochet toujours absent sur P³⁻⁴ (-107) et les molaires supérieures (-110) et le cingulum lingual toujours absent sur les prémolaires inférieures (147⁽³⁾). Leurs relations phylogénétiques sont ici (*Dicerorhinus sumatrensis* (*Rhinoceros sondaicus* (*R. unicornis* (*Diceros bicornis* (*Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis*))))). Ces relations paraissent en fait fortement corrélées aux régimes alimentaires respectifs des Rhinocerotina, et notamment à la part croissante des graminées au détriment des feuillages et jeunes pousses. Par ailleurs, le genre *Rhinoceros* est paraphylétique à partir des caractères dentaires.

Le nœud l réunit les taxons descendant du nœud 11 de l'arbre de référence selon l'arrangement (*Diceros bicornis* (*Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis*)). Sept caractères non ambigus soutiennent le nœud l : l'émail chagriné (67⁽²⁾), I¹ (71), I₁ (76) et I₂ (78) absentes, la médifossette plutôt présente sur P³⁻⁴ (100⁽²⁾), l'antécrochet parfois présent sur les molaires supérieures (110⁽¹⁾) et les plis secondaires absents sur D² (-168).

L'autre clade regroupe les Elasmotheriinae (nœud 13), les Elasmotheriini (nœud 14) et les Elasmotheriina (nœud 15) dans leur ensemble. Cette hiérarchie est conforme à celle de l'arbre de référence.

La monophylie des Elasmotheriina (nœud 15), de la forme (*Kenyatherium bishopi* (autres Elasmotheriina)), est attestée sans ambiguïté par quatre synapomorphies (68, 89, 102⁽³⁾, 116). Trois d'entre elles (89, 102⁽³⁾, 116) définissaient déjà les Elasmotheriina dans l'arbre de référence. La tendance à l'hypsodontie (68) est acquise de façon certaine au nœud 15 : contrairement à l'arbre de référence, où les deux solutions étaient en balance, la réversion chez *Bugtirhinus praecursor* est ici plus parcimonieuse que la convergence chez *K. bishopi* et les autres Elasmotheriina.

Le nœud suivant (nœud n) est une trifurcation résumant deux topologies : dans l'une, deux dichotomies successives (nœuds 16 et 17) et dans l'autre *B. praecursor* et *C. oettingenae* groupes-frères. Cette trifurcation réunit *B. praecursor*, *Caementodon oettingenae* et les formes descendant du nœud p. Le nœud p est une multifurcation qui résume les nœuds 18 à 26 de l'arbre de référence. Elle implique les autres Elasmotheriina du Miocène inférieur et moyen (« *Aegyrcitherium* » *beonense*, « *Begertherium* » *borissiakii*, « *B.* » *grimmi*, « *Beliajevina* » *caucasica*, « *B.* » *tekkayai*, *Hispanotherium matritense* (sensu stricto et de Córcoles), *Procoelodonta mongoliense*, « *Tesselodon* » *fangxianense* et le clade des « *Hispanotherium* » sino-mongols (nœud 27)) et l'ensemble monophylétique descendant du nœud 28 (Elasmotheriina post-Miocène moyen). Les nœuds 28 à 31 sont confirmés sur la base des caractères dentaires.

En résumé, l'analyse de parcimonie fondée sur les seuls caractères dentaires (denture définitive et denture lactéale) permet de retrouver partiellement la phylogénie établie dans l'analyse de référence. Mais la topologie des Rhinocerotinae est bouleversée. *Brachypotherium brachypus* (denture plésiomorphe) est exclu des Rhinocerotinae, des Rhinocerotini et des Teleoceratina. De ce fait, ces trois groupes sont polyphylétiques sur la base des caractères dentaires. Les Rhinocerotina sont monophylétiques, mais réarrangés en fonction de leurs régimes alimentaires. *Rhinoceros* est paraphylétique sur la base des caractères dentaires. Les Rhinocerotina les plus évolués au plan dentaire sont *C. simum* et *C. antiquitatis* (deux formes adaptées à un régime riche en graminées). La position phylogénétique de *Protaceratherium minutum* est fixée (groupe-frère des « Rhinocerotinae sans *B. brachypus* »).

Les relations au sein des Elasmotheriinae (nœud 13) sont similaires à celles de l'arbre de l'analyse complète, quoique moins résolues. La monophylie des Elasmotheriinae, des Elasmotheriini (nœud 14) et des Elasmotheriina (nœud 15) est soutenue par les caractères dentaires. Chez les Elasmotheriina, seuls les nœuds 27 (*Hispanotherium* sino-mongols) et 28 à 31 (Elasmotheriina post-Miocène moyen) sont également soutenus. Les caractères dentaires seuls, même en option morphoclines additifs, ne retrouvent pas la hiérarchie de l'arbre de référence (Fig. 288).

Il est cependant à noter que parmi les 32 arbres parcimonieux, un seul arbre est sélectionné par pondération successive (commande « xs w » de Hennig86). Au sein des Elasmotheriinae, y sont soutenus les nœuds 13 à 17, 19 et 25 à 31 de l'arbre de référence. La séquence de branchement définie au sein des Elasmotheriina est d'ailleurs très proche de celle de l'arbre de référence : (*K. bishopi* (*B. praecursor* (*C. oettingenae* (« *Aegyrcitherium* » *beonense* (*Hispanotherium* de Córcoles (*H. matritense* (« *B.* » *borissiakii* (« *B.* » *caucasica*, « *T.* » *fangxianense*)) Nœud 25)))))).

CARACTÈRES DE LA DENTURE DÉFINITIVE

La présence d'importantes multifurcations chez les Elasmotheriina dans l'arbre précédent (caractères dentaires) m'a conduit à scinder les données en deux analyses indépendantes : denture définitive et denture lactéale.

La première est fondée sur les 100 caractères de la denture définitive, contrôlés chez les trente-six taxons de départ.

RÉSULTATS

La commande heuristique « mh* bb* » de Hennig86 donne 6 arbres également parcimonieux (502 pas, I.C.=0,31 ; I.C.=0,65).

L'arbre de consensus strict résumant les 6 arbres mesure 513 pas et possède des indices de cohérence (I.C.=0,31) et de rétention (I.R.=0,64) similaires à ceux des arbres parcimonieux.

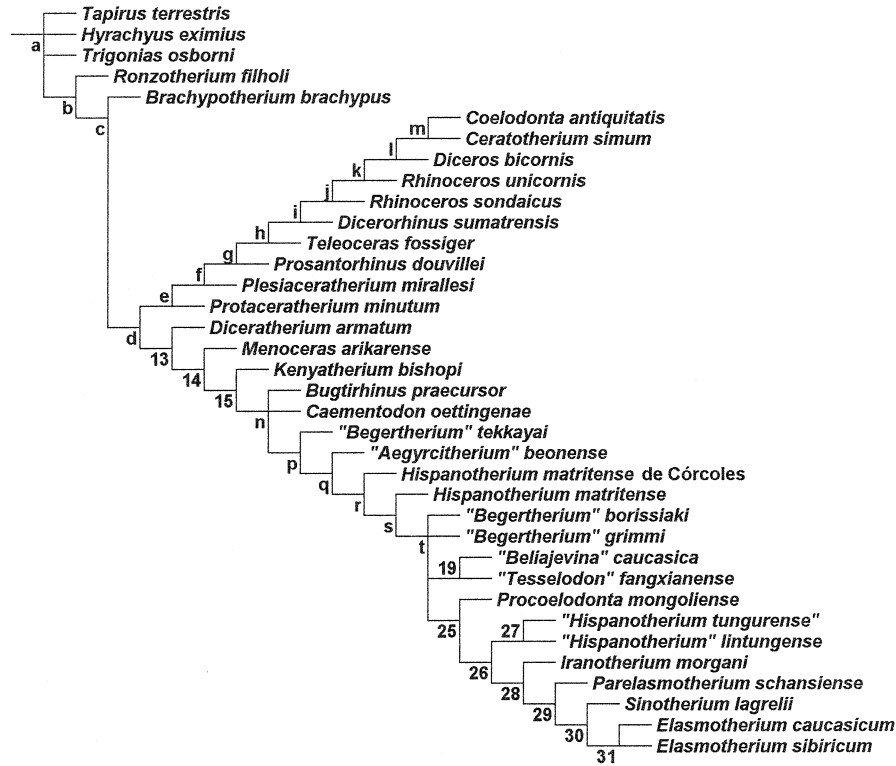


Fig. 295. Cladogramme de l'analyse partielle portant sur les caractères de la denture définitive (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des 6 arbres de longueur minimale. Ce cladogramme (513 pas, I.C.=0,31 ; I.R.=0,65) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 100 caractères de la denture définitive regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes III et IV). Les caractères 72, 94, 102 et 140 sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraceriner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Trente-six taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 295. Cladogram of the partial analysis based on the characters of the permanent teeth (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of 6 equally parsimonious trees. This cladogram (513 steps, CI=0,31; RI=0,65) is calculated by Hennig86 and based on 100 characters detailed in the appendix (Appendices III and IV). The characters 72, 94, 102 and 140 are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Thirty-six taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

La topologie (Fig. 295) a une meilleure résolution que la précédente (Fig. 294) chez les Elasmotheriina. Les 11 nœuds partagés par l'arbre de référence (13 à 15, 19 et 25 à 31) concernent les Elasmotheriinae. Sans exception, ces nœuds sont également présents dans l'arbre sélectionné par pondération successive dans l'analyse de l'ensemble des caractères dentaires (page précédente). On retrouve aussi les nœuds a à m. La distribution de ces nœuds et des caractères qui leur sont liés est détaillée dans le paragraphe correspondant.

Dans le deuxième clade impliquant le nœud d, les groupes monophylétiques descendant des nœuds 13 (Elasmotheriinae), 14 (Elasmotheriini), 15 (Elasmotheriina) et n (ensemble non nommé) sont définis comme dans l'analyse de tous les caractères dentaires.

En revanche, les dichotomies suivantes (nœuds p à s), de la forme (« *Beliajevina* » *tekkayai* (« *Aegyrcitherium* » *beonense* (*Hispanotherium matritense* de Córcoles (*H. matritense sensu stricto* (nœud t))))), n'apparaissent pas dans l'analyse précédente. Ces dichotomies vont d'ailleurs exactement à l'encontre des nœuds 20 à 23 de l'arbre de référence : pour les caractères de la denture définitive, *H. matritense* – paraphylétique comme dans les arbres 0 et 1 de l'analyse complète (Figs 290A, 290B) – est plus évolué que « A. » *beonense* et que « B. » *tekkayai*.

Le nœud p est soutenu par quatre caractères non ambigus (les racines des dents jugales coalescentes (70⁽²⁾), le cingulum labial plutôt présent sur les molaires supérieures (109⁽¹⁾), l'hypocône individualisé sur M¹ (125) et le métaconide étranglé

sur les dents inférieures (144)), ces derniers caractères étant très homoplastiques (I.C.=0,20 et 0,11). Trois caractères récurrents (I.C. compris entre 0,16 et 0,23) supportent le nœud q sans ambiguïté : le cingulum lingual plutôt présent sur P³⁻⁴ (87⁽¹⁾) et toujours absent sur les prémolaires inférieures (147⁽³⁾), le cingulum postérieur bas et réduit sur M¹⁻² (124). Le nœud r est seulement défini par le protocône moins puissant que l'hypocône sur P² (97), caractère très labile (I.C.=0,20). Le nœud s, qui réunit *H. matritense sensu stricto* et les taxons descendant du nœud t, dépend du cingulum lingual plutôt absent sur P³⁻⁴ (87⁽²⁾) et de la crista plutôt absente sur P³ (105⁽¹⁾). Ces deux caractères sont particulièrement peu cohérents (I.C.=0,21 et 0,14).

Le nœud t est une multifurcation du type (« *Begertherium* » *borissiakii*, « *B.* » *grimmi*, nœud 19, nœud 25) étayée par trois caractères aux indices de cohérence faibles (entre 0,11 et 0,21) : le cingulum lingual toujours absent sur P³⁻⁴ (87⁽³⁾) et les molaires supérieures (114⁽³⁾) et le pli du paracône faible sur M¹⁻² (118). L'indice de cohérence le plus haut de tous ces caractères égale 0,40. Les nœuds p à t sont très peu solides.

Contrairement à l'analyse globale des caractères dentaires (paragraphe précédent), les nœuds 19, 25 et 26 sont ici résolus. Les nœuds 27 à 31, déjà présents dans l'analyse précédente, n'appellent quant à eux aucun commentaire supplémentaire.

L'analyse de parcimonie fondée sur les 120 caractères dentaires (analyse précédente) définissait mal les relations phylogénétiques entre les Elasmotheriina peu évolués. La denture définitive paraît plus discriminante. Cependant, il n'y a pas congruence avec l'analyse de référence.

CARACTÈRES DES DENTS DE LAIT

Seuls les 20 caractères de la denture de lait ont été analysés, chez vingt-six taxons. Dix taxons, dont neuf Elasmotheriina, ont été exclus : « *Begertherium* » *borissiakii*, « *Beliajevina* » *caucasica*, « *Hispanotherium* » *lintungense*, *Kenyatherium bishopi*, *Sinootherium lagrelii*, « *Tesselodon* » *fangxianense* (aucun caractère contrôlé), *Iranotherium morgani*, *Parelasmotherium schansiense* et *Dicerorhinus sumatrensis* (un caractère contrôlé).

Les dents de lait sont en général mal représentées dans le registre fossile (en tout cas chez les rhinocérotydés).

RÉSULTATS

Plus de 2339 arbres de longueur minimale (45 pas) sont obtenus par la commande « mh* bb* » de Hennig86. Les indices de cohérence (I.C.=0,45) et de rétention (I.R.=0,65) sont meilleurs que ceux de l'analyse globale.

L'arbre de consensus mesure 62 pas ; ses indices sont faibles (I.C.=0,37 ; I.R.=0,38).

La congruence de l'arbre de consensus avec l'arbre de référence (Fig. 296) est nulle : aucun nœud n'est soutenu (Fig. 288).

La racine de l'arbre (nœud a) est une multifurcation qui comprend trois extra-groupes (*Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Ronzootherium filholi*), *Menoceras arikareense*, *Plesiaceratherium mirallesi*, *Protaceratherium minutum*, les Elasmotheriina primitifs (« *Aegyrcitherium* » *beonense*, « *Begertherium* » *grimmi*, *Bugtirhinus praecursor*, *Caementodon oettingenae*, *Hispanotherium matritense sensu stricto* et de Córcoles) et les trois nœuds b, c et d.

Le nœud b réunit « *Beliajevina* » *tekkayai* et « *Hispanotherium tungurensis* », deux Elasmotheriina peu évolués dont la denture de lait est bien connue. Ce groupe est soutenu par trois caractères non ambigus : la muraille interne sur D² (167), également observée chez *H. matritense sensu stricto* (I.C.=0,50) ; l'étranglement de l'entoconide présent sur les dents inférieures (173). Ce sont les seuls Elasmotheriina chez qui ce caractère a été observé ; le sillon antérieur de l'ectolophide présent sur D₂ (178), attesté chez tous les Elasmotheriina contrôlés pour ce caractère (I.C.=0,16).

Le nœud c est une multifurcation impliquant les Teleoceratina et *Rhinoceros* (respectivement nœuds 6 et 9 de l'arbre de référence). Ce nœud est supporté sans ambiguïté par deux caractères (les plis secondaires présents sur D² (168) et la vallée postérieure de D₂ plutôt fermée (180⁽²⁾)).

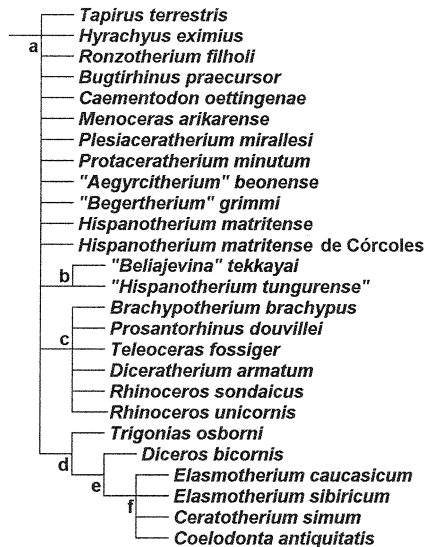


FIG. 296. Cladogramme de l'analyse partielle portant sur les caractères des dents de lait (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des 2339 arbres de longueur minimale. Ce cladogramme (62 pas, I.C.=0,37 ; I.R.=0,38) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 20 caractères des dents de lait regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexe IV). Les quatre extra-groupes utilisés pour enraciner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ranzotherium filholi*. Vingt-six taxons sont contrôlés.

FIG. 296. Cladogram of the partial analysis based on the characters of the milk teeth (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of 2339 equally parsimonious trees. This cladogram (62 steps, CI=0,37; RI=0,38) is calculated by Hennig86 and based on 20 characters detailed in Appendix IV. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ranzotherium filholi*. Twenty-six taxa are included.

Le nœud d rapproche l'extra-groupe *Trigonias osborni* de l'ensemble (*Diceros bicornis* (*Elasmotherium caucasicum*, *E. sibiricum*, *Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis*)). L'absence de pli du protoconide sur les dents de lait inférieures (174) et de rugosités verticales sur D_{2-3} (-176) caractérisent ce nœud sans ambiguïté.

Le nœud e réunit les Rhinocerotina descendant du nœud 11 et *Elasmotherium* (nœud 31), en raison du mésostyle absent sur D^2 (165). La multifurcation suivante (nœud f) regroupe *E. caucasicum*, *E. sibiricum*, *C. simum* et *C. antiquitatis*. Elle est soutenue par la présence d'un mésostyle sur D^{3-4} (166), attestée chez les quatre formes, et l'absence de DI^1 (163), optimisée chez *Elasmotherium* (lacunes d'observation).

En définitive, on retrouve dans les grandes lignes les résultats des analyses partielles fondées sur les caractères crâniens et mandibulaires : aucun des groupes supragénériques de l'analyse de référence n'est soutenu ; si les relations phylogénétiques au sein des Elasmotheriina ne sont pas éclaircies sur la base des caractères des dents de lait, on peut toutefois distinguer Elasmotheriina primitifs, peu évolués et évolués ; les caractères des Elasmotheriina évolués (ici *Elasmotherium*) convergent avec ceux des Rhinocerotina descendant du nœud 11. La convergence est forte avec *Ceratotherium simum* et *Coelodonta antiquitatis* (formes dolichocéphales adaptées à un régime herbacé), moins chez *Diceros bicornis*.

CARACTÈRES POSTCRÂNIENS

Seuls les 100 caractères du squelette postcrânien (rachis, membres antérieur et postérieur, caractères généraux) ont été sélectionnés chez trente taxons. Les six formes écartées de l'analyse sont les Elasmotheriina dont on ne connaît pas de matériel postcrânien : « *Begertherium* » *borissiakii*, « *Beliajevina* » *tekkayai*, *Kenyatherium bishopi*, *Procoelodonta mongoliense*, *Sinotherium lagrelii*, « *Tesselodon* » *fangxianense*.

RÉSULTATS

La commande « mh* bb* » de Hennig86 a permis d'obtenir 310 arbres également parcimonieux (387 pas ; I.C.=0,31 ; I.R.=0,59).

L'arbre de consensus strict mesure 415 pas. L'indice de cohérence (I.C.=0,29) et l'indice de rétention (I.R.=0,54) sont faibles.

La topologie de l'arbre de consensus (Fig. 297) est proche de celle de l'arbre de référence (Fig. 288). La racine (nœud 0) est identique. Neuf nœuds sont soutenus : sur les caractères postcrâniens, les Rhinocerotinae (nœud 4), les Rhinocerotini (nœud 5), les Teleoceratina (nœud 6), *Rhinoceros* (nœud 9), le nœud 12 (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*) sont monophylétiques, de même que les Elasmotheriinae (nœud 13), les Elasmotheriini (nœud 14) et les Elasmotheriina (nœud 16).

Protaceratherium minutum descend du nœud a, immédiatement après la racine de l'arbre (nœud 0). Cette forme est très primitive pour les caractères post-crâniens, ce qui explique en partie son irrésolution dans l'analyse globale.

Le nœud suivant (nœud b) est une trifurcation qui implique le clade réunissant les extra-groupes (*Ronzotherium filholi*, *Trigonias osborni*), les Rhinocerotinae (nœud 4) et les Elasmotheriinae (nœud 13).

Au sein des Rhinocerotinae (nœud 4), seules des dichotomies sont observées. La seule modification par rapport à l'arbre de référence concerne *Coelodonta antiquitatis* : sur la base des caractères postcrâniens, *C. antiquitatis*, exclu des Rhinocerotina, est groupe-frère des Teleoceratina. Dans l'arbre de référence, ce taxon descend du nœud 11 (*C. antiquitatis* (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*)).

Le dernier ensemble regroupe les Elasmotheriinae (nœud 13). Comme dans l'arbre de référence, le groupe est de la forme (Elasmotheriini (Elasmotheriina)). La monophylie des Elasmotheriina (nœud 16 : *Kenyatherium bishopi* est exclu de l'analyse) est ici soutenue par quatre caractères non ambigus : le scaphoïde plus haut à l'arrière qu'à l'avant (210) ; la coulisse latérale du péroné profonde (250) et en position médiane (251) ; la tubérosité postéro-proximale en bande sur le Mt IV (277). Les indices de cohérence de ces quatre caractères sont compris entre 0,12 et 0,50, pour une moyenne de 0,28.

Le nœud suivant (nœud h) est une multifurcation qui résume les nœuds 17 à 27 de l'arbre de référence (Elasmotheriina du Miocène inférieur et moyen). Ce nœud est supporté sans ambiguïté par quatre synapomorphies : la facette pour le magnum plane sur le scaphoïde (209) ; le semi-lunaire et le cubitus articulés (211) ; la tubérosité postérieure rectiligne sur le magnum (221) ; les reliefs intermédiaires bas et mousses sur les métapodes (280). Ces caractères sont homoplastiques (I.C. de 0,20 à 0,33 pour une moyenne de 0,25).

Le dernier nœud (nœud j) est une multifurcation qui résume les nœuds 28, 29 et 31 : trois caractères non ambigus rapprochent *Elasmotherium caucasicum*, *E. sibiricum*, *Iranotherium morgani* et *Parelasmotherium schansiense* : la facette axoïdienne concave sur l'atlas (187⁽²⁾), optimisée chez *E. caucasicum* et *P. schansiense* ; l'expansion de la facette Cc 1 toujours haute et étroite (261⁽²⁾) et les facettes Cc 2 et Cc 3 toujours indépendantes (-263⁽⁰⁾) sur l'astragale, deux caractères optimisés chez *E. caucasicum*. La présence d'*E. caucasicum* au nœud j est due au scaphoïde aussi haut à l'avant qu'à l'arrière (-210). Cette réversion unique chez les Elasmotheriina est optimisée chez les trois autres formes. Le nœud j est de ce fait particulièrement fragile.

L'analyse fondée sur les caractères postcrâniens est, de toutes les analyses partielles pratiquées, celle qui exprime le mieux les relations phylogénétiques de l'arbre de référence : à l'exception de *Coelodonta antiquitatis* (caractères proches des

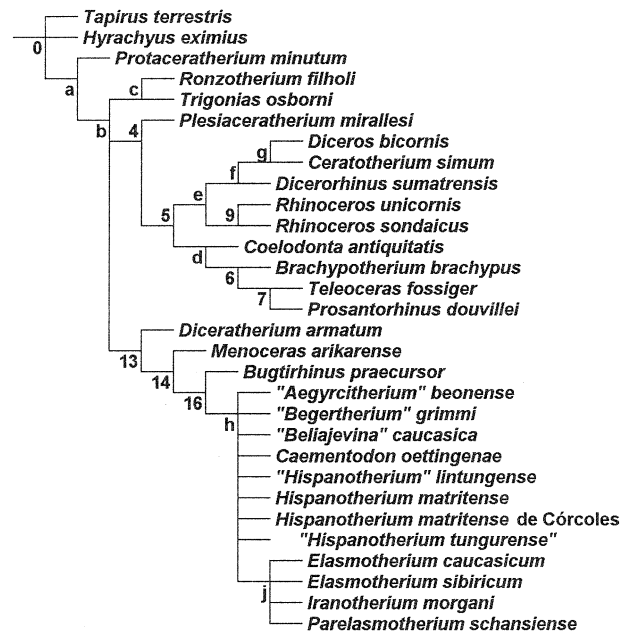


FIG. 297. Cladogramme de l'analyse partielle portant sur les caractères post-crâniens (Elasmotheriina et groupe de branchement) : arbre de consensus strict des 310 arbres de longueur minimale (387 pas). Ce cladogramme (415 pas, I.C.=0,29 ; I.R.=0,54) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 100 caractères postcrâniens regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes V et VI). Le caractère 187 est non-additif. Les quatre extra-groupes utilisés pour enracer l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Trente taxa sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 297. Cladogram of the partial analysis based on the postcranial characters (Elasmotheriina and branching group): strict consensus tree of 310 equally parsimonious trees (387 steps). This cladogram (415 steps, CI=0,29; RI=0,54) is calculated by Hennig86 and based on 100 postcranial characters detailed in appendix (Annexes V and VI). The character 187 is non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Thirty taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

Teleoceratina), tous les Rhinocerotinae occupent des positions phylogénétiques semblables. Les Elasmotheriinae, les Elasmotheriini et les Elasmotheriina sont monophylétiques. Parmi les Elasmotheriina, les relations sont de la forme (*Bugtirhinus praecursor* (Elasmotheriina du Miocène inférieur et moyen (Elasmotheriina post-Miocène moyen))).

La monophylie des Teleoceratina n'est soutenue que par les caractères postcrâniens. Le crâne et la denture sont ceux de Rhinocerotinae peu différenciés (la denture de *Brachypotherium brachypus* en particulier est très primitive).

CONCLUSION SUR LES ANALYSES PARTIELLES

Les arbres parcimonieux des analyses partielles fondées sur un nombre de caractères significatif (domaines crânien, dentaire, postcrânien) possèdent tous des indices de cohérence (compris entre 0,31 et 0,34) très proches de ceux de l'analyse de référence (0,30). Cela signifie qu'aucun domaine (crânien, dentaire ou postcrânien) n'est épargné plus que les autres par l'homoplasie, contrairement aux idées reçues.

Il est néanmoins possible de comparer la congruence des analyses partielles avec l'analyse de référence (Tableau 11) :

- Les caractères postcrâniens (au nombre de 100) sont les plus congruents. La congruence est presque parfaite chez les Rhinocerotinae ; tous les taxons supragénériques sont soutenus chez les Elasmotheriinae.
- Les caractères de la denture définitive (100 caractères) sont moins congruents mais plus discriminants – les dichotomies sont plus nombreuses. C'est le matériel le mieux représenté dans le registre fossile et notamment chez les Elasmotheriina. Il y a moins de lacunes d'observation et donc moins d'incertitude.
- Les caractères crâniens (52), mandibulaires (10) et des dents de lait (20) sont plus largement soumis à convergence chez les Rhinocerotidae. Ce parallélisme évolutif prend même le pas sur les synapomorphies de l'analyse de référence (congruence faible ou nulle). La convergence frappante entre les Elasmotheriina évolués et les Rhinocerotina descendant du nœud 11 (*C. antiquitatis*, *C. simum* et *D. bicornis*) est vraisemblablement liée à un régime alimentaire (riche en graminées) et une stratégie de défense (corne(s)) indépendamment acquis par les deux ensembles.

ANALYSES RESTREINTES EN TERMES DE TAXONS

L'analyse de référence p. 233-267 a confirmé la monophylie des Elasmotheriina au sein des Rhinocerotidae, des Elasmotheriinae et des Elasmotheriini.

Afin de déterminer l'influence de l'échantillonnage taxonomique dans la résolution phylogénétique (polarité et distribution des caractères, solidité des nœuds), j'ai d'abord exclu les Rhinocerotini de l'analyse de parcimonie. L'analyse de parcimonie a ensuite été restreinte aux Elasmotheriinae, puis aux Elasmotheriina. Dans chacune d'elles, les quatre extra-groupes de l'analyse globale (*Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni*, *Ronzotherium filholi*) ont été maintenus.

ANALYSE EXCLUANT LES RHINOCEROTINI

Les Elasmotheriinae, *Plesiaceratherium mirallesi* (groupe-frère des Rhinocerotini) et *Protaceratherium minutum* (dont la position n'est pas fixée dans l'analyse de référence (Fig. 288)) sont intégrés dans l'analyse. Les 282 caractères anatomiques sont contrôlés.

RÉSULTATS

Deux arbres de longueur minimale 748 pas (I.C.=0,46 ; I.R.=0,65) sont obtenus par la commande « mh* bb* » de Hennig86. L'exclusion des Rhinocerotini entraîne donc une baisse sensible de l'homoplasie dans l'analyse.

TABLEAU 11. Analyse globale et analyses partielles : congruence nœud par nœud. Les nombres de caractères et de taxons contrôlés sont indiqués entre parenthèses sous les titres des colonnes. Le signe } est utilisé quand un des nœuds d'une analyse partielle résume plusieurs nœuds de l'arbre de référence. Le signe \cong est utilisé quand deux nœuds sont presque équivalents (groupe monophylétique soutenu mais réarrangé...).

TABLE 11. Global analysis and partial analyses: congruence node-by-node. The number of characters and the number of taxa are indicated between parentheses below the column titles. The } sign is used when one of the nodes from a partial analysis summarizes several nodes of the reference tree. The \cong sign is used when two nodes are almost equivalent (e.g.) monophyletic group supported but rearranged...).

Arbre de référence (Fig. 288) (282 caractères ; 36 taxons)	Arbres de consensus des analyses partielles (Figs 292-297)				
	Caractères crâniens (52 ; 27)	Caractères mandibulaires (10 ; 26)	Dents définitives (100 ; 36)	Dents de lait (20 ; 26)	Caractères postcrâniens (100 ; 30)
RHINOCEROTIDAE (nœud 1)	-	-	-	-	-
Nœud 2	-	-	\cong nœud b	-	-
Nœud 3	-	-	-	-	-
RHINOCEROTINAE (nœud 4)	-	-	soutenu	-	soutenu
RHINOCEROTINI (nœud 5)	-	-	-	-	soutenu
TELEOCERATINA (nœud 6)	-	-	-	-	soutenu
Nœud 7	-	-	-	-	soutenu
RHINOCEROTINA (nœud 8)	-	-	-	-	\cong nœud e
<i>Rhinoceros</i> (nœud 9)	soutenu	soutenu	-	-	soutenu
Nœud 10	-	-	-	-	\cong nœud f
Nœud 11	-	soutenu	-	-	-
Nœud 12	-	soutenu	-	-	soutenu
ELASMOTHERIINAE (nœud 13)	-	-	soutenu	-	soutenu
ELASMOTHERIINI (nœud 14)	-	-	soutenu	-	soutenu
ELASMOTHERIINA (nœud 15)	-	-	soutenu	-	-
Nœud 16	-	-	} nœud n	-	soutenu
Nœud 17	-	-		-	-
Nœud 18	-	-	-	-	
Nœud 19	-	-	soutenu	-	
Nœud 20	-	-	-	-	
Nœud 21	-	-	-	-	
Nœud 22	-	-	-	-	
Nœud 23	-	-	-	-	
Nœud 24	-	-	-	-	
Nœud 25	-	-	soutenu	-	
Nœud 26	-	-	soutenu	-	
Nœud 27	-	-	soutenu	-	
Nœud 28	-	-	soutenu	-	
Nœud 29	} nœud g	-	soutenu	-	} nœud j
Nœud 30		-	soutenu	-	
<i>Elasmotherium</i> (nœud 31)		soutenu	soutenu	-	

L'incertitude de l'analyse de référence (Fig. 288) concernant *Hispanotherium matritense* – paraphylétique ou monophylétique – n'est pas levée ici. C'est d'ailleurs la seule différence entre les deux arbres. La pondération successive sélectionne l'arbre dans lequel ce taxon est monophylétique, tout comme dans l'analyse globale (Fig. 290C).

L'arbre de consensus strict (Fig. 298) mesure 750 pas et possède les mêmes indices de cohérence et de rétention que les deux arbres parcimonieux (I.C.=0,46 ; I.R.=0,65).

La séquence de branchement en amont des Elasmotheriina est de la forme (*P. mirallesi* (*P. minutum* (Elasmotheriinae (Elasmotheriini (Elasmotheriina))))).

Les nœuds 0 à 2 et 13 à 31 de l'arbre de référence sont soutenus.

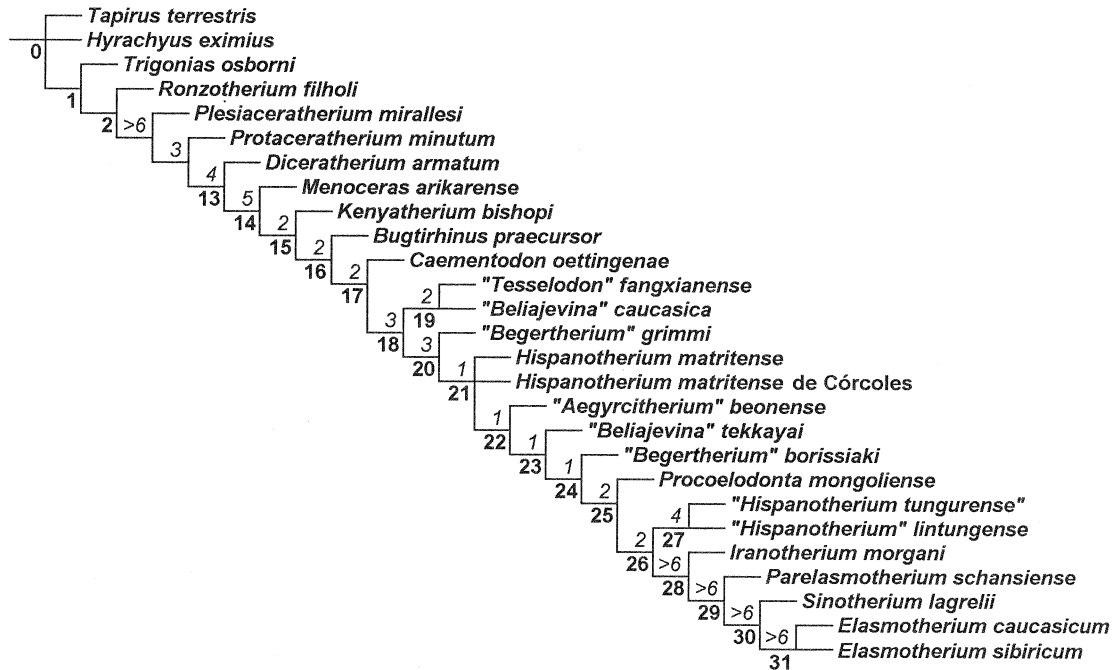


FIG. 298. Cladogramme de l'analyse restreinte excluant les Rhinocerotini et portant sur l'ensemble des caractères : arbre de consensus strict résumant les deux arbres parcimonieux. Ce cladogramme (750 pas, I.C.=0,46 ; I.R.=0,65) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 282 caractères anatomiques regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes II à VI). Les caractères 72, 94, 102, 140 et 187 sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraceriner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Vingt-sept taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sous les branches et en gras sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288). Les indices de Bremer (1994) sont en italique, au-dessus des branches.

FIG. 298. Cladogram of the restricted analysis excluding the Rhinocerotini and based on the 282 characters: strict consensus tree of two equally parsimonious trees. This cladogram (750 steps, CI=0,46; RI=0,65) is calculated by Hennig86 and based on 282 cranial, dental and postcranial characters detailed in appendix (Appendices II to VI). The characters 72, 94, 102, 140 and 187 are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Twenty-seven taxa are included. The numbered nodes (below the branches and bold-typed) appear in the reference tree (Fig. 288). The Bremer indexes are in italics, above the branches.

ANALYSE RESTREINTE AUX ELASMOTHERIINAE

Du groupe de branchement, seuls *Diceratherium armatum* et *Menoceras arikarensense* ont été intégrés à l'analyse : dans l'arbre de référence, ces deux taxons sont respectivement groupes-frères des Elasmotheriini et des Elasmotheriina.

Les caractères anatomiques dans leur ensemble (crâniens, dentaires et postcrâniens) ont été contrôlés.

RÉSULTATS

Un seul arbre parcimonieux (661 pas, I.C.=0,51 ; I.R.=0,66) est obtenu par la commande « mh* bb* » de Hennig86. Les indices de cohérence et de rétention sont moyens. L'indice de cohérence est logiquement meilleur (0,51 au lieu de 0,30) que celui de l'analyse globale : une bonne partie de l'homoplasie a disparu avec l'éviction des Rhinocerotinae et du rhinocerotidé peu spécialisé *Protaceratherium minutum*.

La topologie de l'arbre de référence (Fig. 288) est strictement conservée, à une exception près : la trifurcation (nœud 21) réunissant *Hispanotherium matritense sensu stricto*, *H. matritense* de Córcoles et le nœud 22 est désormais résolue : l'espèce est ici paraphylétique (Fig. 299).

La monophylie des Elasmotheriina (nœud 15) n'est plus soutenue que par deux synapomorphies au lieu de trois : la postfossette large sur P³⁻⁴ (89⁽¹⁾) et l'étranglement du protocône puissant sur M¹⁻² (116). La muraille linguale sur P³⁻⁴

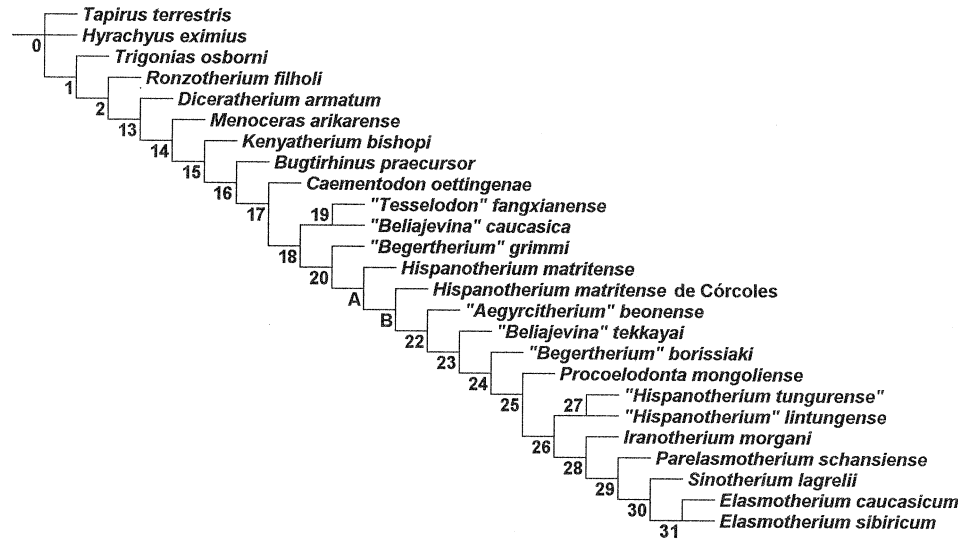


FIG. 299. Cladogramme de l'analyse restreinte aux Elasmotheriinae portant sur l'ensemble des caractères : arbre de longueur minimale. Ce cladogramme (661 pas, I.C.=0,51 ; I.R.=0,66) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 282 caractères anatomiques regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes II à VI). Les caractères 72, 94, 102, 140 et 187 sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraciner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Vingt-cinq taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 299. Cladogram of the analysis restricted to the Elasmotheriinae and based on 282 characters: parsimonious tree. This cladogram (661 steps, CI=0,51; RI=0,66) is calculated by Hennig86 and based on 282 anatomical characters detailed in appendix (Appendices II to VI). The characters 72, 94, 102, 140 and 187 are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Twenty-five terminal taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

(102⁽³⁾) n'est plus caractéristique de la sous-tribu. Ce caractère, attesté au nœud 15, peut remonter aux nœuds 2, 13 ou 14. Dans l'analyse globale, les autres taxons du groupe de branchement permettent d'éliminer toute ambiguïté.

Parmi les caractères ambigus susceptibles d'apparaître au nœud 15 ou aux suivants, le bord postérieur du ptérygoïde proche de l'horizontale (22) peut ici remonter au nœud 13 (nœud 15 dans l'arbre de référence). Trois autres caractères ne peuvent apparaître qu'à partir du nœud 15 : la série pré-molaire courte (63⁽¹⁾), qui pouvait être liée au nœud 14 ; le *foramen transversarium* absent sur l'atlas (188), peut-être présent dès la racine ; le scaphoïde plus haut à l'arrière qu'à l'avant (210), qui pouvait remonter au nœud 3. Aucun changement n'intervient des nœuds 16 à 20.

Le nœud A rapproche *H. matritense sensu stricto* du clade (*H. matritense* de Córcoles (nœud 22)). C'est la topologie observée dans deux des trois arbres de longueur minimale de l'analyse de référence (Arbres 0 et 1, Fig. 290) : *H. matritense* est paraphylétique.

Les six synapomorphies qui définissent le nœud A sont celles qui supportent le nœud 21 de l'arbre de référence (-57⁽⁰⁾, 62⁽¹⁾, -118⁽⁰⁾, -122⁽⁰⁾, -172⁽⁰⁾, 199⁽³⁾)

En revanche, l'apparition du nœud B entraîne quelques modifications dans la distribution des caractères. Ce nœud qui réunit *H. matritense* de Córcoles et les taxons descendant du nœud 22 est soutenu sans ambiguïté par deux synapomorphies post-crâniennes : la languette articulaire pour le pyramidal plutôt absente sur l'unciforme (223). C'est l'état 1 du morphocline (I.C.=0,33), qui apparaît indépendamment chez l'extra-groupe *Trigonias osborni* ; le bord proximal du Mt III sigmoïde (271). C'est l'état 2 du morphocline (I.C.=0,33), qui caractérise la racine avant la réversion (état 1) attestée au nœud 13.

Dans l'arbre de référence, le caractère 223 peut remonter au nœud 21 et le caractère 271 au nœud 3. Tous deux sont attestés au nœud 22.

Deux caractères (post-crâniens eux-aussi) ne sont pas nécessairement liés au seul nœud B : la cicatrice trochléenne présente sur l'humérus (195). Ce caractère, seulement attesté chez « *Aegyrcitherium* » *beonense*, ne peut apparaître qu'à partir du nœud 22 dans l'arbre de référence ; la facette pour le péroné concave sur l'astragale (267). Il peut s'agir d'une

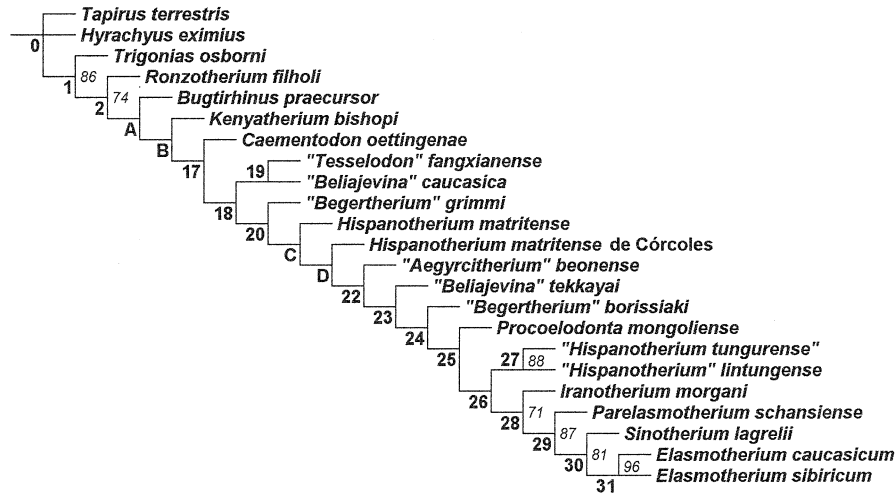


FIG. 300. Cladogramme de l'analyse restreinte aux Elasmotheriina portant sur l'ensemble des caractères : arbre de longueur minimale. Ce cladogramme (574 pas, I.C.=0,57 ; I.R.=0,68) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 282 caractères anatomiques regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes II à VI). Les caractères 72, 94, 102, 140 et 187 sont non-additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraciner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Vingt-trois taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288). Les nombres en italique correspondent au score des nœuds statistiquement soutenus (logiciel de rééchantillonnage « Parsimony Jackknifer v. 4.2 » (Farris 1995)).

FIG. 300. Cladogram of the analysis restricted to the Elasmotheriina and based on 282 characters: parsimonious tree. This cladogram (574 steps, CI=0,57; RI=0,68) is calculated by Hennig86 and based on 282 characters detailed in appendix (Appendices II to VI). The characters 72, 94, 102, 140 and 187 are non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Twenty-three taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288). The italicized numbers correspond to the score of the statistically supported nodes ("Parsimony Jackknifer v. 4.2" (Farris 1995)).

synapomorphie acquise au nœud B et suivie d'une réversion au nœud 23 ou d'une convergence entre *H. matritense* de Córcoles et *A. beonense*.

Hormis le caractère 195 (voir page précédente), aucune différence n'apparaît entre les deux analyses pour les nœuds 22 à 31.

Les taxons du groupe de branchement exclus de cette analyse ne sont pas directement dans l'ascendance des Elasmotheriina. L'exclusion de *Protaceratherium minutum* et des Rhinocerotinae n'a que peu d'influence sur les relations phylogénétiques au sein des Elasmotheriinae. Quelques différences de détail sont néanmoins observées ; en particulier, la trifurcation de l'arbre de référence (Fig. 288) impliquant *H. matritense* est résolue.

ANALYSE RESTREINTE AUX ELASMOTHERIINA

Les treize taxons du groupe de branchement sont exclus de la présente analyse, restreinte au groupe interne *sensu stricto* (Elasmotheriina) et aux quatre extra-groupes (*Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni*, *Ronzotherium filholi*). Les 282 caractères crâniens, dentaires et postcrâniens sont contrôlés.

RÉSULTATS

Un seul arbre de longueur minimale 574 pas est obtenu par la commande « mh* bb* » de Hennig86. Les indices de cohérence (I.C.=0,57) et de rétention (I.R.=0,68) sont corrects. Ils sont meilleurs que ceux de l'analyse de référence (I.C.=0,30 ; I.R.=0,58), de l'analyse excluant les Rhinocerotini (I.C.=0,46 ; I.R.=0,65) et de l'analyse restreinte aux Elasmotheriinae (I.C.=0,51 ; I.R.=0,66).

La topologie de l'arbre (Fig. 300) est très proche de celle de l'arbre de référence (Fig. 288) : les nœuds 0 à 2, 17 à 20 et 22 à 31 de l'arbre de référence sont soutenus. Deux différences seulement sont constatées :

- les nœuds 15 et 16 disparaissent au profit des nœuds A et B, en raison de l'interversion *Bugtirhinus praecursor*/*Kenyatherium bishopi*.
- la trifurcation (nœud 21) rapprochant *Hispanotherium matritense sensu stricto*, *H. matritense* de Córcoles et le nœud 22 est résolue et scindée en nœuds C et D. Cette topologie apparaît à la fois dans deux des trois arbres parcimonieux de l'analyse globale (Figs 290A, 290B) et dans l'analyse restreinte aux Elasmotheriinae (Fig. 299).

Les nœuds impliquant les extra-groupes (nœuds 0, 1 et 2) sont communs aux deux analyses.

Le nœud A réunit les Elasmotheriina sous l'agencement (*B. praecursor* (*K. bishopi* (autres Elasmotheriina))). On retrouvait déjà cette topologie dans l'analyse globale traitée avec tous les caractères non-additifs (Fig. 291).

Du fait de l'exclusion de *Protaceratherium minutum*, des Rhinocerotinae (descendant du nœud 3), de *Diceratherium armatum* (nœud 13) et de *Menoceras arikarense* (nœud 14), vingt-sept synapomorphies définissent sans ambiguïté cet ensemble.

Dans l'analyse globale, la plupart d'entre elles sont acquises aux nœuds 3 (67, 70, 84⁽²⁾, 111⁽³⁾, 122, 133, 146, 161, 207, 256, 259), 13 (65, 110⁽³⁾, 143, 151⁽³⁾, 263⁽³⁾) ou 14 (115, 140⁽²⁾, 254).

Les huit autres synapomorphies, ambiguës, sont attestées au nœud 16 dans l'arbre de référence. Certaines peuvent remonter au nœud 3 (129, 210, 250) ou au nœud 15 (95, 135, 251, 277) en raison des lacunes d'observation chez *K. bishopi*. La dernière peut apparaître dès le nœud 14 (101⁽¹⁾).

Le nœud B est beaucoup moins solide que le nœud A, puisque trois synapomorphies seulement le supportent sans ambiguïté : la tendance à l'hypsodontie (68). Ce caractère attesté au nœud 17 pouvait également être lié aux nœuds 15 ou 16 ; le cingulum labial plutôt absent sur les prémolaires supérieures (83⁽²⁾). Il y avait réversion au nœud 16 ; la constriction du protocône plutôt présente sur P³⁻⁴ (101⁽²⁾). Ce caractère était attesté au nœud 16 (ambiguïté aux nœuds 14 et 15). Un seul caractère, attesté au nœud 17, peut apparaître au nœud B : l'articulation semi-lunaire/cubitus (211). Dans cette analyse restreinte, ce caractère n'est donc pas diagnostique du nœud 17.

Quelques différences interviennent plus haut dans l'arbre. Des caractères perdent leur ambiguïté du fait de l'absence du groupe de branchement : au nœud 18 (87⁽²⁾, 109⁽¹⁾), au nœud 20 (101⁽³⁾, 214), au nœud D (-122, 264⁽¹⁾) et au nœud 28 (21, 25⁽¹⁾).

La monophylie des Elasmotheriina semble beaucoup plus solide dans cette analyse restreinte aux extra-groupes et aux Elasmotheriina que dans l'analyse globale : vingt-sept synapomorphies soutiennent l'ensemble sans ambiguïté. Cette robustesse est due à l'absence dans l'analyse de formes plus étroitement apparentées aux Elasmotheriina que les extra-groupes.

En réalité, parmi ces vingt-sept caractères, seuls huit soutiennent vraiment les Elasmotheriina sous la forme (*Bugtirhinus praecursor* (*Kenyatherium bishopi* (autres Elasmotheriina))). Six d'entre elles sont optimisées chez *K. bishopi*. Les autres sont des synapomorphies caractéristiques des Elasmotheriini, des Elasmotheriinae, voire du nœud 3 dans l'arbre de référence.

On constate ainsi que même en multipliant des extra-groupes lointains, il est très difficile d'établir la diagnose cladistique du groupe interne sans y intégrer des caractères « non spécifiques ».

L'interversion *K. bishopi*/*B. praecursor* est la conséquence directe de l'exclusion de deux proches parents des Elasmotheriina : *Diceratherium armatum* et *Menoceras arikarense*. La topologie (*K. bishopi* (*B. praecursor* (autres Elasmotheriina))), conforme à l'arbre de référence, coûte quatre pas supplémentaires (578 pas au lieu de 574).

Cette intervention illustre le problème de l'échantillonnage taxonomique dans les analyses de parcimonie. Plus les taxons sont nombreux, plus les homoplasies sont fréquentes, mais plus précis sont les résultats.

Le principe appliqué ici du groupe de branchement, c'est-à-dire de l'inclusion de taxons non directement liés à l'étude du groupe interne – et dont le nombre peut être élevé – apparaît donc comme un complément efficace au choix habituel d'extra-groupes plus ou moins lointains, à la fois pour l'orientation des caractères, l'établissement de diagnoses cladistiques et le soutien des groupes monophylétiques.

ANALYSES PARTIELLES RESTREINTES AUX ELASMOTHERIINA

Deux analyses de parcimonie fondées sur les caractères crâniens puis postcrâniens incluent les seuls Elasmotheriina. Ce procédé doit permettre de mieux expliciter la distribution de ces caractères dans le groupe interne : le groupe de branchement – notamment ses taxons terminaux –, tenu pour responsable de la majeure partie de l'homoplasie, est exclu de l'analyse.

Les résultats de l'analyse fondée sur les caractères dentaires ne sont pas décrits ici. Ils sont strictement identiques à ceux de l'analyse partielle englobant le groupe de branchement et fondée sur les dents définitives p. 273-275).

CARACTÈRES CRÂNIENS

Les 52 caractères crâniens sont contrôlés chez les quatre extra-groupes et onze Elasmotheriina. « *Beliajevina* » *tekkayai*, *Bugtirhinus praecursor*, *Caementodon oettingenae*, *Elasmotherium caucasicum*, *Hispanotherium matritense* de Córcoles, *Kenya-therium bishopi*, *Sinotherium lagrelii* et « *Tesselodon* » *fangxianense*, dont le matériel crânien est mal connu ou inconnu, n'ont pas été intégrés à l'analyse.

La commande « ie » (pour *implicit enumeration*) de Hennig86 permet d'obtenir 3330 arbres également parcimonieux. Ils mesurent 88 pas. Leur indice de cohérence est bien meilleur que celui de l'analyse partielle englobant le groupe de branchement (0,62 au lieu de 0,33). La moitié de l'homoplasie a donc disparu avec l'exclusion de ce dernier. L'indice de rétention (0,62) est quant à lui proche de celui de l'analyse partielle correspondante (0,56).

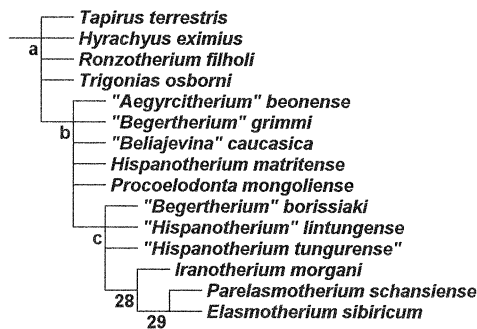


FIG. 301. Cladogramme de l'analyse restreinte aux Elasmotheriina et portant sur les caractères crâniens : arbre de consensus strict des 3330 arbres de longueur minimale. Ce cladogramme (88 pas, I.C.=0,57 ; I.R.=0,54) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 52 caractères crâniens regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexe II). Tous les caractères sont additifs. Les quatre extra-groupes utilisés pour enraciner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Quinze taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 301. Cladogram of the analysis restricted to the Elasmotheriina and based on cranial characters: strict consensus tree of 3330 equally parsimonious trees. This cladogram (88 steps, CI=0,57; RI=0,54) is calculated by Hennig86 and based on 52 cranial characters detailed in the Appendix II. All the characters are additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Fifteen taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

L'arbre de consensus des 3330 arbres (Fig. 301), de longueur 95 pas, possède des indices de cohérence (0,57) et de rétention (0,54) de même ordre.

Une seule contradiction est observée avec l'arbre de référence : les nœuds 28 et 29 sont soutenus, les autres nœuds (a, b et c) résument des nœuds de ce même arbre, à l'exception de l'interversion « *Begertherium* » *borissiaki* / *Procoelodonta mongoliense*.

La multifurcation a résume les nœuds 0, 1 et 2 de l'arbre de référence. Elle implique les quatre extra-groupes et un clade (le groupe interne).

Le nœud b est une multifurcation qui résume les nœuds 18, 20 à 22 et 25. Il réunit les Elasmotheriina primitifs « *Aegyrcitherium* » *beonense*, « *Begertherium* » *grimmi*, « *Beliajevina* » *caucasica*, *H. matritense sensu stricto*, *Procoelodonta mongoliense* et les Elasmotheriina descendant du nœud c (formes peu évoluées et évoluées). Huit synapomorphies non ambiguës soutiennent le nœud b : le profil du crâne concave en vue latérale (15⁽¹⁾) ; l'espace entre les crêtes temporale et nuchale

déprimé (17) ; la face occipitale inclinée vers l'arrière (19⁽²⁾) ; la corne nasale médiane présente (27) ; les crêtes fronto-pariétales très séparées (35⁽²⁾) ; l'apophyse postglenoïde de section régulièrement convexe (42⁽¹⁾) ; la gouttière postérieure présente sur le processus zygomatique du squamosal (45) ; le *foramen magnum* subtriangulaire (49).

Le nœud c résume les nœuds 24, 26 et 27 de l'arbre de référence. Cette multifurcation rassemble les Elasmotheriina peu évolués (« *Begertherium* » *borissiakii*, « *Hispanotherium* » *lintungense* et « *H. tungurensis* ») et évolués (nœud 28). Trois synapomorphies supportent ce nœud sans ambiguïté : l'extrémité des nasaux large (24⁽¹⁾) ; la corne nasale bien développée (28) ; la projection latérale du frontal présente (33).

Le nœud 28 est caractérisé par les mêmes synapomorphies non ambiguës que dans l'arbre de référence (7, 21, 25⁽¹⁾, 47⁽²⁾).

Le nœud 29 réunit ici *P. schansiense* et *E. sibiricum*. Huit synapomorphies définissent le nœud : 2, 3, 4, 25⁽²⁾, -45⁽⁰⁾, 46, 48, -49⁽⁰⁾. Toutes sont communes à l'arbre de référence.

Les Elasmotheriina ont une distribution congruente dans cette analyse et dans l'arbre de référence. Les relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriina sont donc partiellement éclaircies à partir des seuls caractères crâniens. C'était impossible dans l'analyse partielle comprenant le groupe de branchement : le fort parallélisme évolutif entre les Rhinocerotina et les Elasmotheriina perturbait la résolution de la phylogénie : par exemple, la projection latérale de l'orbite (33), indépendamment acquise aux nœuds 12 (*Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*) et 26 (Elasmotheriina évolués) dans l'arbre de référence (Fig. 288 ; Tableau 10), caractérise le nœud c, qui mêle les taxons descendant de ces deux clades dans l'analyse partielle fondée sur les caractères crâniens (Fig. 292).

CARACTÈRES POSTCRÂNIENS

Les 100 caractères postcrâniens sont contrôlés chez les quatre extra-groupes et les Elasmotheriina. « *Begertherium* » *borissiakii*, « *Beliajevina* » *tekkayai*, *Kenyatherium bishopi*, *Procoelodonta mongoliense*, *Sinotherium lagrelii* et « *Tesselodon* » *fangxianense* n'apparaissent pas dans l'analyse : aucun reste postcrânien n'est attribué à ces formes.

510 arbres également parcimonieux de 162 pas sont obtenus par la commande heuristique « mh* bb* » de Hennig86. Leur indice de cohérence (I.C.=0,63) est largement meilleur que celui de l'analyse partielle correspondante comprenant le groupe de branchement (0,31). Comme pour l'analyse des caractères crâniens, c'est la moitié de l'homoplasie qui disparaît avec l'exclusion du groupe de branchement.

L'indice de rétention (I.R.=0,68) est lui aussi supérieur à celui de l'analyse partielle fondée sur les caractères postcrâniens (0,59).

L'arbre de consensus (Fig. 302) mesure 176 pas (I.C.=0,58 ; I.R.=0,60). Aucune contradiction n'apparaît par rapport à l'analyse globale (Fig. 288) et à l'arbre de consensus de l'analyse partielle correspondante (Fig. 297). Les nœuds de l'arbre de référence soutenus sont la racine de l'arbre (nœud 0), les nœuds 16 (Elasmotheriina), 17 et 18. Les autres nœuds sont des multifurcations qui résument les nœuds de l'arbre de référence : le nœud a résume les nœuds 1 et 2 ; le nœud b résume les nœuds 20, 21, 22 et 26 ; le nœud c résume les nœuds 28 à 31.

Dans cet arbre, les relations phylogénétiques des Elasmotheriina les moins évolués (nœuds 16 à 18) sont éclaircies. Les nœuds 17 et 18 n'étaient pas soutenus dans l'arbre de consensus de l'analyse partielle englobant le groupe de branchement (Fig. 297).

Dix synapomorphies postcrâniennes soutiennent sans ambiguïté la monophylie des Elasmotheriina (207, 210, 231, 250, 251, 254, 256, 259, 263⁽³⁾, 277). C'est le nœud 16 (du fait de l'absence de restes postcrâniens attribués à *K. bishopi*). La distribution de ces dix synapomorphies est discutée dans le paragraphe correspondant à l'analyse restreinte aux Elasmotheriina et fondée sur l'ensemble des caractères anatomiques (p. 282-284).

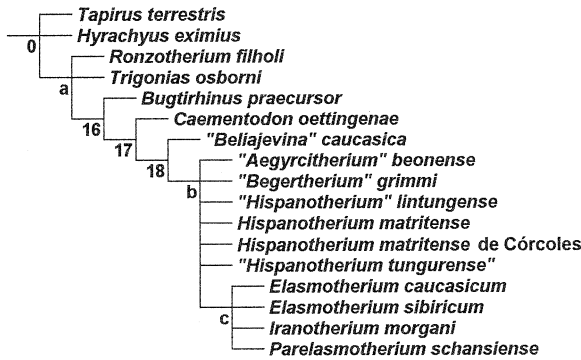


FIG. 302. Cladogramme de l'analyse restreinte aux Elasmotheriina et portant sur les caractères postcrâniens : arbre de consensus strict des 510 arbres de longueur minimale (162 pas). Ce cladogramme (176 pas, I.C.=0,58 ; I.R.=0,60) est obtenu à l'aide de Hennig86 d'après les 100 caractères postcrâniens regroupés dans la matrice figurée en annexe (Annexes V et VI). Le caractère 187 est non-additif. Les quatre extra-groupes utilisés pour enracciner l'arbre sont *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* et *Ronzotherium filholi*. Dix-sept taxons sont contrôlés. Les nœuds portant des numéros sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288).

FIG. 302. Cladogram of the analysis restricted to the Elasmotheriina and based on the postcranial characters: strict consensus tree of 510 equally parsimonious trees (162 steps). This cladogram (176 steps, CI=0,58; RI=0,60) is calculated by Hennig86 and based on 100 postcranial characters detailed in Appendix (Appendices V and VI). The character 187 is non-additive. The four outgroups are *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni* and *Ronzotherium filholi*. Seventeen terminal taxa are included. The numbered nodes appear in the reference tree (Fig. 288).

convergence ou une réversion pour chacun d'eux) ; le bord caudal de la trochlée subrectiligne sur l'astragale (258). Il y a réversion chez *Hispanotherium matritense* et convergence chez l'extra-groupe *Ronzotherium filholi* (I.C.=0,33).

Le nœud c n'est défini que par deux synapomorphies (dont une réversion) : l'articulation entre l'atlas et l'axis sigmoïde (187⁽²⁾) et les facettes Cc2 et Cc3 toujours séparées sur l'astragale (-263⁽⁰⁾). Ces deux caractères supportaient déjà le nœud équivalent dans l'analyse partielle dévolue aux caractères postcrâniens.

L'analyse portant sur les 100 caractères postcrâniens, une fois restreinte aux Elasmotheriina, permet de résoudre la séquence de branchement des taxons les moins évolués, de la forme (*Bugtirhinus praecursor* (*Caementodon oettingenae* (« *Beliajevina* » *caucasica* (autres Elasmotheriina))))). La moitié de l'homoplasie présente dans l'analyse comprenant le groupe de branchement disparaît (I.C.=0,62 au lieu de 0,31), ce qui confirme le rôle perturbateur des Rhinocerotinae. L'arbre de consensus ne présente aucune contradiction avec l'arbre de référence : la résolution est seulement moins bonne.

CONCLUSION SUR LES ANALYSES RESTREINTES

Par comparaison avec l'analyse globale, les relations phylogénétiques au sein des Elasmotheriina sont remarquablement stables : elles sont très majoritairement confirmées, voire affinées (*H. matritense* paraphylétique dans les analyses restreintes aux Elasmotheriinae et aux Elasmotheriina). La seule contradiction constatée est l'interversion des formes basales *Bugtirhinus praecursor* et *Kenyatherium bishopi* dans l'analyse restreinte aux Elasmotheriina. Cette intervention confirme la faible différenciation des deux taxons, mais également l'influence des extra-groupes dans la distribution des dichotomies basales.

L'homoplasie disparaît au fur et à mesure que sont exclues les formes « perturbatrices » (les Rhinocerotini surtout, puis les Rhinocerotinae et *Protaceratherium minutum*, et enfin le groupe de branchement entier). L'indice de cohérence des arbres parcimonieux passe ainsi de 0,31 (analyse globale) à 0,46 (analyse sans Rhinocerotini), puis à 0,51 (Elasmotheriinae), pour atteindre 0,57 (Elasmotheriina).

Une seule synapomorphie non ambiguë définit le nœud 17 : l'articulation semi-lunaire/cubitus (211), déjà diagnostique du nœud dans l'analyse de référence (Tableau 10).

De même, seule la facette pour le magnum plane en vue latérale sur le scaphoïde (209), acquise sans ambiguïté au nœud 18, réunit « *Beliajevina* » *caucasica* aux taxons descendant du nœud b. Ce caractère apparaît également dans l'analyse de référence.

Sept synapomorphies supportent le nœud b qui résume les nœuds 20 à 22 et 26 de l'arbre de référence : le bord médial de la diaphyse concave sur le radius (198) et les reliefs intermédiaires bas et mous-ses sur les métapodes (280). Ces deux caractères sont dépourvus d'homoplasie (I.C.=1) ; la facette pour le trapèze de petite taille sur le scaphoïde (208), l'articulation distale pyramidal/semi-lunaire dissymétrique (214), la tubérosité postérieure du magnum rectiligne (221), la facette pour le péroné toujours présente sur le calcaneum (264). Ces quatre caractères possèdent un indice de cohérence de 0,50 (une

Les analyses partielles restreintes aux Elasmotheriina révèlent une évolution des caractères crâniens et postcrâniens congruente avec celle de l'analyse de référence (mais cependant moins résolue). En résumé, le groupe de branchement permet de tester la monophylie du groupe interne en suppléant les extra-groupes, mais il risque de troubler les relations phylogénétiques au sein de ce groupe interne. Une fois la monophylie du groupe établie, il est donc nécessaire de contrôler les résultats (séquence de branchement, distribution des caractères, homoplasie) en excluant les taxons du groupe de branchement.

La conjonction de ces trois phénomènes (stabilité des relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriina, réduction de l'homoplasie, congruence des analyses restreintes partielles avec l'analyse globale) corrobore l'existence d'un parallélisme évolutif entre les Rhinocerotina et les Elasmotheriina. Ce parallélisme, mis en évidence grâce aux analyses partielles, ne perturbe cependant pas l'analyse globale. Il est responsable d'indices de cohérence et de rétention plutôt faibles, mais n'altère pas considérablement la structure de parenté. La succession des analyses restreintes et l'examen de la localisation des homoplasies sur les branches permettent de mettre en évidence la structuration des données au delà des faibles indices.

CONFRONTATION AVEC LES PHYLOGÉNIES DÉJÀ PARUES

La phylogénie des rhinocéros actuels proposée par Groves (1983) n'intègre aucun élasmothériiné. Il en est presque de même pour la phylogénie des Rhinocerotidea de Prothero *et al.* (1986) : *Elasmotherium* est le seul élasmothériiné contrôlé. De ce fait, les commentaires sur ces phylogénies non informatisées portent essentiellement sur les séquences de branchement.

En revanche, la comparaison sera beaucoup plus détaillée pour deux autres travaux. L'un d'eux (non informatisé) établit les relations phylogénétiques parmi les élasmothériinés (Fortelius & Heissig 1989). L'autre est la première analyse de parcimonie – informatisée – réalisée sur les Rhinocerotidae (Cerdeño 1995). Elle englobe la majorité des élasmothériinés.

Pour ces deux analyses phylogénétiques, la même méthode de comparaison est suivie : dans un premier temps, la confrontation porte sur la distribution des taxons et des caractères aux nœuds. Une analyse de parcimonie est ensuite réalisée, qui intègre les taxons communs aux deux travaux. L'arbre est enraciné à l'aide des quatre extra-groupes du présent travail (*Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni*, *Ronzotherium filholi*). L'ensemble des caractères crâniens, dentaires et postcrâniens décrits dans ce volume est contrôlé.

Les caractéristiques (topologie, longueur, indices) des arbres parcimonieux obtenus, des arbres issus de la littérature et de l'arbre de référence (ce travail) sont alors comparées grâce à la commande « tread » de Hennig86.

Cette démarche permet de confronter les résultats en termes de parcimonie (même pour des phylogénies non informatisées) et de vérifier l'influence de l'échantillonnage taxinomique sur la topologie parcimonieuse.

GROVES (1983)

La phylogénie des rhinocéros actuels proposée par Groves (1983) est non informatisée. Elle repose sur 42 caractères crâniens, dentaires et postcrâniens. Les taxons communs aux deux analyses sont *Ceratotherium simum*, *Diceros bicornis*, *Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros unicornis*, *R. sondaicus* (espèces actuelles) et *Coelodonta antiquitatis*.

Comme aucun élasmothériiné n'est contrôlé, je ne discuterai pas dans ce volume la distribution des caractères aux nœuds.

En revanche, l'analyse de parcimonie réalisée à partir des taxons communs peut être brièvement commentée : le cladogramme proposé par Groves (1983) isole le clade (*Diceros*, *Ceratotherium*) du reste des Rhinocerotina. *Dicerorhinus* et l'ensemble (*Coelodonta*, *Rhinoceros*) sont groupes-frères. Ces différences sont directement imputables à l'absence des Teleoceratina dans l'arbre. L'influence de ce groupe est en effet indéniable pour l'orientation et la distribution des caractères postcrâniens chez les Rhinocerotini (p. 276-278).

PROTHERO ET AL. (1986)

Prothero *et al.* (1986) proposent une phylogénie (non informatisée) des Rhinocerotoida, fondée sur cinquante-trois genres. Le seul élasmothériiné impliqué est *Elasmotherium*. Le nombre de caractères contrôlés est difficile à établir : seule leur distribution aux nœuds est décrite dans l'article (*ibid.*).

La distribution des rhinocéros actuels et de leurs proches parents (Rhinocerotini *sensu* Prothero *et al.* 1986) est strictement identique à celle proposée par Groves (1983, voir ci-dessus). *Elasmotherium* est inséré parmi les Rhinocerotina (nœud 44) : le nœud 46 réunit l'ensemble (*Elasmotherium* ((*Coelodonta*, *Stephanorhinus*)(*Gaindatherium*, *Punjabitherium*, *Rhinoceros*))). Si l'on considère seulement les taxons communs aux deux analyses, *Elasmotherium* est groupe-frère du clade (*Coelodonta*, *Rhinoceros*).

À partir des seize taxons communs à l'analyse de Prothero *et al.* (1986) et au présent travail et des 282 caractères anatomiques que j'ai utilisés, la commande heuristique « mh* bb* » de Hennig 86 permet d'obtenir un seul arbre de longueur minimale 838 pas (I.C.=0,42 ; I.R.=0,52).

Dans ce cas, *Elasmotherium* s'insère parmi les Rhinocerotina descendant du nœud 11 (*Ceratotherium simum*, *Coelodonta antiquitatis*, *Diceros bicornis*). Ces formes très évoluées sont regroupées en raison des nombreuses convergences adaptatives mises en évidence par les analyses partielles et restreintes (p. 268-286).

L'arbre proposé par Prothero *et al.* (1986 : 348, fig. 4) et l'arbre de référence (Fig. 288), une fois restreints aux taxons communs, mesurent 883 pas et possèdent des indices similaires (I.C.=0,39 ; I.R.=0,48). Le cladogramme de Prothero *et al.* (*ibid.*) est essentiellement allongé, en nombre de pas, par le clade (*Rhinoceros*, *Coelodonta*) réfuté par la parcimonie : *C. antiquitatis* est manifestement plus proche des rhinocéros africains que du genre *Rhinoceros*.

L'arbre de référence (Fig. 288) est peu parcimonieux à cause du clade (*Diceratherium armatum* (*Menoceras arikarensis* (*Elasmotherium*))), qui correspond pourtant au groupe le plus solide de l'analyse globale, les Elasmotheriinae. L'absence de tous les autres Elasmotheriina en est responsable.

Le parallélisme évolutif entre *Elasmotherium* et les Rhinocerotina descendant du nœud 11, évoqué dans les analyses partielles et restreintes, devient ici prépondérant en l'absence des autres Elasmotheriina. Il prend le pas sur les synapomorphies soutenant la monophylie des Elasmotheriinae dans l'analyse de référence : l'influence majeure de l'échantillonnage taxonomique est illustrée une fois de plus. Il est primordial de contrôler tous les taxons d'un groupe pour en déterminer la monophylie.

FORTELIUS & HEISSIG (1989)

La phylogénie des Elasmotherini [*sic*] proposée par Fortelius & Heissig (1989) est soutenue par 41 caractères anatomiques, dont 38 sont informatifs : les autres sont des points d'interrogation.

Les Rhinocerotini (Rhinocerotini+Dicerotini *sensu* Groves 1983) sont considérés comme le groupe-frère des élasmothériinés. La tribu des Elasmotherini comprend les genres *Elasmotherium*, *Sinootherium*, *Iranotherium* (avec *I. morgani* (Mecquenem, 1908) et *I. mongoliense* (Osborn, 1924)), *Hispanotherium*, *Begertherium* (avec *B. borissiaki* Beliajeva, 1971, *B. grimmii* Heissig, 1974 et *B. tekkayai* (Heissig, 1974)), *Caementodon*, *Kenyatherium*, *Beliajevina*, *Ninxiatherium* et *Tesselodon*. *Kenyatherium bishopi* est exclu de l'analyse de Fortelius & Heissig (*ibid.*) en raison de son hypodigme réduit à deux dents. L'espèce *I. mongoliense*, absente du cladogramme, n'est semble-t-il pas contrôlée dans l'analyse.

La topologie proposée par Fortelius & Heissig (1989) (Fig. 303B) est différente de celle de l'arbre de référence (Figs 288, 303C), de sorte qu'il est nécessaire de comparer les distributions des caractères à chaque nœud. Le tableau ci-après (Tableau 12) regroupe les informations correspondantes, souvent contradictoires d'une analyse à l'autre. La pertinence des caractères et des dichotomies est également discutée dans les lignes qui suivent. Les nœuds 1 à 31 et les caractères en gras sont ceux décrits dans ce présent travail ; les autres caractères correspondent à ceux de Fortelius & Heissig (1989).

La monophylie de l'ensemble (Rhinocerotini + Elasmotherini) *sensu* Fortelius & Heissig (*ibid.*) est réfutée par l'analyse globale (ce volume). Ces deux groupes correspondant aux Rhinocerotina et aux Elasmotheriina dans celle-ci sont bien monophylétiques, mais ils n'y sont pas groupes-frères. Les caractères supportant cette « monophylie » sont homoplastiques (corne nasale médiane (1), symphyse longue (2) et pli du métacône puissant sur les prémolaires supérieures (4)) ou plésiomorphes (P_1 biradiculée (3)).

La monophylie des « Rhinocerotini » est soutenue par une simplésiomorphie, les prémolaires supérieures semi- ou paramolariformes (5).

Parmi les caractères définissant les « Elasmotherini » (6 à 10), seul le caractère 7 (protocône des molaires supérieures étranglé) est une synapomorphie des Elasmotheriina dans l'arbre de référence. Les autres caractères apparaissent dès les nœuds 2 ou 3 (Tableau 12).

Dès le premier nœud du groupe interne (Fig. 303B), les Elasmotherini se scindent en deux clades : d'un côté ((*C. oettingenae*, *H. matritense*)(*Begertherium*)) ici appelé « clade 1 » et de l'autre (*Beliajevina caucasica* (*T. fangxianensis* (*I. morgani* (*N. longirhinus* (*S. lagrelii*, *Elasmotherium*)))) ou « clade 2 ». La séparation initiale en deux clades parmi les Elasmotheriina est réfutée par l'analyse globale (Fig. 288). Deux caractères réunissent *Caementodon*, *Hispanotherium* et *Begertherium* (« clade 1 ») : le métalophe court sur les molaires supérieures (11) est en fait acquis au nœud 3 ; le pseudhypocône puissant sur les prémolaires supérieures (12) n'a pas été retenu dans mon travail comme caractère anatomique (je n'ai pas observé de différence flagrante).

La forme de la postfossette des prémolaires supérieures (13), le cingulum haut sur les prémolaires et molaires supérieures (14) et l'hypsodontie partielle (15) regroupent *C. oettingenae* et *H. matritense*. Je n'ai pas observé de différence sur la postfossette ni sur la position du cingulum chez les Elasmotheriina primitifs. Je n'ai donc pas retenu ces caractères. La hauteur des couronnes dentaires est comparable chez *C. oettingenae*, *H. matritense* et les autres Elasmotheriina primitifs (à l'exception de *Bugtirhinus praecursor*, bien plus brachyodonte). Le stade suivant n'est acquis qu'au nœud 28.

Les autapomorphies de *C. oettingenae* (16) ne sont pas confirmées : l'ectolophe des dents supérieures recourbé n'a pas été observé ; les plis du paracône et du métacône aplatis sur les dents supérieures apparaissent respectivement aux nœuds 31 et 28.

La taille supérieure (17) des restes de *H. matritense* par rapport à ceux de *C. oettingenae* est attestée (Antoine & Welcomme 2000). Cependant, je n'ai pas retenu ce caractère sujet à variabilité individuelle et à dimorphisme sexuel chez tous les taxons dont les restes sont bien représentés.

Le genre *Begertherium* (avec *B. borissiaki*, *B. grimmi* et *B. tekkayai*) est défini par des dents subhypsodontes (18), des molaires supérieures de même hauteur que les prémolaires supérieures (19) et des incisives réduites (20). Les deux premiers caractères (18 et 19) me paraissent en partie redondants. Il est difficile de percevoir une différence avec le caractère 15 (« hypsodontie partielle », caractéristique de *C. oettingenae* et *H. matritense*). Seule la réduction des I_1 (77) est traitée dans ce volume. La distribution de ce caractère est similaire dans les deux analyses.

Pour les autres incisives observées chez les Elasmotheriina et les Rhinocerotini (I^1 et I_2), je ne considère que la présence/absence (71 et 78), bien moins sensible au dimorphisme sexuel. L'absence (« perte ») des incisives (21) est d'ailleurs considérée comme caractéristique de *B. tekkayai*. Cette absence est incertaine : on ne connaît pas d'incisives définitives chez cette forme, mais le prémaxillaire et la région symphysaire sont également inconnus.

L'ensemble (*B. borissiaki*, *B. grimmi*) est soutenu par deux caractères : la postfossette des prémolaires supérieures en demi-lune (22), le cingulum postérieur haut sur les dents supérieures et le cingulum antérieur haut seulement sur les prémolaires supérieures (23). Pour ma part, je n'ai pas perçu de différences concernant ces caractères dans les taxons contrôlés.

B. grimmi est caractérisé par la migration de la corne nasale vers l'arrière (24) et des nasaux courts (25). Ces deux caractères ne peuvent en fait être contrôlés chez « *B.* » *grimmi* : le seul spécimen de nasal attribué à cette espèce est un fragment rostral isolé (BSP 1968 VI 43).

Dans l'analyse de référence, « *B.* » *borissiaki* (26) est plus évolué que « *B.* » *grimmi* et n'est pas l'ancêtre de ce dernier.

Le deuxième clade (« clade 2 ») réunit *Beliajevina caucasica*, *Tesselodon fangxianensis* et les *Elasmotheriina* descendant du nœud 28. Trois caractères soutiennent ce nœud : le métalophe dirigé vers l'arrière (27) et peu épais (28) sur P³⁻⁴ et les prémolaires réduites par rapport aux molaires (29). Le premier caractère est acquis au nœud 3, le deuxième n'a pas été retenu (car trop dépendant de l'usure). La réduction de la série prémolaire n'apparaît qu'au nœud 28, mais une fois le caractère quantifié, aucune différence n'est perceptible entre les *Elasmotheriina* descendant des nœuds 16 à 27.

L'hypolophide des molaires inférieures presque sagittal (30) n'est pas caractéristique de *B. caucasica*, puisqu'il n'est attesté qu'au nœud 31 (161⁽²⁾). L'obliquité de l'hypolophide (161⁽¹⁾) apparaît au nœud 3.

Le métalophe de P² dirigé vers l'arrière, censé soutenir l'ensemble (*T. fangxianensis* (nœud 28)), est en réalité plésiomorphe pour ce niveau.

La perte des incisives, considérée comme une convergence avec *B. tekkayai*, peut apparaître à ce nœud ou au suivant. L'incertitude est également présente dans l'analyse globale (des nœuds 26 à 28).

T. fangxianensis ne possède aucune autapomorphie, comme dans l'arbre de référence. Cependant, dans cette dernière, il n'est pas l'ancêtre des formes descendant du nœud 28.

Les dichotomies suivantes équivalent strictement aux nœuds 28 à 31 de l'arbre de référence. Le sillon profond entre le métacône et le métastyle sur les molaires supérieures (33) correspond plus ou moins au caractère 122 (profil postérieur de l'ectolophe de M¹⁻² concave). Néanmoins, mes observations sont en contradiction avec la distribution proposée par Fortelius & Heissig (1989) : c'est au contraire un profil rectiligne (réversion) qui apparaît du nœud 21 au nœud 31.

La distribution des autres caractères (34 à 41) est majoritairement commune aux deux analyses : l'arcade zygomatique très haute (34) isole *Iranotherium morgani*, comme dans l'arbre de référence. Dans l'analyse globale, la parcimonie indique toutefois que ce caractère (11⁽²⁾) apparaît indépendamment chez *Procoelodonta mongoliense*, au lieu de réunir les deux espèces ; des trois caractères réunissant *Ninxiatherium longirhinus*, *Sinootherium lagrelii* et *Elasmotherium*, la fosse nasale rétractée (35) et la cloison nasale ossifiée (37) sont effectivement diagnostiques du nœud 29 dans l'arbre de référence. En revanche, la migration de la denture vers l'avant par rapport au crâne (36) est déjà observée au nœud 28. Cela tient à la définition des états du caractère : dans ce volume, l'état apomorphe est atteint lorsque l'arcade dentaire est limitée à la moitié antérieure du crâne (21) ; la crista bien développée sur les molaires supérieures (38) rapproche *S. lagrelii* d'*Elasmotherium* dans les deux arbres ; enfin, les prémolaires supérieures molarisées (40) et les dents jugales prismatiques, à croissance continue (41) définissent bien *Elasmotherium* (nœud 31).

Contrairement à la phylogénie proposée par Fortelius & Heissig (1989), *N. longirhinus* et *S. lagrelii* possèdent des autapomorphies dans l'arbre de référence (Fig. 289, Tableau 10).

Pour résumer, si l'on compare les séquences de branchement des élasmothériinés dans les deux analyses, on remarque que les relations phylogénétiques entre les *Elasmotheriina* évolués sont parfaitement congruentes. Les différences sont restreintes aux formes primitives : force est de constater que les élasmothériinés peu évolués décrits depuis lors (« *Hispanotherium tungurensis* » Cerdeño, 1996 ; « *Aegyrcitherium* » *beonense* Antoine, 1997 ; *Bugtirhinus praecursor* Antoine & Welcomme, 2000) apportent des éléments déterminants pour la compréhension du groupe.

La plupart des différences dans la distribution des caractères est directement imputable au codage, et tient plus particulièrement à la définition des états des caractères. D'autres hiatus sont dus à l'échantillonnage taxonomique insuffisant : de nombreux caractères considérés comme des synapomorphies d'*Elasmotheriina* sont acquis bien plus en

TABLEAU 12. Distribution des caractères anatomiques utilisés par Fortelius & Heissig (1989) : colonnes de gauche. Confrontation avec l'arbre de référence — colonnes de droite. En gras, les caractères dont la distribution est commune aux deux analyses. Le signe ≡ est utilisé en cas de correspondance partielle entre les caractères.

TABLE 12. Distribution of the anatomical characters used by Fortelius & Heissig (1989) : left columns. Confrontation with the reference tree — right columns. The characters which distribution is common to both analyses are bold-typed. The ≡ sign is used in case of partial correspondence between the characters.

Fortelius & Heissig (1989)			Ce volume	
n°	caractère	groupe défini	n°	groupe(s) défini(s) et remarques
1	<i>strong median horn(s)</i>	RHINOCEROTINI + ELASMOTHERINI	28	RHINOCEROTINA et nœud 26 (convergence)
2	<i>long mandibular symphysis</i>		54 ⁽¹⁾	RHINOCEROTINAE et nœud 28 (convergence)
3	<i>double rooted P₁</i>		152 ⁽⁰⁾	Simplésiomorphie
4	<i>rather strong metacone ribs in upper premolars, weaker ones in molars</i>		119	RHINOCEROTINA et nœud 28 : caractère limité aux M ¹⁻² (convergence)
5	<i>molarization of P³⁻⁴ to semi- or paramolariform stade</i>	RHINOCEROTINI	102 ⁽²⁾	Simplésiomorphie
6	<i>metastyle of M¹⁻² elongated</i>	ELASMOTHERINI	120	Nœud 2 (définition des états ?)
7	<i>protocone of upper molars constricted</i>		116	ELASMOTHERIINA ("puissant")
8	<i>hypoconid of lower molars conical</i>		Non retenu (pas d'observation)	
9	<i>posterior articulation of radial and intermediate lost</i>		207	Nœud 3 (réversion Rhinocerotini)
10	<i>collum astragali short</i>		256	Nœud 3 (réversion Teleoceratina)
11	<i>metaloph of upper molars short</i>		121	Nœud 3 (définition des états ?)
12	<i>pseudohypocone of upper premolars strong</i>	"clade 1"	Non retenu (pas d'observation)	
13	<i>postfossette of upper premolars reduced lingually, deep labially</i>	<i>C. oettingenae</i> + <i>H. matritense</i>	≅89 ⁽¹⁾	ELASMOTHERIINA ("postfossette large")
14	<i>cingula of upper teeth high</i>	<i>C. oettingenae</i>	Non retenu (redondant avec hypsodontie)	
15	<i>partial hypsodonty</i>		68	Nœud 11, attesté nœud 17 - ambigu nœuds 15 et 16)
16	<i>outer wall of upper teeth curved</i> <i>ribs flattened</i>		Non retenu (pas d'observation)	
17	<i>bigger size</i>	<i>H. matritense</i>	117	Nœud 31 (paracône absent sur M ¹⁻²)
18	<i>subhypsodont teeth</i>	Begertherium	119	RHINOCEROTINA, nœud 28 (métacône absent sur M ¹⁻²)
19	<i>upper molars equal in height with premolars</i>		Non retenu	
20	<i>incisors reduced</i>		69 ⁽¹⁾	Nœud 28 (définition des états ?)
21	<i>incisors lost</i>		77	Nœud 22 et convergence "B." <i>grimmi</i>
22	<i>postfossette of upper premolars deep but still semilunate</i>	<i>B. tekkayai</i>	71 (I ¹)	Nœud 11 et attesté nœud 29 - ambigu nœuds 23 à 28
23	<i>posterior cingulum of upper teeth high, anterior only in premolars</i>	<i>B. borissiaki</i> + <i>B. grimmi</i>	76 (I ₁)	Nœud 11 et nœud 28
24	<i>horn shifted backwards</i>		78 (I ₁)	Nœud 11 et attesté nœud 26 - ambigu nœud 25
25	<i>nasals shorts</i>	<i>B. borissiaki</i>	89 ⁽¹⁾	ELASMOTHERIINA (cf. remarques au caractère 13)
26	<i>??</i>		Non retenus (redondance avec hypsodontie)	
27	<i>metaloph of P³⁻⁴ directed backwards</i>		Non retenu (pas d'observation)	
28	<i>lingual posterior edge of the same teeth formed by a thin wall</i>	"clade 2"	26 ⁽⁰⁾	Autapomorphie <i>Tapirus</i> (définition des états ?)
29	<i>premolars reduced in size and height compared with molars</i>		103 ⁽¹⁾	Nœud 3
30	<i>hypolophid of lower molars nearly straight backwards</i>		Non retenu (pas d'observation)	
31	<i>metaloph of P² directed backwards</i>	<i>Beliajevina caucasica</i>	63 ⁽²⁾	Nœud 28
32	<i>??</i>	(<i>Te.fa</i> (nœud 28))	161 ⁽¹⁾	Nœud 3 ("oblique")
33	<i>deep groove between metacone and metastyle of upper molars</i>	"T." <i>fangxianense</i>	161 ⁽²⁾	Nœud 31 ("presque sagittal")
34	<i>very high zygomatic arch</i>	Nœud 28	95 ⁽⁰⁾	Simplésiomorphie
35	<i>nasal notch retracted</i>	<i>I. morgani</i>	Réfuté ("T." <i>fangxianense</i> n'est pas l'ancêtre du nœud 28)	
36	<i>dentition shifted forward relative to cranium</i>	Nœud 29	≅122	Nœud 3 (et réversion nœud 21). Réfuté par les observations
37	<i>nasal septum ossified</i>		11 ⁽²⁾	<i>I. morgani</i> (et convergence <i>P. mongoliense</i>)
-	<i>??</i>		3 ⁽¹⁾	Nœud 29
38	<i>upper molars with strong crista</i>	<i>N. longirhinus</i>	21	Nœud 28 (définition des états)
39	<i>??</i>	Nœud 30	4	Nœud 29
40	<i>upper premolars finally molarized</i>	<i>S. lagrelii</i>	Réfuté (<i>P. schansiense</i> n'est pas l'ancêtre du nœud 30)	
41	<i>cheekteeth rootless, evergrowing, prismatic</i>	Nœud 31	112 ⁽³⁾	Nœud 30
			102 ⁽²⁾	Nœud 31
			69 ⁽³⁾	Nœud 31

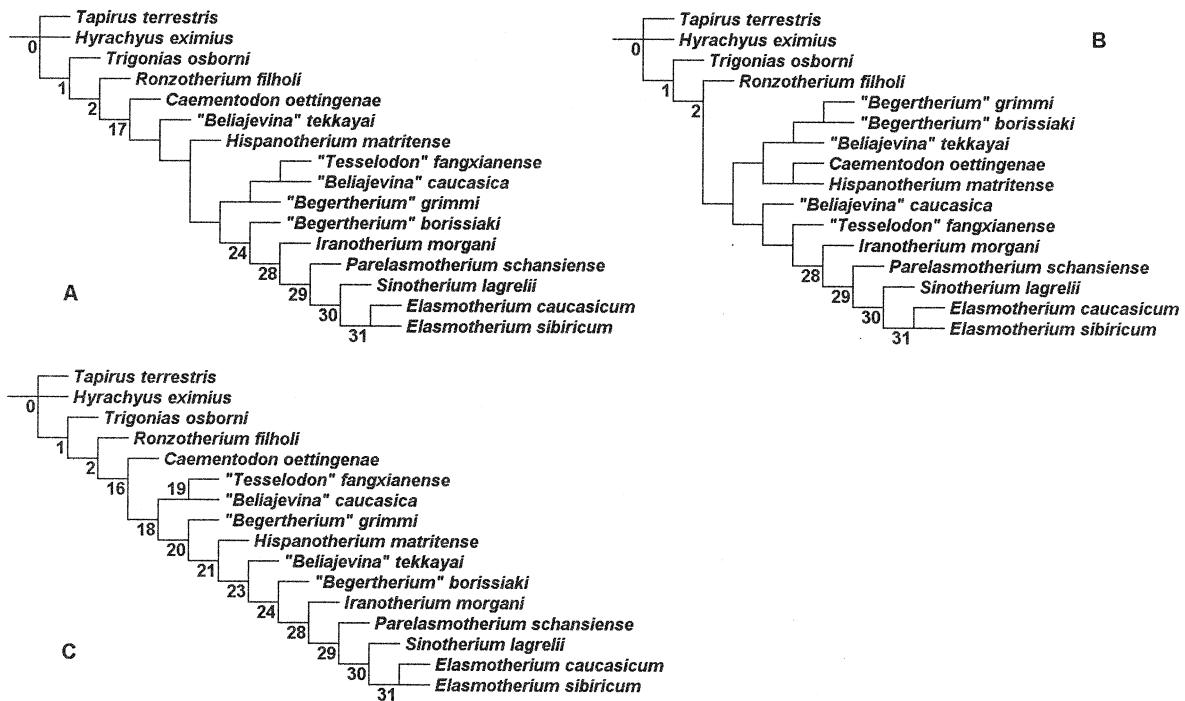


FIG. 303. Fortelius & Heissig (1989) *contra* ce volume. Confrontation des cladogrammes en terme de parcimonie, à partir des 282 caractères anatomiques contrôlés chez les taxons terminaux communs aux deux analyses. A : Arbre parcimonieux sélectionné par pondération successive (476 pas ; I.C.=0,65 ; I.R.=0,71) ; B : Cladogramme de Fortelius & Heissig (1989), moins parcimonieux et moins robuste (493 pas ; I.C.=0,63 ; I.R.= 0,68) ; C : Arbre de référence restreint aux taxons communs (478 pas ; I.C.=0,65 ; I.R.=0,71). Les nœuds en chiffres gras sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288). Les synonymies des binoms sont explicitées dans le texte.

FIG. 303. Fortelius & Heissig (1989) *contra* this volume. Confrontation of the cladograms based on the 282 anatomical characters checked in the terminal taxa common to both analyses. A: Parsimonious tree selected by successive weighting (476 steps; CI=0,65; RI=0,71) ; B: Cladogram from Fortelius & Heissig (1989), less parsimonious and less robust (493 steps; CI=0,63; RI= 0,68) ; C: Reference tree restricted to common taxa (478 steps; CI=0,65; RI=0,71). The nodes with bold-typed numbers are common with the reference tree (Fig. 288). The synonymies of binomina are explained in the text.

amont chez les Rhinocerotidae. De même, l'extra-groupe utilisé par Fortelius & Heissig (1989) – les Rhinocerotini – perturbe l'orientation et minimise la pertinence des caractères (souvent homoplastiques).

CONFRONTATION SUBSIDIAIRE : ANALYSE DE PARCIMONIE.

Pour orienter les caractères, et à la place des Rhinocerotini (extra-groupe de l'analyse de Fortelius & Heissig (1989) dont le statut de groupe-frère des élasmothériinés est réfuté par l'analyse globale (p. 233-267), j'ai utilisé les mêmes extra-groupes que dans le reste du présent travail : *Tapirus terrestris*, *Hyrachyus eximius*, *Trigonias osborni*, et *Ronzotherium filholi*.

Tous les élasmothériinés considérés par Fortelius & Heissig (1989), communs aux deux analyses, sont de ce fait contrôlés.

Trois arbres également parcimonieux (476 pas) sont obtenus par la commande heuristique « mh* bb* » de Hennig86. Les indices de cohérence (I.C.=0,65) et de rétention (0,71) sont bons. L'arbre de consensus résumant ces trois arbres est nettement plus long : 501 pas. La pondération successive permet de sélectionner l'un de ces trois arbres (Fig. 303A).

En comparaison avec l'arbre issu de l'analyse de référence (Fig. 303C ; 478 pas ; I.C.=0,65 ; I.R.=0,71), deux différences sont observées dans la distribution des taxons aux nœuds : « B. » *tekkayai* s'intercale entre *C. oettingenae* et *H. matritense* ; « B. » *grimmi* devient groupe-frère du nœud 19. Ces différences illustrent une nouvelle fois la fragilité des relations

phylogénétiques parmi les Elasmotheriina primitifs, notamment lorsque « *Aegyrcitherium* » *beonense* n'est pas inclus à l'analyse.

Traité en parcimonie, l'arbre de Fortelius & Heissig (1989) mesure 493 pas (Fig. 303B). Les indices (I.C.=0,63 ; I.R.=0,68) sont proches de ceux des arbres parcimonieux. La monophylie de « *Begertherium* » proposée par Fortelius & Heissig (1989), non parcimonieuse, n'est retenue ni dans l'analyse de référence, ni dans les arbres parcimonieux.

CERDEÑO (1995)

La phylogénie des Rhinocerotidae proposée par Cerdeño (1995) est la première analyse de parcimonie (*i.e.* informatisée) publiée sur le groupe. Cette analyse est fondée sur 72 caractères anatomiques : 20 caractères crânio-mandibulaires, 26 caractères dentaires et 26 caractères postcrâniens. Quarante-cinq taxons sont contrôlés (au niveau générique). Les extra-groupes choisis par Cerdeño (1995) sont *Hyrachyus*, les Eggysodontinae et les Hyracodontinae.

104 arbres de longueur minimale (497 pas) sont obtenus, dont l'indice de cohérence (I.C.=0,22) est très faible et l'indice de rétention moyen (I.R.=0,59). Seules trois synapomorphies sont dépourvues d'homoplasie (15, 16, 54). Les caractères et les nœuds définis dans l'analyse de Cerdeño (1995) seront signalés en italique dans la partie qui suit.

Les résultats en terme de systématique sont les suivants : les Rhinocerotidae sont monophylétiques et scindés en deux clades, Aceratheriinae et Rhinocerotinae. Les Aceratheriinae comprennent les Alicornopini et les Teleoceratini ; les Rhinocerotinae englobent les Rhinocerotini, eux-mêmes répartis en Elasmotheriina, Dicerotina, Rhinocerotina et Iranotheriina. Les Elasmotheriina et les Dicerotina sont groupes-frères. En revanche, les relations phylogénétiques entre (Elasmotheriina + Dicerotina), les Rhinocerotina et les Iranotheriina ne sont pas résolues (multifurcation). Les élasmothériinés au sens classique (c'est-à-dire Elasmotheriina+Iranotheriina) sont donc polyphylétiques.

Les Rhinocerotidae contrôlés dans les deux analyses apparaissent dans les cladogrammes illustrés Fig. 304. En ce qui concerne les « élasmothériinés », l'échantillonnage taxonomique (Cerdeño 1995, tableau 1) appelle de nombreux commentaires :

Outre *Coelodonta* et *Stephanorhinus*, les deux genres attribués aux Elasmotheriina sont *Ninxiatherium* et *Elasmotherium*. Les espèces considérées sont *N. longirhinus* Chen, 1977, *E. shansiense* [sic] (= *Parelasmotherium schansiense* Killgus, 1923) et *E. lagrelii* (= *Sinotherium lagrelii* Ringström, 1923). D'après mes observations sur l'intégralité du matériel en collection (originaux et moulages ; IVPP, AMNH et BSP), *N. longirhinus* est synonyme récent de *Parelasmotherium schansiense* Killgus, 1923. Cette forme est par ailleurs distincte de *Sinotherium lagrelii* (p. 47-51). Le regroupement *a priori* entre *S. lagrelii* et *P. schansiense* est donc contestable. D'autre part, il semble que *E. sibiricum* Fischer, 1808 (espèce-type du genre) et *E. caucasicum* Borissiak, 1914 n'aient curieusement pas été contrôlées par Cerdeño (1995).

Les Iranotheriina rassemblent les genres *Iranotherium* Ringström, 1924, *Hispanotherium* Crusafont & Villalta, 1947, « *Begertherium* » Beliajeva, 1971 et « *Beliajevina* » Heissig, 1974. *Iranotherium* comprend *I. mongoliense* (Osborn, 1924) et *I. cf. longirhinus*. *I. mongoliense* est dans ce volume attribué au genre *Procoelodonta* Matthew, 1931 (*cf.* Matériel et méthodes). *I. cf. longirhinus* a depuis lors été baptisé *Hispanotherium tungurensense* Cerdeño, 1996. Il manque là-encore l'espèce-type, *I. morgani* (Mecquenem, 1908). Le genre *Hispanotherium* est restreint à l'espèce *H. matritense* (Lartet *in* Prado, 1864), tout comme le genre *Begertherium* est réduit à « *B.* » *grimmi*. L'espèce-type du genre, *B. borissiakii* Beliajeva, 1971, n'est pas contrôlée. Il en est de même pour *Beliajevina* : la seule espèce considérée est « *B.* » *tekkayai* Heissig, 1974, alors que l'espèce-type est *B. caucasica* (Borissiak, 1935), absente de l'analyse.

Comme vu précédemment, les séquences de branchement diffèrent tellement entre les deux analyses confrontées qu'il est nécessaire de détailler la distribution des caractères à chaque nœud (Tableau 13) afin de discuter leur pertinence. La confrontation est cependant restreinte aux nœuds impliquant les Elasmotheriina (au sens du présent volume). Il existe de nombreuses différences dans la définition des états des caractères.

Les caractères proposés par Cerdeño (1995) et que je n'ai pas retenus n'apparaissent pas dans le Tableau 13. Ce sont majoritairement des caractères pour lesquels la variabilité intraspécifique que j'ai pu observer est telle qu'elle empiète sur tous les états dans les séries de référence (« *Aegyrcitherium* » *beonense*, *Plesiaceratherium mirallesi*, *Prosantorhinus douvillei*) : la puissance de l'épicondyle sur l'humérus (67, 68) ; la forme de la facette 2 de l'astragale (61) ; l'orientation du *sustentaculum tali* (66) ; la longueur du *tuber calcanei* (64), pour laquelle je n'ai pas trouvé d'états discrets de caractères. La forme de la face occipitale (12) me paraît quant à elle liée à son orientation, traitée par ailleurs.

L'éclatement des « élasmothériinés » et la composition des Elasmotheriina dans le cladogramme de Cerdeño (1995 : 14, text-fig. 1) empêchent toute congruence avec l'arbre de référence (Fig. 288), à l'exception du nœud 22. Celui-ci correspond plus ou moins aux nœuds 29 à 31.

Le nœud 14 réunit les Rhinocerotini : ((Elasmotheriina + Dicerotina), Rhinocerotina, Iranotheriina). Ce regroupement est réfuté par toutes les analyses, même partielles, présentées ici. Les caractères non ambigus qui les soutiennent sont des convergences ou des réversions récurrentes (« *parallel reversal* ») selon Cerdeño (1995 : 16, tableau 4). D'après l'arbre de référence, les crêtes fronto-pariétales très séparées (9, 35⁽²⁾), la D₁ absente (28, 151⁽³⁾), le ciment présent sur les dents jugales (46, 65), la facette continue entre le Mc II et le Mc III (50, 227) et la facette pour le péroné présente sur le calcanéum (63, 264⁽³⁾) sont effectivement des convergences indépendamment acquises chez des Elasmotheriinae et des Rhinocerotinae (Tableau 13). La facette postéroproximale entre scaphoïde et semi-lunaire absente (52, 207) apparaît dès le nœud 3. Les processus postglenoïde et posttympanique séparés (10) correspondent à une symplesiomorphie (18⁽⁰⁾).

Le nœud 15 (Iranotheriina) rassemble *Iranotherium*, *Hispanotherium*, « *Begertherium* » et « *Beliajevina* ». Il est uniquement soutenu par des réversions récurrentes et des caractères convergents pour Cerdeño (1995). Cinq des réversions sont des symplesiomorphies dans l'arbre de référence : la corne frontale absente (3, 31⁽⁰⁾), la facette postérieure pour le Mc III absente sur le Mc II (50, 226⁽⁰⁾), la facette distale pour le semi-lunaire simple sur le pyramidal (54, 214⁽⁰⁾), le 3^{ème} trochanter peu développé sur le fémur (69, 239⁽⁰⁾) et les os longs graciles (72, 279⁽⁰⁾). Trois caractères sont acquis dès le nœud 3 : les plis secondaires [crochets] multiples sur les prémolaires supérieures (38, 85⁽²⁾), l'émail en partie chagriné (39, 67⁽¹⁾) et la facette postérolatérale absente entre le scaphoïde et le semi-lunaire (52, 207). La subhypsoodontie (30, 68) est indépendamment acquise au nœud 11 et au nœud 17 (ambiguïté aux nœuds 15 et 16). La muraille linguale sur P² (34, 94⁽³⁾), qui est attestée au nœud 16, peut définir les Elasmotheriina (lacune d'observation chez *Kenyatherium bishopi*). Enfin, deux caractères soutiennent sans ambiguïté la monophylie des Elasmotheriina : la muraille linguale sur P³⁻⁴ (35, 102⁽³⁾) et le protocône étranglé sur les molaires supérieures (37, 116).

Quatre caractères postcrâniens communs aux deux analyses soutiennent le nœud 16. Ils isolent *Iranotherium* de l'ensemble non résolu (*Hispanotherium*, « *Begertherium* », « *Beliajevina* ») : les métapodes longs et graciles (47, 279⁽⁰⁾) sont symplesiomorphes ; le sillon antérodistal absent sur le tibia (71, 242) apparaît par convergence chez les Rhinocerotinae et les Elasmotheriina descendant du nœud 18 ; l'expansion haute et étroite sur la facette Cc 1 de l'astragale (58, 261⁽²⁾) est acquise au nœud 22 (« *Aegyrcitherium* » *beonense* et son groupe-frère) ; la facette pour le péroné sur le calcanéum toujours absente (63, 264⁽⁰⁾) est une réversion observée chez « *B.* » *grimmi* et « *B.* » *caucasica*.

Ce branchement (nœud 16) est réfuté par l'analyse de référence (Fig. 288).

Le nœud 18 rapproche les Dicerotina des Elasmotheriina. Les caractères supportant sans ambiguïté la monophylie de l'ensemble concernent essentiellement la mandibule et la denture antérieure : le bord du *corpus mandibulae* très convexe

TABLEAU 13. Distribution des caractères anatomiques utilisés par Cerdeño (1995) : colonnes de gauche. Confrontation avec l'arbre de référence : colonnes de droite. En gras, les caractères dont la distribution est commune aux deux analyses. Le signe \equiv est utilisé en cas de correspondance partielle entre les caractères.

TABLE 13. Distribution of the anatomical characters used by Cerdeño (1995): left columns. Confrontation with the reference tree: right columns. The characters which distribution is common to both analyses are bold-typed. The \equiv sign is used in case of partial correspondence between the characters.

Cerdeño (1995)			Ce volume		
n°	caractère	nœud défini (Fig. 1 : 14)	n°	groupe(s) défini(s) (Fig. 288) et remarques	
9 ²	parietal crest clearly separated	Nœud 14	35 ⁽²⁾	distribution ambiguë (nœuds 5, 6 et 14 à 24)	
10 ⁰	postglenoid ant posttympanic apophyses separated	RHINOCEROTINI = (ELASMOTHERIINA + DICEROTINA) + RHINOCEROTINA + IRANOTHERIINA	18 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie	
28 ¹	lower p1 absent		151 ⁽³⁾	ELASMOTHERIINAE et <i>C. antiquitatis</i> , <i>C. simum</i>	
46 ¹	cement on cheek teeth moderate		65	RHINOCEROTINA et ELASMOTHERIINAE (conv.)	
50 ¹	metacarpal II, lateral facet for the McIII continuous, without marked medial narrowing		227	nœuds 7 et 12 (convergence)	
52 ¹	scaphoid and semilunate with long proximolateral and without posterolateral facet		≅207	nœud 3	
63 ⁰	calcaneum, fibular facet present		264 ⁽³⁾	nœud 22 et ambigu nœuds 5, 6, 8, 11, 12	
3 ⁰	frontal horn absent	Nœud 15	31 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie	
30 ¹	cheek teeth subhypsodont	IRANOTHERIINA = Iranotherium + ("Beliajevina", "Begertherium", Hispanotherium)	68	nœud 11 et ambigu nœuds 15, 16 (attesté 17)	
34 ¹	hypocone on upper P2 united to the metaloph and with a "bridge" to the protocone		94 ⁽³⁾	ambigu ELASMOTHERIINA (attesté nœud 16)	
35 ¹	hypocone on upper P3-P4 united to the metaloph and with a "bridge" to the protocone		102 ⁽³⁾	ELASMOTHERIINA	
37 ²	protocone on upper molars very constricted		116 ⁽¹⁾	ELASMOTHERIINA (M ¹⁻²)	
38 ²	secondary folds on upper premolars multiple		136 ⁽¹⁾	nœud 29 (M ³)	
39 ¹	enamel of cheek teeth quite folded		≅85 ⁽²⁾	nœud 3	
50 ²	metacarpal II, lateral facet for the McIII only anteriorly developed		≅67 ⁽¹⁾	nœud 3	
52 ⁰	scaphoid and semilunate with short proximolateral and without a posterolateral facet		226 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie	
54 ⁰	pyramidal, medial distal facet simple		≅207	nœud 3 [cf. nœud 14]	
69 ⁰	femur, third trochanter little developed		214 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie	
72 ⁰	long bones epiphyses narrow		239 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie	
47 ⁰	metapodials long and narrow		279 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie	
47 ⁰	metapodials long and narrow		279 ⁽⁰⁾	symplesiomorphie [cf. nœud 15]	
58 ¹	astragalus, facet 1 with narrow prolongation		Nœud 16 ("Beliajevina", "Begertherium", Hispanotherium)	261 ⁽²⁾	nœud 22
63 ¹	calcaneum fibular facet absent	Nœud 18 ELASMOTHERIINA + DICEROTINA	264 ⁽⁰⁾	réversions "B." <i>grimmi</i> , "B." <i>caucasica</i>	
71 ¹	tibia, anterior groove narrow		≅242	Rhinocerotinae et nœud 18 (convergence)	
18 ²	mandibular ventral profile clearly convex		59 ⁽²⁾	nœud 11 et <i>Elasmotherium</i> (convergence)	
20 ²	ascending ramus inclined backward		60 ⁽²⁾	nœud 11 et ambigu nœuds 28 à 30 (attesté <i>Elasmotherium</i>) (convergence)	
25 ¹	lower i1 absent or minimum development		76	nœud 11 et nœud 28 (convergence)	
26 ¹	upper I1 absent		71	nœud 11 et nœud 29 (convergence)	
27 ³	lower i2 absent		78	nœud 11 et nœud 26 (convergence)	
70 ⁰	radius, posterior articular facets united		199 ⁽³⁾	<i>Rhinoceros</i> et nœud 21	
4 ¹	nasal septum partially ossified		Nœud 20	4	RHINOCEROTINA et nœud 29 (convergence)
6 ¹	nasal opening deep (posterior edge above P4M1)		ELASMOTHERIINA = (<i>Elasmotherium</i> , <i>Ninxiatherium</i>) + (<i>Coelodonta</i> , <i>Stephanorhinus</i>)	3	nœud 29 et convergences chez RHINOCEROTINAE isolés (dont <i>C. antiquitatis</i>)
8 ¹	border of the orbit projected laterally	Nœud 22	33	nœuds 12 et 26 (convergence)	
30 ¹	cheek teeth subhypsodont		68	nœud 11 et ambigu nœuds 15, 16 (attesté 17)	
38 ²	secondary folds on upper premolars multiple		≅85 ⁽²⁾	nœud 3 [cf. nœud 15]	
50 ²	Metacarpal II, lateral facet for the McIII only anteriorly developed		226 ⁽⁰⁾	réversions indépendantes <i>Elasmotherium sibiricum</i> et <i>C. antiquitatis</i>	
7 ¹	anterior border of the orbit, M3 level		7 ⁽¹⁾	nœud 28 et ambigu nœuds 11, 12	
11 ⁰	occipital face vertical		19 ⁽¹⁾	ELASMOTHERIINI (observation contradictoire)	
34 ⁰	hypocone on upper P2 united to the protocone, not to the metaloph	<i>Elasmotherium</i> + <i>Ninxiatherium</i>	non conforme à mes observations		
35 ¹	hypocone on upper P3-P4 united to the metaloph and with a "bridge" to the protocone		102 ⁽³⁾	ELASMOTHERIINA [cf. nœud 15]	
37 ²	protocone on upper molars very constricted		116 ⁽¹⁾	ELASMOTHERIINA [cf. nœud 15]	
39 ¹	enamel of cheek teeth quite folded		136 ⁽¹⁾	nœud 29 [cf. nœud 15]	
49 ¹	metacarpal IV, proximal facet triangular outlined		≅67 ⁽¹⁾	nœud 3 [cf. nœud 15] (non conforme)	
49 ¹	metacarpal IV, proximal facet triangular outlined		230 ⁽²⁾	RHINOCEROTINA et ELASMOTHERIINAE (convergence)	

(18, 59⁽²⁾), le *ramus* incliné vers l'arrière (20, 60⁽²⁾), et l'absence de I¹ (26, 71), de I₁ (25, 76) et de I₂ (27, 78). Ces caractères sont tous acquis par convergence adaptative chez les Rhinocerotina descendant du nœud 11 (*Coelodonta antiquitatis*, *Ceratotherium simum* et *Diceros bicornis*) et les Elasmotheriina évolués (attestés aux nœuds 26, 28, 29 ou 31). L'intérêt de ces caractères est discuté dans la partie Analyses partielles (p. 268-277). Enfin, les facettes proximales fusionnées entre le radius et le cubitus (70, 199⁽³⁾) apparaissent indépendamment chez les Elasmotheriina descendant du nœud 21, *Rhinoceros* et *C. antiquitatis*.

L'étroite parenté entre les formes descendant du nœud 11 et les Elasmotheriina évolués est réfutée dans la grande majorité des analyses présentées dans ce volume : l'analyse de référence (Fig. 288), toutes les analyses restreintes en terme de taxons (Figs 292-297) et la majorité des analyses partielles (Figs 298-302). Seules les analyses de parcimonie fondées sur les caractères mandibulaires et des dents de lait présentent une telle topologie. Le nœud 18 est artificiellement soutenu par des convergences adaptatives vraisemblablement liées au régime alimentaire commun aux deux groupes.

Le nœud 20 réunit les clades (*Ninxiatherium*, *Elasmotherium*) et (*Coelodonta*, *Stephanorhinus*). La cloison nasale partiellement ossifiée (4, 4) n'est pas une synapomorphie, comme indiqué par Cerdeño (1995), mais une convergence entre les Rhinocerotina et les Elasmotheriina descendant du nœud 29. L'incisure nasale profonde (6, 3) apparaît indépendamment chez les Elasmotheriina descendant du nœud 29 et chez plusieurs Rhinocerotina isolés (dont *C. antiquitatis*). La projection latérale de l'orbite (8, 33) est acquise par convergence chez les Elasmotheriina descendant du nœud 26 et les rhinocéros africains actuels (nœud 12). La subhypsodontie (30, 68), qui caractérise également le nœud 11, est attestée au nœud 17 (ambiguïté nœuds 15 et 16). Je n'ai pas observé de plis secondaires multiples (38, 85⁽²⁾) sur les prémolaires supérieures de *C. antiquitatis*, d'*Elasmotherium* ou de « *Ninxiatherium* ». Peut-être s'agit-il en fait des replis d'émail, que j'ai traités indépendamment dans mon analyse ? La facette postérieure pour le Mc III sur le Mc II disparaît de manière convergente (50, 226⁽⁰⁾) chez *E. caucasicum* et *C. antiquitatis* (réversions).

Ce nœud 20 n'est pas plus soutenu que le précédent (nœud 18) dans l'analyse de référence ou les analyses restreintes. L'analyse partielle fondée sur les caractères crâniens est la seule qui présente un tel rapprochement. On a déjà vu qu'il s'agissait en fait d'un parallélisme limité à quelques régions du crâne (cf. Analyses partielles).

Compte tenu des espèces contrôlées par Cerdeño (1995), le nœud 22 résume les nœuds 29 à 31 de l'arbre de référence. Il réunit *Elasmotherium* et *Ninxiatherium*. Les caractères qui soutiennent la monophylie de cet ensemble sont les suivants : le caractère 37 (étranglement du protocône sur les molaires supérieures) est ici scindé en deux caractères (116 pour M¹⁻² et 136 pour M³). Le protocône très étranglé sur les molaires supérieures est acquis au nœud 22. D'après mes observations, l'étranglement puissant apparaît effectivement au nœud 29 pour M³, mais chez tous les Elasmotheriina pour M¹⁻². Le bord antérieur de l'orbite au-dessus de M³ (7, 7) définit les Elasmotheriina descendant du nœud 28. Pour ces deux caractères, les hiatus de distribution correspondent probablement à des définitions différentes des états de caractères.

La muraille linguale sur P³⁻⁴ (35, 102⁽³⁾) caractérise les Elasmotheriina dans l'arbre de référence et la facette proximale du Mc IV triangulaire (49, 230⁽²⁾) les Elasmotheriina et les Rhinocerotina.

Trois caractères apparaissant au nœud 22 ne correspondent pas à mes observations : la face occipitale verticale (11⁰, 19⁽¹⁾). La face occipitale est inclinée vers l'arrière dès le nœud 22, sans réversion postérieure (lacunes d'observation des nœuds 15 à 21) ; l'hypocône de P² uni au protocône, non au métalophe (34). Je n'ai pas retrouvé une telle morphologie chez *Sinothierium lagrelii*, la seule forme attribuée à *Elasmotherium* par Cerdeño (1995) chez laquelle P² fût connue ; l'émail des dents jugales assez chagriné (39¹, 67⁽¹⁾). Il n'y a pas de différence quant à l'émail entre *Elasmotherium sibiricum*, *E. caucasicum*, *Sinothierium lagrelii*, *Parelasmothierium schansiense* et « *Ninxiatherium longirhinus* ». L'émail est très chagriné et devrait également être codé « 2 » chez *Ninxiatherium*, au lieu d'être une autapomorphie d'*Elasmotherium* (*ibid.*, tableau 3).

L'analyse de Cerdeño (1995) n'est fondée que sur 72 caractères pour 45 taxons. Le rapport entre le nombre de dichotomies possible et les combinaisons de caractères pour les soutenir est donc très élevé. Ces caractères sont par ailleurs souvent homoplastiques (I.C.=0,22), même si l'homoplasie est relativement structurée : elle n'est pas entièrement confinée

aux taxons terminaux et touche plutôt des clades (I.R.=0,59) ; trois caractères seulement sont totalement dépourvus d'homoplasie. Il est de ce fait logique de retrouver des regroupements artificiels, y compris dans les topologies parcimonieuses.

Les problèmes d'échantillonnage taxonomique (quelles espèces regroupées dans quels genres) et de codage (définition des états et même des caractères) jouent tout à la fois un rôle essentiel dans l'absence de congruence presque totale des deux analyses de parcimonie.

CONFRONTATION SUBSIDIAIRE : ANALYSE DE PARCIMONIE.

J'ai utilisé la même méthode que pour la confrontation précédente (p. 292-293), avec les mêmes extra-groupes (*T. terrestris*, *H. eximius*, *T. osborni*, *R. filholi*).

Un seul arbre parcimonieux est calculé à l'aide de la commande heuristique « mh* bb* » de Hennig86. Il mesure 1034 pas (Fig. 304A). L'indice de cohérence (I.C.=0,35) est meilleur et l'indice de rétention moins bon (I.R.=0,53) que dans l'analyse de référence.

Les Elasmotheriinae et les Rhinocerotinae éclatent : *Diceratherium armatum* est groupe-frère du groupe interne *sensu lato* (Elasmotheriini + groupe de branchement) ; les « Rhinocerotina descendant du nœud 11 » sont exclus des Rhinocerotinae et deviennent groupes-frères des Elasmotheriina descendant du nœud 29. Ce regroupement, observé dans l'arbre de consensus de l'analyse de Cerdeño (1995) n'existe qu'en l'absence de *Dicerorhinus sumatrensis* et d'*Iranotherium morgani*. Ces deux formes, morphologiquement éloignées l'une de l'autre, sont les groupes-frères des deux ensembles convergents dans l'analyse de référence. Leur rôle est crucial dans la caractérisation des synapomorphies/homoplasies, et donc dans la détermination des deux principaux clades de l'analyse.

L'arbre de référence restreint aux taxons communs (Fig. 304C) mesure 1046 pas (I.C.=0,35 ; I.R.=0,52). Malgré le rapprochement des nœuds 11 et 29 – commun à l'arbre parcimonieux – l'arbre dépouillé de Cerdeño (1995) est plus long (1085 pas) et moins solide (Fig. 304B ; I.C.=0,33 ; I.R.=0,49).

VARIATIONS ONTOGÉNÉTIQUES ET PHYLOGÉNIE : L'EXEMPLE D'« *AEGYRCATHERIUM* » *BEONENSE*

Afin de contrôler l'influence des variations ontogénétiques des caractères sur les hypothèses de relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriina, une nouvelle analyse de parcimonie est réalisée. Dans celle-ci, « *Aegyrcatherium* » *beonense* est scindé en deux séries de caractères. La première rassemble les états contrôlés chez les adultes (crâne, mandibule, dents définitives et squelette postcrânien). La deuxième regroupe les états observés chez les juvéniles (crâne, mandibule, dents de lait et squelette postcrânien). Les caractères non contrôlés sont codés « ? » : dents de lait pour les adultes, dents définitives pour les juvéniles. Cette expérience n'a pu être généralisée à tous les Elasmotheriina : « *A.* » *beonense* est en effet le seul élasmothériiné chez lequel cette source de variabilité intraspécifique soit efficacement contrôlable sur l'ensemble des caractères.

Dix-sept changements d'état de caractère sont observés chez « *A.* » *beonense* entre le stade juvénile et le stade adulte. Les transformations ontogénétiques sont majoritairement du type récapitulation. Elles touchent essentiellement le squelette postcrânien : l'absence de corne nasale (27⁽⁰⁾) est le seul caractère crânien variable au cours du développement de ce taxon.

Les autres récapitulations sont : l'angle obtus entre diaphyse et olécrane sur le cubitus (205⁽⁰⁾) ; la face pour le magnum concave sur le scaphoïde (209⁽⁰⁾) ; le contact toujours absent entre les facettes latérales sur l'unciforme (222⁽⁰⁾) ; la coulisse médiodistale superficielle sur le tibia (244⁽⁰⁾) ; le tibia et le péroné indépendants (245⁽⁰⁾) ; la coulisse latérodistale faiblement imprimée sur le péroné (250⁽⁰⁾) ; quatre caractères de l'astragale : les rapports DT/H (252⁽¹⁾) et DAP/H (253⁽⁰⁾) faibles, la facette pour le péroné plane (255⁽⁰⁾) et le *collum tali* haut (256⁽⁰⁾) ; la facette pour le tibia parfois présente sur le calcanéum (265⁽¹⁾). Tous ces caractères sont attestés à l'état apomorphe chez les spécimens adultes attribués à « *A.* » *beonense*.

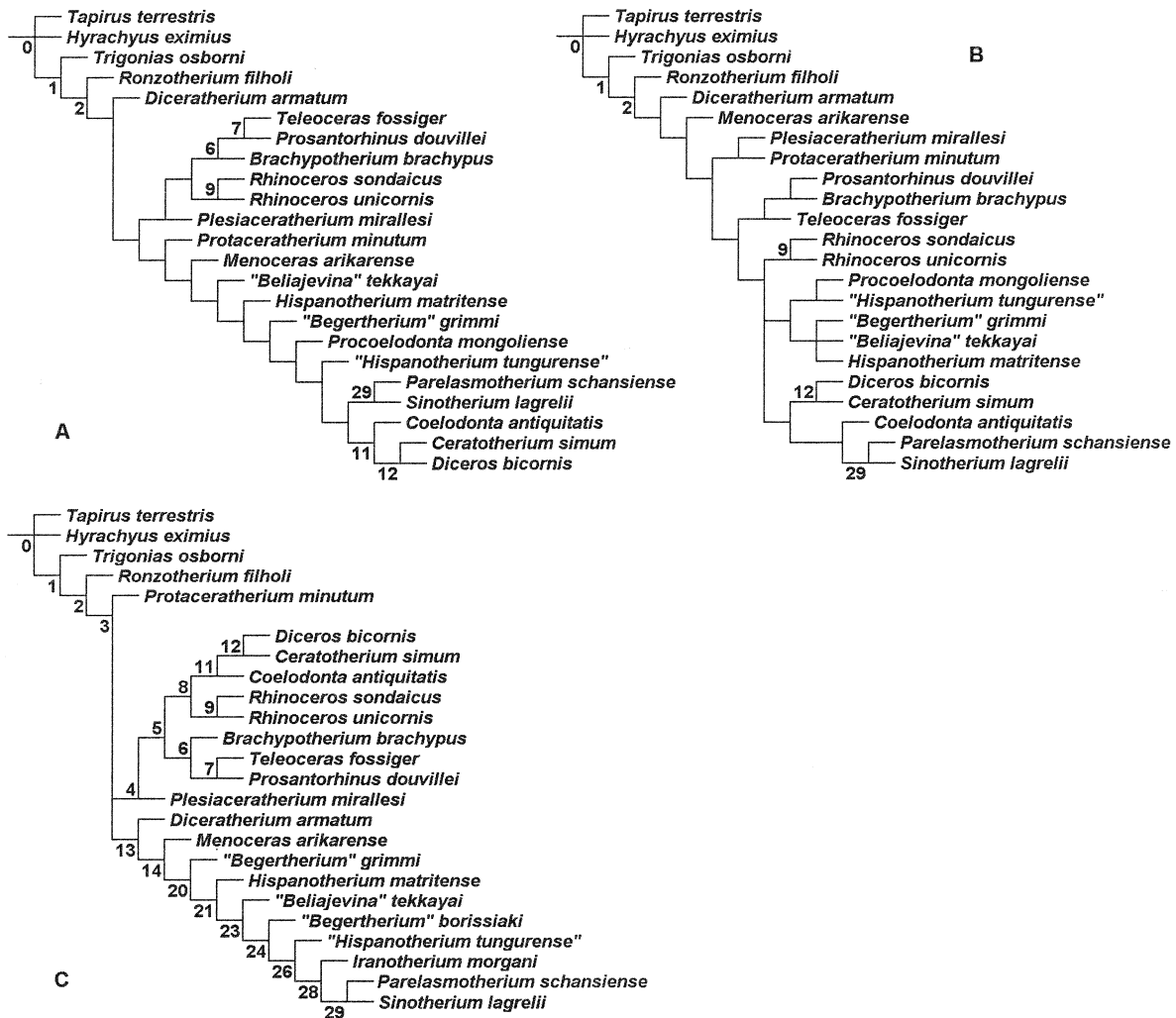


FIG. 304. Cerdeño (1995) *contra* ce volume. Confrontation des cladogrammes en terme de parcimonie, à partir des 282 caractères anatomiques contrôlés chez les taxons terminaux communs aux deux analyses. A : Arbre parcimonieux sélectionné par pondération successive (1034 pas ; I.C.=0,35 ; I.R.=0,53) ; B : Cladogramme de Cerdeño (1995), moins parcimonieux et moins robuste (1085 pas ; I.C.=0,33 ; I.R.= 0,49) ; C : Arbre de référence restreint aux taxons communs (1046 pas ; I.C.=0,35 ; I.R.=0,52). Les nœuds en chiffres gras sont communs à l'arbre de référence (Fig. 288). Les synonymies des binomina sont explicitées dans le texte.

FIG. 304. Cerdeño (1995) *contra* this volume. Confrontation of the cladograms, based on 282 anatomical characters checked in terminal taxa common to both analyses. A: Parsimonious tree selected by successive weighting (1034 steps; CI=0,35; RI=0,53); B: Cladogram of Cerdeño (1995), less parsimonious and less robust (1085 steps; CI=0,33; RI= 0,49); C: Reference tree restricted to common taxa (1046 steps; CI=0,35; RI=0,52). The nodes with bold-typed numbers are common with the reference tree (Fig. 288). The synonymies of binomina are explained in the text.

Cinq caractères plésiomorphes chez tous les Elasmotheriina, y compris les spécimens adultes d'« A. » *beonense*, sont présents à l'état apomorphe chez les juvéniles du même taxon : la *fovea capitis* parfois absente (237⁽¹⁾) ; la coulisse médiodistale absente ou faiblement imprimée sur le tibia (243⁽¹⁾) ; trois caractères de l'astragale : l'absence de butée postérieure (257⁽¹⁾), l'expansion de la facette Cc 1 parfois absente (260⁽¹⁾) et la facette Cc 1 aplatie (262⁽¹⁾).

Sept des dix-sept transformations ontogénétiques observées touchent l'astragale. Cet os est très bien représenté à l'état fossile et de nombreux caractères anatomiques y sont discernables.

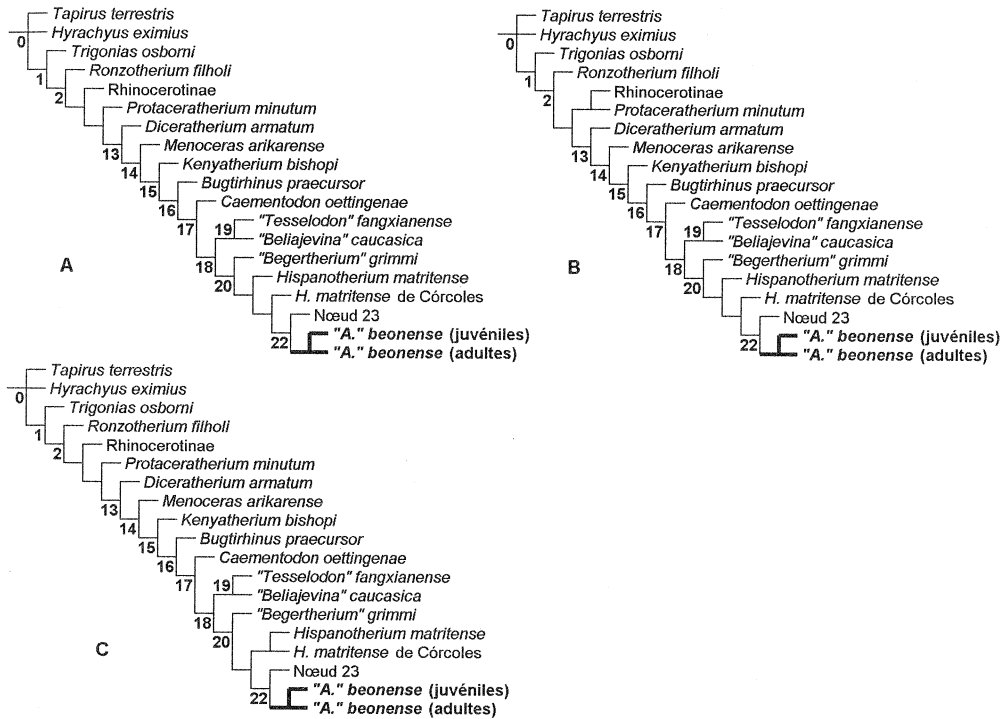


FIG. 305. Influence des variations ontogénétiques présentes chez « *Aegyrcitherium* » *beonense* sur la phylogénie des Elasmotheriina. Cladogramme de l'analyse portant sur l'ensemble des caractères anatomiques : arbre de consensus strict des trois arbres parcimonieux (1261 pas ; I.C.=0,30 ; I.R.=0,58).

FIG. 305. Influence of the ontogenetic variations present in "*Aegyrcitherium*" *beonense* on the phylogeny of the Elasmotheriina. Cladogram of the analysis based on 282 anatomical characters: strict consensus tree of three equally parsimonious trees (1261 steps; CI=0,30; RI=0,58).

ANALYSE DE PARCIMONIE

Trois arbres de longueur minimale 1261 pas sont obtenus par la commande heuristique « mh* bb* » de Hennig86. Les indices de cohérence et de rétention sont ceux de l'analyse de référence (I.C.=0,30 ; I.R.=0,58). On retrouve la topologie des trois arbres parcimonieux de l'analyse de référence (Fig. 290). La seule différence est l'existence du clade « A. » *beonense* : les dix-sept transformations ontogénétiques observées ne suffisent donc pas à l'éclatement du taxon.

Cinq caractères présents à tous les stades ontogénétiques soutiennent le nœud : la naissance du processus zygomatique brutale sur le maxillaire (37), la symphyse (-55) et le canal mandibulaire (-56) rétractés vers l'arrière, la facette postérieure pour le Mc III parfois présente sur le Mc II (226⁽¹⁾) et l'appendice postérolatéral très développé sur l'ectocunéiforme (270). En revanche, trois des autapomorphies d'« A. » *beonense* (222, 252, 255) déterminées dans l'analyse de référence caractérisent seulement les adultes.

Les neuf autres caractères correspondent à des autapomorphies d'« A. » *beonense* juvénile. Il s'agit de récapitulations ou de convergences (237, 243, 257, 260, 262). Leur nombre n'est cependant pas suffisant pour casser le nœud.

Leur influence sur les arbres parcimonieux se limite à des pas supplémentaires.

IMPLICATIONS TAXONOMIQUES

Ce chapitre correspond à l'interprétation des résultats de l'analyse de parcimonie (chapitre précédent) en termes de systématique et de taxonomie. Dans un premier temps, c'est la systématique des Rhinocerotidae qui est discutée : plusieurs groupes monophylétiques de l'arbre de référence (Fig. 288) peuvent en effet être nommés du point de vue de la classification formelle. Une classification des Rhinocerotidae est proposée. La deuxième partie correspond à la révision taxonomique des Elasmotheriina, fondée sur l'arbre de référence et l'examen de ses caractéristiques.

CLASSIFICATION DES RHINOCEROTIDAE TRAITÉS DANS L'ANALYSE DE RÉFÉRENCE

Au sein des Rhinocerotidae contrôlés dans l'analyse de référence (Fig. 288), les relations phylogénétiques qui existent entre les groupes du niveau famille sont illustrées dans le cladogramme ci-dessous (Fig. 306).

Le groupe de branchement représente une sélection arbitraire de rhinocérotidés non-élasmothériinés (13 taxons). Pour la majorité d'entre eux, il s'agit cependant d'espèces appartenant aux genres type des taxons nominaux classiquement décrits parmi les Rhinocerotidae, et parfois même, des espèces types de ces genres. C'est donc une classification dépouillée des Rhinocerotidae qui est proposée ci-après :

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Trigonias osborni Lucas, 1900

Ronzotherium filholi (Osborn, 1900)

Protaceratherium minutum (Cuvier, 1822)

Sous-famille RHINOCEROTINAE Gray, 1821

Plesiaceratherium mirallesi (Crusafont, Villalta & Truyols, 1955)

Tribu RHINOCEROTINI Gray, 1821

Sous-tribu RHINOCEROTINA Gray, 1821

Rhinoceros unicornis Linné, 1758

Rhinoceros sondaicus Desmarest, 1822

Diceros bicornis (Linné, 1758)

Coelodonta antiquitatis (Blumenbach, 1799)

Dicerorhinus sumatrensis (Fischer, 1814)

Ceratotherium simum (Burchell, 1817)

Sous-tribu TELEOCERATINA Hay, 1902

Brachypotherium brachypus (Lartet, 1837)

Teleoceras fossiger (Cope, 1873)

Prosantorhinus douvillei (Osborn, 1900)

Sous-famille ELASMOTHERIINAE Bonaparte, 1845

- Tribu DICERATHERIINI Dollo, 1885
 - Diceratherium armatum* Marsh, 1875
- Tribu ELASMOTHERIINI Bonaparte, 1845
 - Sous-tribu MENO CERATINA Prothero, Manning & Hanson, 1986
 - Menoceras arikareense* (Barbour, 1906)
 - Sous-tribu ELASMOTHERIINA Bonaparte, 1845 (Syn. IRANOTHERIINAE Kretzoi, 1942 ; Syn. BEGERTHERIINAE Beliajeva, 1971)

L'arrangement des Rhinocerotidae contrôlés dans l'analyse et présentés dans le chapitre « Matériel et méthodes » respecte le même cadre systématique.

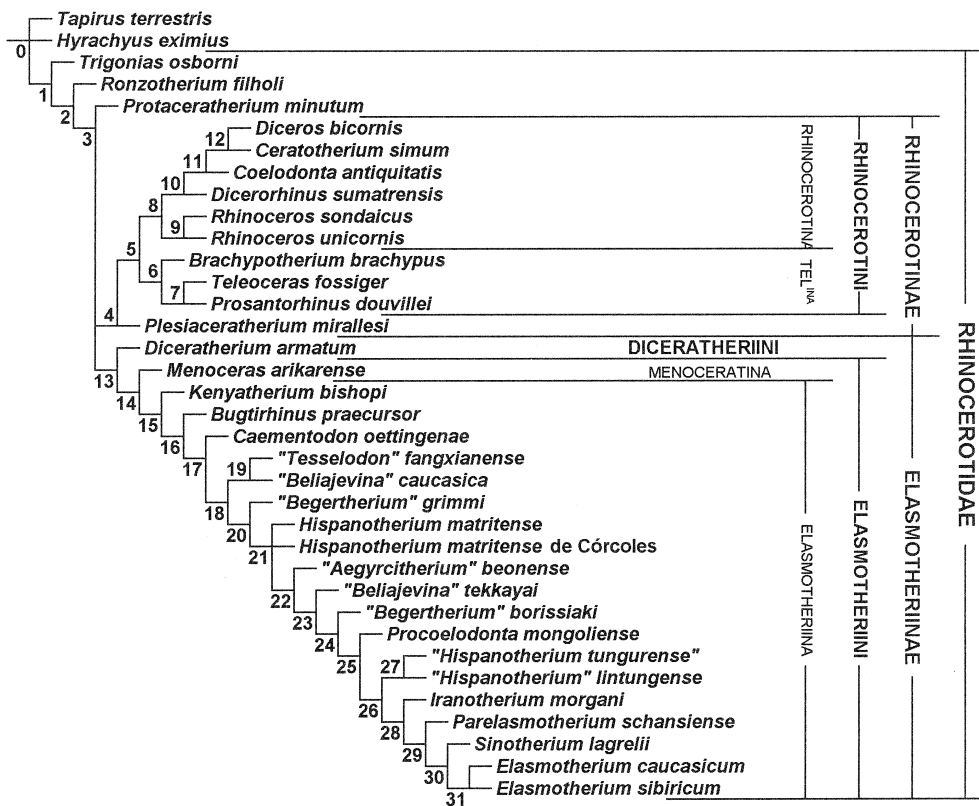


FIG. 306. Cadre systématique de l'arbre de référence. Les groupes supragénériques nommés du point de vue de la classification formelle sont monophylétiques.
 FIG. 306. Systematics implications of the reference tree. The suprageneric groups which are named are monophyletic.

SYSTÉMATIQUE DES ELASMOTHERIINA

La séparation *a priori* de dix-neuf taxons chez les élasmothériinés (p. 39-76) est justifiée par les résultats de l'analyse de référence (Fig. 288) : une seule incertitude demeure, correspondant à la monophylie d'*Hispanotherium matritense*. Cette ambiguïté est levée lorsque l'on restreint l'analyse aux Elasmotheriinae ou aux Elasmotheriina (Figs 299, 300).

L'histoire des taxons considérés apparaît comme une suite de dichotomies communes aux diverses analyses fondées sur l'ensemble des caractères, à l'exception d'*H. matritense* et des élasmothériinés descendant des deux nœuds basaux, parfois intervertis : *Kenyatherium bishopi*, *Bugtirhinus praecursor*. La phylogénie des Elasmotheriina telle qu'illustrée par l'arbre de référence (Fig. 288) semble donc solidement établie : tous les nœuds sont soutenus par une ou plusieurs synapomorphies non ambiguës. Cependant, la fiabilité de ces caractères est très variable en raison des nombreuses homoplasies (I.C.=0,30 dans l'arbre de référence).

C'est pourquoi ont été réalisées les analyses restreintes en terme de taxons. Elles ont permis de vérifier la constance des relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriina (Figs 298-302) et d'identifier ceux des taxons qui sont responsables d'une partie appréciable de l'homoplasie : les différents Rhinocerotini.

Afin de déterminer la validité des espèces d'Elasmotheriina et de justifier leur regroupement dans des taxons du niveau genre (monophylétiques ou paraphylétiques — je reviendrai sur ce problème), j'ai examiné la distribution des caractères non ambiguës dans l'arbre de consensus strict de l'analyse excluant les Rhinocerotini (Fig. 298). Cet arbre présente l'avantage de posséder la même topologie que l'arbre de référence en ce qui concerne les Elasmotheriinae, mais il est allégé des homoplasies dues aux Rhinocerotini donc non pertinentes vis-à-vis des relations entre Elasmotheriina. C'est donc à partir de la hiérarchie de cet arbre que j'ai analysé le comportement des caractères et leurs indices de cohérence et de rétention.

J'ai d'abord recensé les caractères dénués d'homoplasie (I.C.=1 ; I.R.=1) dans cette analyse. Ce sont des synapomorphies ou des autapomorphies de taxons terminaux. Ils sont au nombre de 82 (au lieu de 43 dans l'arbre de référence), mais 36 d'entre eux ont une distribution incertaine. Les nœuds caractérisés par ces caractères sont solides car ces transformations n'apparaissent qu'une seule fois dans l'analyse. Elles sont en caractères gras dans le Tableau 14. J'ai également retenu les caractères peu homoplastiques (I.R.≥0,80), qui soutiennent de manière assez fiable les nœuds correspondants. L'arbre en compte 25.

Pour les autapomorphies de taxons terminaux dont l'indice de cohérence est inférieur à 1, j'ai sélectionné les plus robustes : les réversions uniques ; les convergences qui n'apparaissent qu'à deux reprises et chez des taxons (ou groupes de taxons) phylogénétiquement éloignés l'un de l'autre. Tout comme les synapomorphies peu homoplastiques, ces caractères sont soulignés dans le Tableau 14.

Les autres caractères sont beaucoup moins fiables du point de vue phylogénétique. Ils ne sont ni en gras, ni soulignés dans le Tableau 14. Un nœud uniquement soutenu par des caractères très homoplastiques est considéré comme très fragile.

Les nœuds 13 (Elasmotheriinae), 14 (Elasmotheriini) et, au sein des Elasmotheriina, les nœuds 20, 23, 26 et 28 à 31 sont soutenus par une ou plusieurs synapomorphies dépourvues d'homoplasie. Ces nœuds solides justifient *de facto* une distinction générique. Les nœuds 15 à 19, définis par un ou deux caractères peu homoplastiques seulement, sont plus fragiles.

Les nœuds 21, 22, 24, 25 et 27 (« *Hispanotherium* » sino-mongols) sont quant à eux très fragiles. Seules des synapomorphies très homoplastiques les soutiennent. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle ils n'apparaissent pas comme statistiquement soutenus dans les Fig. 289 et 300.

Dans l'arbre excluant les Rhinocerotini (Fig. 298), la monophylie des Elasmotheriinae (nœud 13) est soutenue par quatorze synapomorphies non ambiguës. Trois sont dépourvues d'homoplasie : le ciment présent sur les dents jugales (65), l'antécrochet toujours présent sur les molaires supérieures (110⁽³⁾) et l'apophyse postérieure arrondie sur le tibia (247). Une autre synapomorphie est peu homoplastique : le crâne dolichocéphale (-23).

TABLEAU 14. Distribution des caractères non ambigus chez les Elasmotheriinae dans l'arbre de consensus strict de l'analyse excluant les Rhinocerotini (Fig. 298). Les annotations utilisées sont essentiellement tirées de Rowe (1988) et Tassy (1990). L'état apomorphe n'est mentionné (en exposant et entre parenthèses) que pour les caractères à états multiples. Les réversions sont précédées d'un signe « - » et de l'état du caractère (en exposant et entre parenthèses) dans le cas d'un morphocline. Les caractères non homoplastiques sont en gras (I.C.=1; I.R.=1). Les caractères peu homoplastiques sont soulignés (I.R.≥0,80 pour les synapomorphies; une seule autre observation pour les autapomorphies). Les autres caractères, très homoplastiques, sont peu fiables du point de vue phylogénétique. La robustesse des nœuds est commentée dans le texte.

TABLE 14. Distribution of the unambiguous characters within the Elasmotheriinae in the strict consensus tree of the analysis excluding the Rhinocerotini (Fig. 298). The used annotations are after Rowe (1988) and Tassy (1990): the unambiguous characters are bold-typed. The apomorph state is only mentioned (superscript and between brackets) for multistate characters. The reversions are preceded by a "-", and the character state (superscript and between brackets) when corresponding to a morphocline. The non homoplastic characters are bold-typed (CI=1; RI=1). The weakly homoplastic are underlined (RI≥0,80 for the synapomorphies; only another observation for the autapomorphies). Other characters, very homoplastic, are not relevant enough to support the phylogeny. The robustness of the nodes is commented in the text.

ELASMOTHERIINAE (nœud 13) : 10, 15, 20, -23, **65**, -107, -109, **110**⁽³⁾, 143, 151⁽³⁾, 172, 230⁽²⁾, **247**, 268
Diceratherium armatum : 8, **18**⁽²⁾, **30**⁽¹⁾, 39, **53**⁽²⁾, **-84**⁽⁰⁾, **102**⁽¹⁾, **-111**, **-120**, -121, -146, **158**, -160, 180⁽²⁾, **-253**, **-256**, 257, **-259**, **282**
ELASMOTHERIINI (nœud 14) : 40, 49, 57, 72⁽²⁾, **73**, **88**, 130, 154, 176, **235**, 244, 254, 266, 275
Menoceras arikarensense : -17, **30**⁽⁰⁾, 46, 48, 70⁽²⁾, 76, **100**⁽²⁾, 105⁽³⁾, 112⁽²⁾, 124, 165, **169**, **183**, 187⁽²⁾, **196**, 208, 223⁽³⁾, 226⁽²⁾, 261⁽¹⁾, 264⁽³⁾
ELASMOTHERIINA (nœud 15) : 89⁽¹⁾, 102⁽³⁾, 116⁽¹⁾
Kenyatherium bishopi : 66, -103⁽⁰⁾, -121⁽⁰⁾
Nœud 16 : -83⁽²⁾, 85⁽¹⁾, 114⁽¹⁾ [nœud 16 fragile]
Bugtirhinus praecursor : -83⁽⁰⁾, -85⁽⁰⁾, 87⁽³⁾, -101⁽¹⁾, 204
Nœud 17 : 114⁽²⁾, 124, 157⁽²⁾, 211
Caementodon oettingenae : -72⁽¹⁾, 128⁽²⁾, -130
Nœud 18 : 97, 109⁽¹⁾, 209, -212⁽⁰⁾ [nœud 18 fragile]
Nœud 19 : 87⁽³⁾, 109⁽³⁾, -116 [nœud 19 fragile]
« *Beliajevina* » *caucasica* : -85, **95**⁽²⁾, -101⁽¹⁾, 108⁽¹⁾, -118
« *Tesselodon* » *fangxianense* : aucune autapomorphie
Nœud 20 : 101⁽³⁾, **125**, **198**, 199⁽¹⁾, 208, 221, 261⁽¹⁾, **280**
« *Begertherium* » *grimmi* : 77, **78**, 100, 105⁽³⁾, 204, **217**
Nœud 21 : -57, 62, -118, -122, -172, 199⁽³⁾ [nœud 21 très fragile]
Hispanotherium matritense sensu stricto : 85⁽²⁾, 167, **181**, 212, -219⁽⁰⁾, -221, -271, -274, -275
Hispanotherium matritense de Córcoles : -83⁽¹⁾, 107⁽²⁾, **180**⁽¹⁾, 191, 255
Nœud 22 : 77, -97, 261⁽²⁾, 264⁽³⁾ [nœud 22 très fragile]
« *Aegycitherium* » *beonense* : 37, -55, **-56**, **98**, **104**, 122, 222⁽¹⁾, 226⁽¹⁾, 252⁽²⁾, 255, 270
Nœud 23 : 85⁽⁰⁾, 114⁽³⁾, -124, 167, **173**
« *Begertherium* » *tekkayai* : -87, **-88**, -103, -147⁽²⁾, **156**⁽²⁾
Nœud 24 : 87⁽³⁾, 118 [nœud 24 très fragile]
« *Begertherium* » *borissiakii* : 100, **103**⁽²⁾, 105⁽³⁾
Nœud 25 : 126⁽²⁾ [nœud 25 très fragile]
Procoelodonta mongoliense : 1, 11⁽²⁾, **26**⁽²⁾, 39, -83⁽⁰⁾
Nœud 26 : 24⁽¹⁾, **33**, 66, 83⁽³⁾, 109⁽²⁾
« *Hispanotherium* » sino-mongols (nœud 27) : 85⁽¹⁾, 97, -103⁽⁰⁾, 108, -118 [nœud 27 très fragile]
« *Hispanotherium* » *lintungense* : aucune autapomorphie
« *Hispanotherium* » *tungurensense* : aucune autapomorphie [statut spécifique non soutenu]
Nœud 28 : 7⁽¹⁾, **21**, **25**⁽¹⁾, **47**⁽²⁾, 54⁽¹⁾, 57, 63⁽²⁾, **64**⁽¹⁾, **69**⁽¹⁾, 76, 109⁽³⁾, **119**, **123**⁽¹⁾, 127, -263⁽⁰⁾
Iranotherium morgani : 11⁽²⁾, **34**, 105⁽³⁾, 128⁽²⁾, 226⁽²⁾, **227**, 252⁽²⁾
Nœud 29 : 2, 3, 4, **25**⁽²⁾, -40, -45, 46, 48, -49, -111⁽²⁾, 112⁽²⁾, -130, **136**, 137
Parelasmotherium schansiense : **24**⁽²⁾, -120, 123⁽²⁾, **132**
Nœud 30 : 37, **64**⁽²⁾, **69**⁽²⁾, -102⁽²⁾, 107⁽³⁾, -111⁽¹⁾, 112⁽³⁾, -121, -126
Sinootherium lagrelii : -63⁽¹⁾, -127, -161⁽⁰⁾
Elasmotherium (nœud 31) : 59⁽²⁾, **64**⁽³⁾, **69**⁽³⁾, 89⁽²⁾, 90⁽³⁾, **93**, -111⁽⁰⁾, **117**, **153**, 161⁽²⁾
Elasmotherium caucasicum : 100⁽¹⁾, 105⁽³⁾
Elasmotherium sibiricum : -120, 222⁽²⁾

Le nœud 14 (Elasmotheriini) est plus solide, puisque supporté sans ambiguïté par quatorze caractères. Deux d'entre eux ne sont pas homoplastiques (la I^2 absente (73) et la tête du fémur pincée médialement (235)) et trois faiblement homoplastiques (le cingulum lingual réduit sur P^{2-4} (88⁽¹⁾) ; le mésostyle présent sur M^2 (130) ; l'articulation pour le péroné oblique sur l'astragale (254)).

Compte tenu de l'hypodigme de *Kenyatherium bishopi* Aguirre & Guérin, 1974 (deux dents supérieures seulement) et du faible nombre de caractères contrôlés (35 sur 282), le nœud 15 (Elasmotheriina) est relativement robuste : il est supporté par trois synapomorphies dont deux peu homoplastiques (Fig. 307) : la postfossette large sur P^{2-4} (89), indépendamment observée chez l'extra-groupe *Ronzootherium filholi* ; l'étranglement du protocône puissant sur M^{1-2} (116). Il en est de même pour le nœud 16 (Fig. 307), soutenu par trois synapomorphies non ambiguës dont une assez fiable : le cingulum lingual plutôt présent sur les molaires supérieures (114), état 1 du morphocline.

De ce fait, le genre *Kenyatherium* Aguirre & Guérin, 1974 est maintenu, avec pour seule espèce *K. bishopi* Aguirre & Guérin, 1974. Malgré sa représentation très faible, ce taxon est caractérisé par trois autapomorphies : le cément abondant sur les dents jugales (66), indépendamment acquis par les élasmothériinés évolués (nœud 26) et donc considéré comme peu homoplastique ; le métalophe transversal sur P^{3-4} (-103⁽⁰⁾) et long sur M^{1-2} (-121). Ces deux derniers caractères sont très homoplastiques. Ce genre monospécifique est isolé géographiquement : les deux dents attribuées à ce taxon, découvertes dans le gisement de Nakali (Aguirre & Guérin 1974) sont les seuls restes d'Elasmotheriina hors d'Eurasie.

Le nœud 17 (Fig. 307) est soutenu par quatre synapomorphies non ambiguës dont deux peu homoplastiques : le cingulum lingual plutôt absent sur les molaires supérieures (114), état 2 du morphocline ; l'articulation cubitus/semi-lunaire (211), indépendamment observée chez l'un des extra-groupes (*Hyrachyus eximius*), sans homoplasie dans le groupe interne.

Le genre *Bugtirhinus* Antoine & Welcomme, 2000 est provisoirement considéré comme valide, malgré la fragilité relative des nœuds 16 et 17. L'hypodigme actuel de la seule espèce du genre, *B. praecursor* Antoine & Welcomme, 2000, compte trente spécimens. Cependant, près d'une centaine de restes supplémentaires, découverts en 1999 et en attente au Pakistan, seront bientôt disponibles pour étude (voir chapitre Matériel et méthodes). De nombreuses incertitudes dues aux lacunes d'observation devraient alors être levées. Le statut de *B. praecursor* sera réexaminé à cette occasion.

Le nœud 18 est peu robuste. Quatre synapomorphies le définissent, dont une peu homoplastique : la facette pour le magnum sur le scaphoïde plane en vue latérale (209). Le nœud 19 n'est pas plus solide. Il est soutenu par trois caractères dont un seul est peu labile : l'étranglement du protocône faible sur les molaires supérieures (-116), réversion unique.

Ces deux nœuds sont beaucoup plus fragiles que le nœud 20, supporté par huit synapomorphies non ambiguës (dont trois non homoplastiques et une peu homoplastique).

Je propose donc de regrouper les formes descendant des nœuds 17 à 19 dans le genre *Caementodon* Heissig, 1972. Ce nom est plus ancien que *Beliajevina* Heissig, 1974 et *Tesselodon* Yan, 1979.

Le genre paraphylétique *Caementodon* est séparé en deux sous-genres monophylétiques :

- *Caementodon* (*Caementodon*) Heissig, 1972. La seule espèce de ce sous-genre est *C. (C.) oettingenae* Heissig, 1972.
- *Caementodon* (*Beliajevina*) Heissig, 1974. Ce sous-genre regroupe deux espèces : *C. (B.) caucasicum* (Borissiak, 1935), espèce type du sous-genre, nommée à partir de *Dicerorhinus caucasicus* Borissiak, 1935 ; *C. (B.) fangxianense* (Yan, 1979), initialement baptisé *Tesselodon fangxianensis* Yan, 1979. Ces deux espèces forment un clade (nœud 19) dans l'arbre de référence (Fig. 288). Une autapomorphie dénuée d'homoplasie (le protolophe oblique vers l'avant et l'intérieur sur P^2 (95⁽²⁾) et quatre homoplastiques (-85, -101⁽¹⁾, 108⁽¹⁾, -118) caractérisent *C. (B.) caucasicum*. Ces deux taxons ne sont donc pas synonymes.

Parce que *C. (B.) fangxianense* est dépourvue d'autapomorphie pour les caractères contrôlés, je la considère comme l'espèce souche de *C. (B.) caucasicum*.

Le nœud 20 (Fig. 307) est solidement soutenu par trois synapomorphies dénuées d'homoplasie : l'hypocône individualisé sur M^1 (125), le bord médial de la diaphyse concave sur le radius (198), les reliefs intermédiaires bas et mousses sur les métapodes (280), et un caractère peu homoplastique : la constriction du protocône toujours présente sur P^{3-4} (101⁽³⁾). Ce nœud correspond à l'émergence d'un « grade » plus évolué. Les nœuds 21 et 22, très fragiles, ne sont soutenus que par des caractères très homoplastiques. Le nœud 23 est beaucoup plus robuste (cinq synapomorphies, dont une non homoplastique et une peu homoplastique). Je propose donc de regrouper les taxons terminaux descendant directement des nœuds 20, 21 et 22 dans le genre *Hispanotherium* Crusafont & Villalta, 1947. C'est le genre le plus anciennement baptisé pour les quatre taxons impliqués.

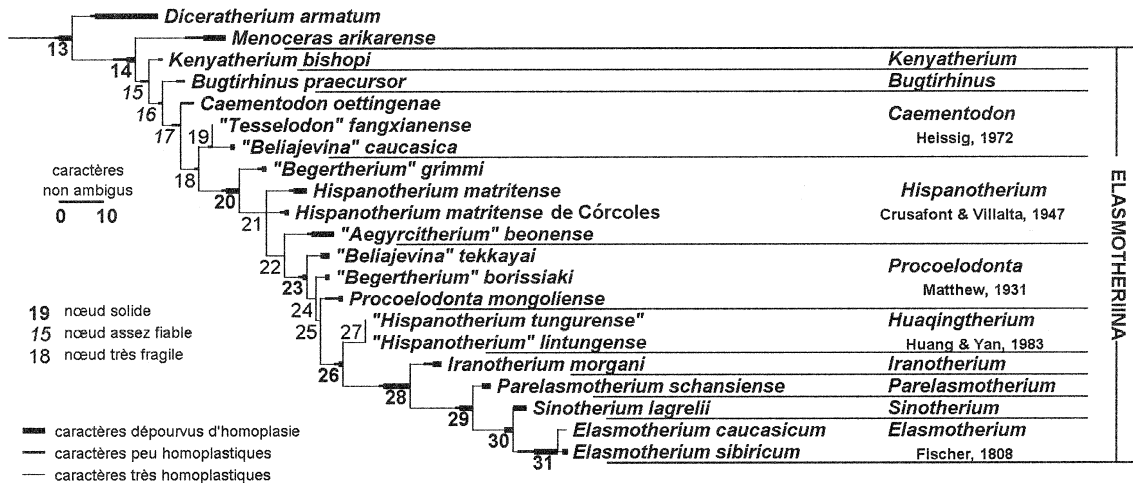


FIG. 307. Cladogramme des Elasmotheriinae établi à partir de l'analyse excluant les Rhinocerotinae (Fig. 298). L'arbre comprend les vingt-et-une formes contrôlées (dix-neuf Elasmotheriina, un dicérathériiné et un ménocératiné). La robustesse des nœuds internes et externes dépend à la fois du nombre de caractères non ambigus acquis (longueur des segments) et de la fiabilité de chaque caractère (épaisseur des segments). Les nœuds solides sont indiqués en gras, les nœuds assez fiables en italique, et les nœuds fragiles en caractères normaux. La séparation en genres (ou sous-genres) est généralement justifiée par l'apparition de synapomorphies dénuées d'homoplasie : nœuds 14, 20, 23, 26, 28 à 31. En ce qui concerne *Kenyatherium* et *Bugtirhinus*, la distinction générique est maintenue en raison du très petit nombre de spécimens connus. « *Hispanotherium tungurense* Cerdeño, 1996 » est synonyme plus récent de « *H. lintungensis* Zhai, 1978 », qui devient *Huaqingtherium lintungense* (Zhai, 1978) (voir p. 39).

FIG. 307. Cladogram of the Elasmotheriinae based on the analysis excluding the Rhinocerotinae (Fig. 298). The tree includes the twenty-one Elasmotheriinae (nineteen Elasmotheriina, one diceratheriine and one menoceratinae). The robustness of the internal and external nodes depends both on the number of unambiguous apomorphies (length of the branches) and on the relevance of each character (thickness of the branches). The robust nodes are bold-typed, the rather relevant nodes are italicized and the fragile nodes are in normal font. The splitting into distinct genera (or subgenera) is generally justified by the presence of non-homoplastic synapomorphies (IC=IR=1): nodes 14, 20, 23, 26, 28 to 31. Concerning *Kenyatherium* and *Bugtirhinus*, the generic distinction is maintained because of their badly documented hypodigm. “*Hispanotherium tungurense* Cerdeño, 1996” is junior synonym of “*H. lintungensis* Zhai, 1978”, which is named *Huaqingtherium lintungense* (Zhai, 1978) (see p. 39).

Le genre paraphylétique *Hispanotherium* est séparé en trois sous-genres :

- *Hispanotherium (Hispanotherium)* Crusafont & Villalta, 1947. L'espèce type du sous-genre est *H. (H.) matritense* (Lartet in Prado, 1864). J'attribue également à ce sous-genre *H. (H.) « matritense »* du gisement de Córcoles. Quatorze autapomorphies distinguent ces deux formes, dont quatre dépourvues d'homoplasie et deux peu homoplastiques (Tableau 14). Elles descendent toutes deux du nœud 21, qui est une trifurcation dans l'arbre de référence. La monophylie de ce sous-genre n'est donc pas certaine. Le clade *Hispanotherium (Hispanotherium)* apparaît cependant dans l'arbre parcimonieux de l'analyse de référence sélectionné par pondération successive (Fig. 290C). En tout état de cause, la forme de Córcoles, décrite sous le binom *Hispanotherium matritense* par Iñigo & Cerdeño (1997) est une espèce nouvelle, *H. (H.) corcolense* Antoine, Alférez & Iñigo, 2002.

- *Hispanotherium* (*Aegycitherium*) Antoine, 1997. L'espèce type et seule espèce attribuée au sous-genre est *H. (A.) beonense* (Antoine, 1997), à partir de *Aegycitherium beonensis* Antoine, 1997. C'est le taxon de référence dans l'analyse. Il est particulièrement divergent (onze autapomorphies, dont cinq exclusives et une peu homoplastique).
- *Hispanotherium* (*anatolitherium*) subgen. nov. La seule espèce dans ce sous-genre est *H. (Anatolitherium) grimmi* Heissig, 1974. Le binom initial de cette espèce est *Hispanotherium grimmi* Heissig, 1974. Fortelius & Heissig (1989) avaient intégré ce taxon dans le genre *Begertherium* Beliajeva, 1971 dont l'espèce-type est *B. borissiaki* Beliajeva, 1971. *Begertherium* a ici le statut de sous-genre au sein du genre *Procoelodonta* Matthew, 1931 (voir plus bas) : ce nom est donc indisponible pour *H. grimmi* Heissig, 1974.

Le nœud 23 est supporté par cinq synapomorphies non ambiguës. L'une d'entre elles est dépourvue d'homoplasie (l'étranglement de l'entoconide présent sur les dents de lait inférieures (173)). Une autre est peu homoplastique (le cingulum lingual toujours absent sur les molaires supérieures (114⁽³⁾)). Ce nœud robuste éloigne nettement les formes qui en sont issues des espèces du genre *Hispanotherium*. Parmi les nœuds suivants, le premier qui soit solidement établi est le nœud 26. Le nœud 24 est soutenu par deux synapomorphies très homoplastiques et le nœud 25 par une seule : ces nœuds sont très fragiles. En revanche, chacun des trois taxons impliqués est caractérisé par plusieurs autapomorphies, dont une ou deux dénuées d'homoplasie. Ils sont intégrés dans le genre *Procoelodonta* Matthew, 1931. Ce nom est plus ancien que *Begertherium* Beliajeva, 1971 et *Beliajevina* Heissig, 1974 (qui a ici le statut de sous-genre de *Caementodon* Heissig, 1972 : voir plus haut).

J'ai proposé (Antoine 2002) de scinder ce genre paraphylétique en trois sous-genres monospécifiques :

- *Procoelodonta* (*Procoelodonta*) Matthew, 1931, avec pour seule espèce *P. (P.) mongoliense* (Osborn, 1924). *Procoelodonta* est le premier nom disponible établi d'après *Baluchitherium mongoliense* Osborn, 1924 : *Baluchitherium* Forster-Cooper, 1913 (par ailleurs synonyme récent de *Paraceratherium* Forster-Cooper, 1911) est clairement attribué aux Hyracodontidae, le groupe-frère des Rhinocerotidae. Le nom *Baluchitherium* est indisponible pour un rhinocérotidé. Le nom *Gobitherium* Kretzoi, 1942 est synonyme récent de *Procoelodonta* Matthew, 1931.
- *Procoelodonta* (*Begertherium*) Beliajeva, 1971. La seule espèce attribuée au sous-genre est *P. (B.) borissiaki* (Beliajeva, 1971), initialement nommée *Begertherium borissiaki* Beliajeva, 1971. Beliajeva (1971) a créé la sous-famille *Begertheriinae* à partir de cette même espèce. Cette sous-famille est synonyme récent de la sous-tribu *Elasmotheriina* Bonaparte, 1845.
- *Procoelodonta* (*Pasalarhinus*) Antoine, 2002. Ce nouveau sous-genre comprend l'espèce *P. (Pasalarhinus) tekkayai* (Heissig, 1974), dont le nom de baptême initial était *Beliajevina tekkayai* Heissig, 1974. Le binom *Begertherium tekkayai* (Heissig, 1974) a ensuite été utilisé pour cette espèce, à partir de Fortelius & Heissig (1989). D'après la topologie de l'arbre de référence (Fig. 288), cette forme ne peut appartenir à *Beliajevina* (ici sous-genre de *Caementodon* Heissig, 1972). Elle forme avec *P. (B.) borissiaki* un ensemble paraphylétique. Il est donc préférable de l'extraire également du sous-genre *Begertherium* Beliajeva, 1971.

La robustesse du nœud 26 est du même ordre que celle du nœud 23 : cinq synapomorphies non ambiguës sont acquises, dont une non homoplastique (la projection latérale de l'orbite (33)) et une peu homoplastique (le cément abondant sur les dents jugales (66), indépendamment observé chez *Kenyatherium bishopi*). Deux clades sont issus du nœud 26 : le nœud 27 (les « *Hispanotherium* » sino-mongols) et le nœud 28. Le nœud 28 est le plus robuste de tous ceux de l'arbre de référence (Fig. 288). Le nœud 27 est quant à lui beaucoup plus fragile, uniquement soutenu par cinq synapomorphies très homoplastiques. Aucune des deux formes descendant du nœud 27, initialement baptisées *Hispanotherium lintungensis* Zhai, 1978 et *Hispanotherium tungurensis* Cerdeño, 1996, n'est caractérisée par la moindre autapomorphie. Ces deux formes sont donc synonymes. Il est à remarquer que parmi les *Elasmotheriina*, « *H. tungurensis* » représente l'hypodigme le mieux

contrôlé après celui d'*H. (A.) beonense* (223 caractères sur 282). Tout comme « *Caementodon tongxinensis* Guan, 1993 » (voir chapitre Matériel et méthodes), « *H. tungurensis* Cerdeño, 1996 » est synonyme plus récent de « *H. » lintungense* Zhai, 1978. De plus, cette espèce ne peut être maintenue dans le genre *Hispanotherium*, beaucoup moins évolué (voir pages précédentes). Le nom de genre *Huaqingtherium* a été proposé par Huang & Yan (1983), à partir du type porte-nom de « *Hispanotherium » lintungense* (crâne IVPP V-3085). Le binom valide au sens du Code International de Nomenclature Zoologique est donc *Huaqingtherium lintungense* (Zhai, 1978), seule espèce connue associée au genre *Huaqingtherium* Huang & Yan, 1983.

Les nœuds 28 à 31 sont caractérisés par de nombreuses transformations, pour la plupart dénuées d'homoplasie. Ces dichotomies sont donc très robustes. De plus, les taxons terminaux impliqués sont particulièrement divergents, à l'exception de ceux descendant du nœud 31 (Fig. 307). Ces divergences morphologiques valident les genres classiquement admis : *Elasmotherium* Fischer, 1908 ; *Parelasmotherium* Killgus, 1923 ; *Sinootherium* Ringström, 1923 ; *Iranotherium* Ringström, 1924.

Dans le détail, quinze synapomorphies non ambiguës définissent le nœud 28. Six d'entre elles sont non homoplastiques : le segment dentaire restreint à la moitié antérieure du crâne (21) ; les nasaux scindés à leur extrémité rostrale seulement (25⁽¹⁾) ; le processus posttympanique gigantesque (47⁽²⁾) ; les replis d'émail débutants sur les dents jugales (64⁽¹⁾) ; l'hypsodontie partielle (69⁽¹⁾) ; la cristella plutôt présente sur M¹⁻² (123⁽¹⁾). Une synapomorphie est peu homoplastique : le pli du métacône absent sur M¹⁻² (119), indépendamment acquis par l'un des extra-groupes, *Ronzotherium filholi*.

La robustesse des nœuds 28 et 29 confirme la validité du genre *IRANOTHERIUM* Ringström, 1924, établi à partir de « *Rhinoceros morgani* Mecquenem, 1908 ».

Ce genre monospécifique est restreint à l'espèce *I. morgani* (Mecquenem, 1908). Parmi les sept autapomorphies caractérisant l'espèce, deux sont non homoplastiques (l'indice zygomatique élevé (39) ; les facettes latérales fusionnées sur le Mc II (227)) et deux autres sont peu homoplastiques (la facette postérieure pour le Mc III toujours présente sur le Mc II (226⁽²⁾) et le rapport DT/H supérieur à 1,20 sur l'astragale (252⁽²⁾)).

Le nœud 29 sépare nettement *Iranotherium morgani* (Mecquenem, 1908) des autres Elasmotheriina évolués. Il est soutenu sans ambiguïté par quatorze synapomorphies dont trois dépourvues d'homoplasie (la cloison nasale partiellement ossifiée (4) ; les nasaux complètement fusionnés (25⁽²⁾) ; le protocône digité sur M³ (136)) et une peu homoplastique (le mésostyle absent sur M² (-130⁽⁰⁾), réversion unique).

Le nom de baptême de la forme descendant du nœud 29 est *Parelasmotherium schansiense* Killgus, 1923. La validité du binom est confirmée par la distribution des caractères aux nœuds 29 et 30 de l'arbre de référence (Fig. 288). Le genre *Parelasmotherium* Killgus, 1923 est disponible et limité à l'espèce *P. schansiense* Killgus, 1923. Cette espèce est définie par quatre autapomorphies, dont deux sont exclusives : l'extrémité rostrale des nasaux très large (24⁽²⁾) ; l'antécrochet et l'hypocône reliés sur M² (132).

Neuf synapomorphies définissent le nœud 30. Deux sont non homoplastiques : les replis d'émail développés (64⁽²⁾) et les dents jugales subhypsodontes (69⁽²⁾). Le nœud 31, aussi robuste que le nœud 28, est soutenu par dix synapomorphies. La moitié d'entre elles sont dépourvues d'homoplasie : les replis d'émail exacerbés sur les dents jugales (64⁽³⁾) ; les dents hypsodontes (69⁽³⁾) ; P² (93) et P₂ (153) absentes ; le pli du paracône absent sur M¹⁻² (117). Quatre caractères sont peu homoplastiques : le *corpus mandibulae* très convexe (59⁽²⁾) ; la muraille postérieure sur P²⁻⁴ (89⁽²⁾) ; l'antécrochet toujours présent sur P²⁻³ (90⁽²⁾) ; l'hypolophide presque sagittal sur les molaires inférieures (161⁽²⁾).

La séparation des genres *Elasmotherium* Fischer, 1808 et *Sinootherium* Ringström, 1923 est donc parfaitement justifiée.

Le genre *Sinootherium* Ringström, 1923 est valide et restreint à l'espèce *S. lagrelii* Ringström, 1923. Cette espèce n'est connue que par des restes dentaires et un fragment de maxillaire (Ringström 1923, 1924). Elle est néanmoins bien

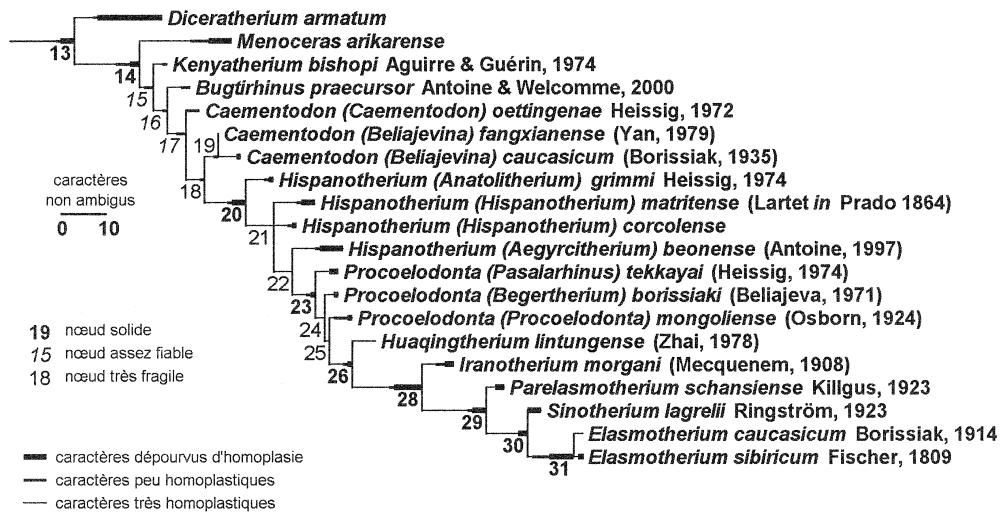


FIG. 308. Cladogramme des Elasmotheriinae inclus dans l'analyse après révision taxonomique. La légende est identique à celle de la Fig. 306.

FIG. 308. Cladogram of the Elasmotheriinae included in the analysis after taxonomic revision. The caption is the same as in the Fig. 306.

caractérisée par la présence de trois réversions exclusives : la série prémolaire courte (-63⁽¹⁾) ; la postfossette présente sur M¹ (-127⁽⁰⁾) ; l'hypolophide transversal sur les molaires inférieures (-161⁽⁰⁾).

Le genre *Elasmotherium* Fischer, 1808 est monophylétique (nœud 31). Ce genre est très divergent par rapport aux autres Elasmotheriina (voir page précédente les transformations acquises au nœud 31). En revanche, compte tenu de leurs hypodigmes respectifs, les espèces attribuées au genre sont peu distinctes (Fig. 307, Tableau 14).

L'espèce type *Elasmotherium sibiricum* Fischer, 1809 est caractérisée par une autapomorphie vraie (le contact entre les facettes latérales toujours présent sur l'unciforme (222⁽²⁾) et une réversion indépendamment observée chez *Parelasmotherium schansiense* : le métastyle court sur M¹⁻² (-120).

E. caucasicum Borissiak, 1914 est seulement défini par deux autapomorphies très homoplastiques : la médifossette parfois présente sur P³⁻⁴ (100⁽¹⁾) et la crista toujours présente sur P³ (105⁽³⁾). Pour ces deux caractères, les états présents chez *E. sibiricum* sont voisins : 100⁽⁰⁾ et 105⁽²⁾.

Après révision taxonomique, les relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriina sont illustrées par le cladogramme suivant (Fig. 308). Les Elasmotheriina comptent dix-huit espèces réparties dans dix genres, dont trois sont paraphylétiques (*Caementodon*, *Hispanotherium*, *Procoelodonta*). Ces derniers incluent des sous-genres monophylétiques.

DIAGNOSE CLADISTIQUE DES ELASMOTHERIINAE DISPONIBLES

La diagnose cladistique correspond à la liste des synapomorphies non ambiguës acquises au nœud correspondant pour les clades nommés et à la liste des autapomorphies pour les taxons terminaux. Ces deux listes se réfèrent à la distribution des caractères dans l'arbre de référence (Tableau 10, Fig. 288). Je ne mentionne pas la diagnose cladistique des Rhinocerotinae puisque l'analyse n'est pas exhaustive en terme de taxons, contrairement à celle consacrée aux Elasmotheriina.

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Rhinoceroidea au crâne brachycéphale ; crête sagittale sur le processus basilaire du basioccipital ; I_2 en forme de défense ; I_3 et C_{inf} absentes ; antécrochet parfois présent sur les molaires supérieures ; fosse alaire présente sur l'atlas ; tubérosité postérieure du magnum allongée ; astragale plus large que haut ; facette pour le péroné oblique sur l'astragale.

Sous-famille ELASMOTHERIINAE Bonaparte, 1845

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Rhinocerotidae dont la base antérieure de l'arcade zygomatique est abaissée au niveau du collet ; profil dorsal du crâne concave ; tubercule nuchal très développé ; crâne dolichocéphale ; ciment présent sur les dents jugales ; antécrochet toujours absent sur P^4 et toujours présent sur les molaires supérieures ; cingulum labial toujours présent sur les molaires supérieures ; trigonide des dents inférieures en dièdre aigu ; D_1 toujours caduque ; étranglement du métaconide absent sur les dents de lait inférieures ; face proximale du Mc IV triangulaire ; Mc V vestigial ; apophyse postérieure du tibia arrondie ; position haute de l'articulation proximale tibia-péroné ; naviculaire rectangle en section transversale.

Tribu DICERATHERIINI Dollo, 1885

Genre **DICERATHERIUM** Marsh, 1875

Diceratherium armatum Marsh, 1875

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriinae au pseudo-méat auditif externe complètement fermé ; processus lacrymal absent ; arêtes latérales sur les nasaux ; tubercule articulaire individualisé sur le squamosal ; angle symphyse/*corpus mandibulae* faible ; crochet toujours absent sur P^{2-4} et sur les molaires supérieures ; pont lingual sur P^{3-4} ; métastyle et métalophe courts sur M^{1-2} ; vallée postérieure en U sur les prémolaires inférieures ; cingulum lingual continu sur les molaires inférieures ; vallée postérieure de D_2 plutôt fermée ; rapport diamètre antéropostérieur sur hauteur supérieur à 0,65 sur l'astragale ; *collum tali* haut ; butée postérieure pour le cuboïde absente et articulation distale très oblique sur l'astragale ; zone d'insertion des muscles interosseux courte sur les métapodes.

Tribu ELASMOTHERIINI Bonaparte, 1845

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriinae à face occipitale verticale ; profil transversal du tubercule articulaire concave sur le squamosal ; gouttière postérieure présente sur le processus zygomatique ; *foramen magnum* subtriangulaire ; sillon lingual absent du *corpus mandibulae* ; base du *corpus mandibulae* convexe ; section de I^1 en demi-lune ; cingulum lingual réduit sur P^{2-4} ; mésostyle présent sur M^2 ; sillon de l'ectolophide en V sur les dents inférieures ; paralophide recourbé sur P_2 ; grand trochanter bas ; tête du fémur pincée médialement ; coulisse médiolabiale profonde sur le tibia ; facette articulaire pour le péroné oblique sur l'astragale ; *tuber calcanei* élané ; facette pour le cuboïde présente sur le Mt III ; insertions paires en position antérieure sur les phalanges I Mt III.

Sous-tribu MENCERATINA Prothero, Manning & Hanson, 1986

Genre **MENCERAS** Troxell, 1921

Menoceras arikareense (Barbour, 1906)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriini avec des bosses terminales sur les nasaux ; espace entre les crêtes temporale et nuchale déprimé ; processus posttympanique et paroccipital nettement séparés ; processus paroccipital peu développé ;

racines des dents jugales coalescentes ; I_1 absente ; médifossette plutôt présente sur P^{3-4} ; crista toujours présente sur P^3 et plutôt présente sur les molaires supérieures ; cingulum postérieur bas et réduit sur M^{1-2} ; D^2 pourvue d'un « mésolophe » mais dépourvue de mésostyle ; canal rachidien en champignon sur l'atlas ; facette axoïdienne concave sur l'atlas ; gouttière distale présente sur l'épicondyle de l'humérus ; facette pour le trapèze petite sur le scaphoïde ; expansion articulaire postéroproximale toujours présente sur l'unciforme ; facette postérieure pour le Mc III toujours présente sur le Mc II ; expansion distale de la facette Cc 1 plutôt basse et large sur l'astragale ; facette pour le péroné toujours présente sur le calcanéum.

Sous-tribu ELASMOTHERIINA Bonaparte, 1845

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriini à large postfossette et muraille linguale sur P^{3-4} ; étranglement du protocône puissant sur M^{1-2} .

Genre **KENYATHERIUM** Aguirre & Guérin, 1974

Kenyatherium bishopi Aguirre & Guérin, 1974

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina au métalophe transversal sur P^{3-4} et long sur les M^{1-2} ; cément abondant sur les dents jugales.

Genre **BUGTIRHINUS** Antoine & Welcomme, 2000

Bugtirhinus praecursor Antoine & Welcomme, 2000

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec cingulum labial toujours présent sur les prémolaires supérieures ; crochet toujours simple et cingulum lingual toujours absent sur P^{2-4} ; constriction du protocône plutôt absente sur P^{3-4} ; expansion postérieure de la facette pour le scaphoïde haute sur le radius.

Genre **CAEMENTODON** Heissig, 1972

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

Caementodon (Caementodon) oettingenae Heissig, 1972

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina dont la I^1 a une section ovale ; M^2 dépourvue de mésostyle, mais toujours pourvue d'un sillon lingual sur le protocône.

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

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina au cingulum lingual toujours absent sur P^{2-4} et au cingulum labial toujours absent sur les molaires supérieures ; étranglement du protocône faible sur M^{1-2} .

Caementodon (Beliajevina) fangxianense (Yan, 1979)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — celle du sous-genre *Caementodon (Beliajevina)*.

Caementodon (Beliajevina) caucasicum (Borissiak, 1935)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Espèce du sous-genre *Caementodon (Beliajevina)* avec crochet toujours simple sur P^{2-4} ; P^2 munie d'un métalophe oblique vers l'avant et l'intérieur ; constriction du protocône plutôt absente sur P^{3-4} ; hypocône et métacône séparés sur P^4 ; M^{1-2} avec pli du paracône puissant.

Genre **HISPANOTHERIUM** Crusafont & Villalta, 1947

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

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

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec crochet le plus souvent digité sur P^{2-4} ; D^2 pourvue d'une muraille interne ; paralopside simple sur D_3 ; bord distal de la face antérieure du semi-lunaire arrondi ; tubérosité postérieure recourbée et échancrure de la face médiale toujours superficielle sur le magnum ; Mt III dépourvu de facette pour le cuboïde, avec un bord proximal de la face antérieure concave et sans élargissement distal de la diaphyse chez l'adulte.

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

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec cingulum labial plutôt présent sur les prémolaires supérieures ; antécrochet plutôt présent sur P^4 ; vallée postérieure plutôt ouverte sur D_2 ; bord médial de la cavité glénoïde rectiligne sur l'omoplate ; facette pour le péroné concave sur l'astragale.

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

Hispanotherium (Anatolitherium) grimmi Heissig, 1974

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec I_1 à couronne simple ; I_2 absente ; médifossette parfois présente sur P^{3-4} ; crista toujours présente sur P^3 ; expansion postérieure de la facette pour le scaphoïde haute sur le radius ; bord proximal de la face antérieure concave sur le magnum.

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

Hispanotherium (Aegycitherium) beonense (Antoine, 1997)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina dont la base antérieure de l'arcade zygomatique est abaissée au niveau du collet ; bord postérieur de la symphyse et canal mandibulaire au niveau de P_{2-4} ; protoloppe absent sur P^2 et interrompu sur P^3 ; profil postérieur de l'ectoloppe concave sur M^{1-2} ; contact entre les facettes latérales plutôt absent sur l'unciforme ; facette postérieure pour le Mc III parfois présente sur le Mc II ; rapport diamètre transversal sur hauteur supérieur à 1,20 sur l'astragale ; facette pour le péroné concave sur l'astragale ; appendice postérolatéral très développé sur l'ectocunéiforme.

Genre **PROCOELODONTA** Matthew, 1931

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

Procoelodonta (Procoelodonta) mongoliense (Osborn, 1924)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec apophyse latérale sur les nasaux ; arcade zygomatique très haute ; os nasaux très longs ; tubercule articulaire individualisé sur le squamosal ; cingulum labial toujours présent sur les molaires supérieures.

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

Procoelodonta (Begertherium) borissiaki (Beliajeva, 1971)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec médifossette parfois présente sur P³⁻⁴ ; métalophe dirigé vers l'avant et l'intérieur sur P³⁻⁴ ; crista toujours présente sur P³.

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

Procoelodonta (Pasalarhinus) tekkayai (Heissig, 1974)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec cingulum lingual toujours présent et continu sur P²⁻⁴ ; métalophe transversal sur P³⁻⁴ ; cingulum lingual plutôt absent sur les prémolaires inférieures ; vallée postérieure toujours fermée sur P₂.

Genre **HUAQINGTHERIUM** Huang & Yan, 1983

Huaqingtherium lintungense (Zhai, 1978)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina au crochet parfois digité sur P²⁻⁴ ; protocône moins puissant que l'hypocône sur P² ; métalophe transversal sur P³⁻⁴ ; métacône et hypocône séparés sur P⁴ ; pli du paracône puissant sur M¹⁻².

Genre **IRANOTHERIUM** Ringström, 1924

Iranotherium morgani (Mecquenem, 1908)

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec l'arcade zygomatique très haute et indice zygomatique élevé ; crista toujours présente sur P³ ; facette postérieure pour le Mc III présente et reliée à la facette antérieure sur le Mc II ; rapport diamètre transversal sur hauteur supérieur à 1,20 sur l'astragale.

Genre **PARELASMOTHERIUM** Killgus, 1923

Parelasmotherium schansiense Killgus, 1923

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec des nasaux très larges à leur extrémité ; métastyle court et cristella toujours présente sur M¹⁻² ; antécrochet et hypocône reliés sur M².

Genre **SINOTHERIUM** Ringström, 1923

Sinothierium lagrelii Ringström, 1923

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina à série prémolaire courte ; postfossette présente sur M^1 ; hypolophide transversal sur les molaires inférieures.

Genre **ELASMOTHERIUM** Fischer, 1808

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — Elasmotheriina avec base du *corpus mandibulae* très convexe ; replis d'émail exacerbés sur les dents jugales ; hypsodontie réalisée ; muraille postérieure sur P^{2-4} ; antécrochet toujours présent sur P^{2-3} ; P^2 et P_2 absentes ; crochet toujours absent sur les molaires supérieures ; pli du paracône absent sur M^{1-2} ; hypolophide presque sagittal sur les molaires inférieures.

Elasmotherium sibiricum Fischer, 1809

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — *Elasmotherium* avec un métastyle court sur M^{1-2} et les facettes latérales toujours reliées sur l'unciforme.

Elasmotherium caucasicum Borissiak, 1914

DIAGNOSE CLADISTIQUE. — *Elasmotherium* à crista toujours présente sur P^3 et à la médifossette parfois présente sur p^{3-4} .

CLASSIFICATION DES ELASMOTHERIINA

À partir de l'arbre de référence (Fig. 288), je propose la classification suivante pour les Elasmotheriina :

- Sous-tribu ELASMOTHERIINA Bonaparte, 1845
 Genre *ELASMOTHERIUM* Fischer, 1808
 Elasmotherium sibiricum Fischer, 1809
 Elasmotherium caucasicum Borissiak, 1914
 Genre *PARELASMOTHERIUM* Killgus, 1923
 Parelasmotherium schansiense Killgus, 1923
 Genre *SINOTHERIUM* Ringström, 1923
 Sinootherium lagrelii Ringström, 1923
 Genre *IRANOTHERIUM* Ringström, 1924
 Iranotherium morgani (Mecquenem, 1908)
 Genre *HISPANOTHERIUM* Crusafont & Villalta, 1947
 Sous-genre *HISPANOTHERIUM* (*HISPANOTHERIUM*) Crusafont & Villalta, 1947
 Hispanotherium (*Hispanotherium*) *matritense* (Lartet in Prado, 1864)
 Hispanotherium (*Hispanotherium*) *corcolense* Antoine, Alférez & Iñigo, 2002
 Sous-genre *HISPANOTHERIUM* (*ANATOLITHERIUM*) subgen. nov.
 Hispanotherium (*Anatolitherium*) *grimmi* Heissig, 1974
 Sous-genre *HISPANOTHERIUM* (*AEGYRCITHERIUM*) Antoine, 1997
 Hispanotherium (*Aegyrcitherium*) *beonense* (Antoine, 1997)
 Genre *PROCOELODONTA* Matthew, 1931
 Sous-genre *PROCOELODONTA* (*PROCOELODONTA*) Matthew, 1931
 Procoelodonta mongoliense (Osborn, 1924)
 Sous-genre *PROCOELODONTA* (*BEGERTHERIUM*) Beliajeva, 1971
 Procoelodonta (*Begertherium*) *borissiaki* (Beliajeva, 1971)
 Sous-genre *PROCOELODONTA* (*PASALARHINUS*) Antoine, 2002
 Procoelodonta (*Pasalarhinus*) *tekkayai* (Heissig, 1974)
 Genre *CAEMENTODON* Heissig, 1972
 Sous-genre *CAEMENTODON* (*CAEMENTODON*) Heissig, 1972
 Caementodon (*Caementodon*) *oettingenae* Heissig, 1972
 Sous-genre *CAEMENTODON* (*BELIAJEVINA*) Heissig, 1974
 Caementodon (*Beliajevina*) *caucasicum* (Borissiak, 1935)
 Caementodon (*Beliajevina*) *fangxianense* (Yan, 1979)
 Genre *KENYATHERIUM* Aguirre & Guérin, 1974
 Kenyatherium bishopi Aguirre & Guérin, 1974
 Genre *HUAQINTHERIUM* Huang & Yan, 1983
 Huaqintherium lintungense (Zhai, 1978)
 Genre *BUGTIRHINUS* Antoine & Welcomme, 2000
 Bugtirhinus praecursor Antoine & Welcomme, 2000

IMPLICATIONS BIOSTRATIGRAPHIQUES

Ce chapitre comporte plusieurs parties : tout d'abord, le cladogramme des Elasmotheriinae après révision taxinomique (Fig. 308) est replacé dans son contexte stratigraphique. Cela revient à construire l'arbre phylogénétique des Elasmotheriinae (Fig. 309). Puis, les *First Appearance Data* (FAD) des différentes formes impliquées sont comparées aux âges estimés des dichotomies correspondantes. Cette confrontation permet de déceler d'éventuelles lacunes stratigraphiques, synonymes de l'existence de lignées-fantômes.

ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE DES ELASMOTHERIINAE

L'arbre remplaçant les Elasmotheriinae – après révision taxinomique – dans leur cadre stratigraphique est illustré dans la Fig. 309. La monophylie d'*Hispanotherium matritense*, incertaine, n'est toutefois pas exclue.

La longueur des branches est estimée à partir du nombre d'apomorphies (synapomorphies, autapomorphies).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE DES ELASMOTHERIINAE : HYPOTHÈSES ET CONJECTURES

Toutes les analyses de parcimonie fondées sur l'ensemble des caractères anatomiques (p. 233-267 et 278-286) montrent l'étroite parenté entre *Diceratherium armatum* et les Elasmotheriini. D'après Prothero (1998 ; com. pers. 2000), *D. armatum* est connu dès l'Arikaréen inférieur dans les gisements nord-américains de « Monroe Creek » (28-25 Ma ; Oligocène supérieur). La différenciation des Elasmotheriinae (au sens de ce volume) est nécessairement antérieure à l'apparition de cette espèce : probablement au cours de l'Oligocène inférieur. La trifurcation impliquant les Rhinocerotinae, les Elasmotheriinae et *Protaceratherium minutum* est plus précoce encore. De plus, les nombreuses transformations exclusives à chacun de ces trois taxons tendent à indiquer qu'un laps de temps non négligeable s'est écoulé avant l'apparition de l'ancêtre hypothétique de tous les Elasmotheriinae.

Le groupe-frère des Elasmotheriina dans l'analyse est *Menoceras arikareense*. Ce taxon apparaît dans les archives paléontologiques nord-américaines à l'Arikaréen supérieur, il y a environ 20 Ma (Prothero 1998). Le gisement d'Agate Springs (Nebraska), d'où provient l'essentiel du matériel connu est un peu plus récent, 18,5 Ma (Prothero, com. pers. 2000). La dichotomie séparant les Elasmotheriina et *M. arikareense* est nécessairement antérieure à l'apparition de cette espèce, mais également aux deux dichotomies suivantes (nœuds 15 et 16 de l'arbre de référence, Fig. 288). Or *Bugtirhinus praecursor*, descendant du nœud 16, est décrit dans un niveau parallélisé avec la base du Burdigalien (20-19,5 Ma) dans les Collines Bugti (Antoine & Welcomme 2000). De nouveaux restes inédits attribués à cette forme et mis au jour dans la même région en 1999 proviennent même de niveaux plus anciens (très vraisemblablement aquitaniens ; Welcomme *et al.* 2001). De ce fait, la différenciation des Elasmotheriina remonte au moins au Miocène basal, sinon à l'Oligocène terminal. L'émergence des Elasmotheriini doit donc avoir eu lieu à l'Oligocène supérieur. En effet, comparé aux Elasmotheriina, *M. arikareense* est très divergent (vingt autapomorphies, dont cinq exclusives). De plus, des spécimens morphologiquement proches ont récemment été découverts associés à l'indricothère *Paraceratherium bugtiense*, toujours dans les Collines Bugti (Welcomme *et al.* 1999, 2001). Ils sont attribués à cf. *Menoceras* sp. Le gisement en question (« Chur Lando » de Forster-Cooper 1911) livre une faune d'âge Oligocène supérieur, avec *Anthracotherium*, *Paraentelodon* sp., *Lophiomeryx* sp., *Palaeohypsodontus* sp. (Welcomme *et al.* 1999, 2001). L'espèce *Menoceras zitteli* (Schlosser, 1902) du Miocène basal (MN 1-2) d'Allemagne et de Suisse (Heissig 1999) était à ce jour la seule représentante du genre en Eurasie.

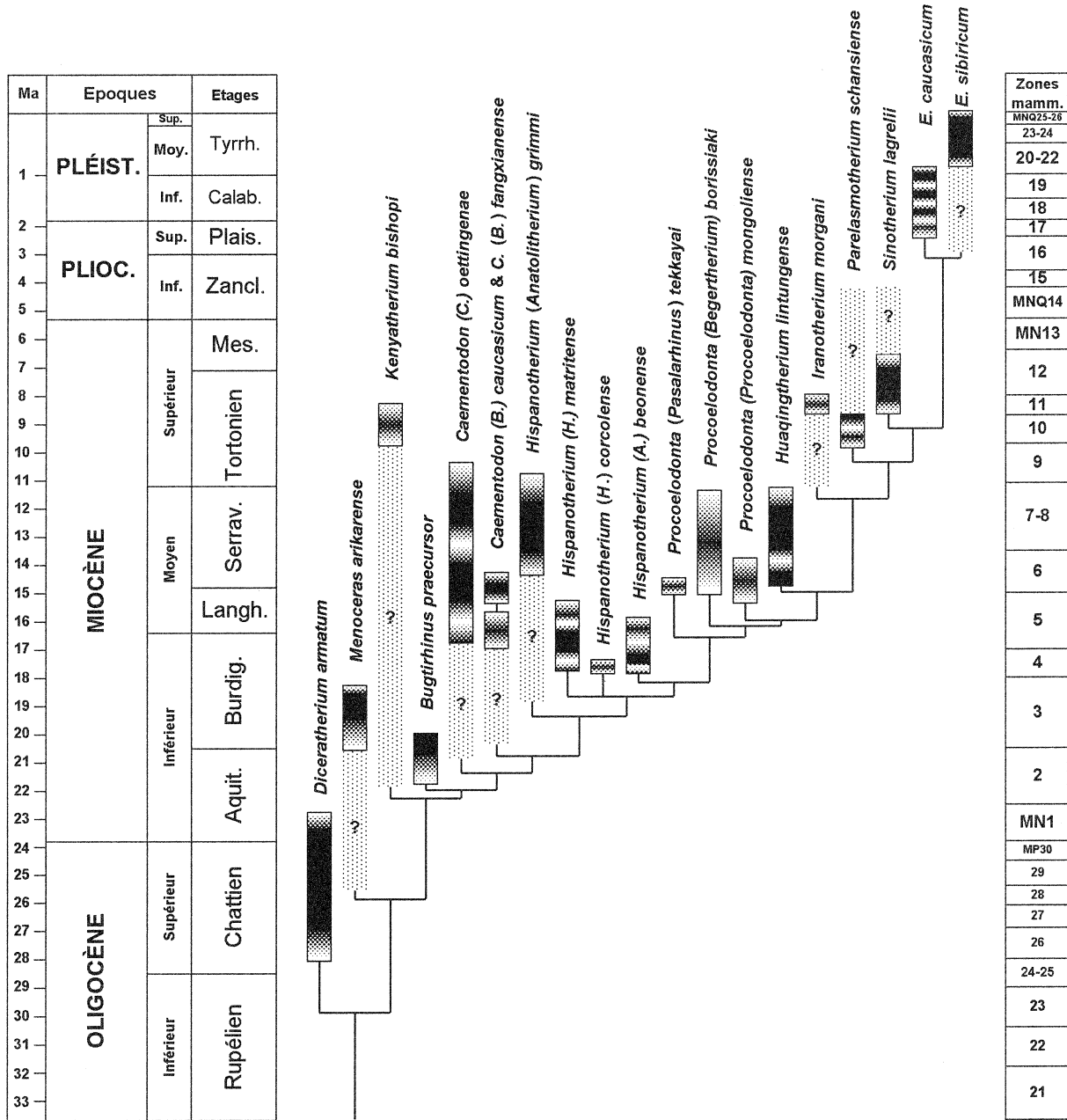


FIG. 309. Arbre phylogénétique des Elasmotheriinae, confrontant informations phylogénétiques et données stratigraphiques. Pour chaque taxon, les cartouches traduisent l'extension stratigraphique de l'hypodigme. La position stratigraphique de certains gisements est incertaine : dans les cartouches, l'âge le plus probable correspond aux aires en noir. Les aires en pointillé signalent l'existence vraisemblable d'une lignée-fantôme. Les extensions stratigraphiques sont déduites des âges des gisements listés dans le chapitre Matériel et méthodes. La correspondance des étages (4^{ème} colonne) avec les étages mammaliens est donnée dans le Tableau 1, en début de volume.

FIG. 309. Phylogenetic tree of the Elasmotheriinae, confronting phylogenetic information and stratigraphical data. For each taxon, the cartouches correspond to the stratigraphical range of the hypodigm. The stratigraphical position of some localities is uncertain: in the cartouches, the most probable age is coloured in black. The dotted areas mention the probable presence of a ghost lineage. The stratigraphical ranges are deduced from the ages of the localities listed in the chapter Material and Methods. The correspondence between the marine stages (4th column) with mammalian stages and units are given in the Table 1.

Faute de temps, ces deux « *Menoceras* » eurasiatiques n'ont pas été intégrés à l'analyse de parcimonie. Néanmoins, l'examen sommaire des articles relatifs à *M. zitteli* (Schlosser 1902 ; Heissig 1999) et des spécimens de cf. *Menoceras* sp. montre qu'il s'agit clairement d'Elasmotheriini. Une analyse à venir devrait permettre d'affiner leur position phylogénétique au sein de la tribu. Pour l'instant, on ne peut qu'envisager l'existence d'une lignée-fantôme menant à *M. arikarensis* à l'Oligocène supérieur et au Miocène basal (Fig. 309).

D'après la topologie du cladogramme de référence (Fig. 288) et de l'arbre phylogénétique (Fig. 309), *Kenyatherium bishopi* s'est différencié avant *Bugtirhinus praecursor*. Cependant, les arbres où les deux formes sont interverties – équivalents par ailleurs – ne coûtent que deux pas supplémentaires. On est bien proche d'une trifurcation qui résumerait les nœuds 15 (Elasmotheriina) et 16. Quelle que soit la séquence de branchement des deux taxons, la présence de *B. praecursor* dès le Miocène basal fait remonter les deux différenciations aux alentours de la limite Oligocène-Miocène. *K. bishopi* est le seul élasmothériiné africain décrit à ce jour (Aguirre & Guérin 1974). Ce taxon, associé à l'équidé *Hippotherium africanum*, n'est connu que dans le gisement beaucoup plus récent de Nakali. Cette localité a été parallélisée avec le Vallésien (Tassy 1986 ; Bernor *et al.* 1996b) ou même le Turolien (Made 1999) européens.

Deux hypothèses alternatives peuvent expliquer le remarquable hiatus stratigraphique qui sépare la date de différenciation de *K. bishopi*, ici estimée au Miocène basal, et l'observation effective des spécimens (Miocène supérieur) : une première hypothèse peut être émise, selon laquelle les deux dents ne suffisent pas à éclaircir les relations phylogénétiques de *K. bishopi*. La position basale de ce taxon n'est alors qu'un artefact inhérent à la méthode utilisée (analyse de parcimonie). Seule la découverte de nouveaux spécimens de *K. bishopi* dans le gisement-même de Nakali (ou ailleurs) peut donc permettre de statuer. Si l'on écarte cette éventualité, c'est au contraire dans les gisements plus anciens d'Afrique, de la péninsule arabique (Oman), voire du Moyen-Orient (Negev), qu'il faut chercher des restes similaires : on ne doit en effet la reconnaissance d'un élasmothériiné en Afrique qu'à la clairvoyance d'Aguirre & Guérin (1974). Des spécimens plus anciennement décrits n'ont peut être pas été déterminés comme tels, tant cela pouvait paraître invraisemblable. De fait, les rhinocerotidés du Miocène inférieur et moyen d'Afrique n'ont pas été révisés depuis Hooijer (1966, 1973). La révision des restes partiels et fragmentaires (rarement déterminés, comme les éléments postcrâniens) serait des plus utiles dans cette optique. Par exemple, de la même façon, le genre de proboscidiens réputé exclusivement eurasiatique *Choerolophodon*, et longtemps considéré comme du Miocène supérieur, n'a été décrit en Afrique qu'à l'occasion d'une révision des gomphothères (Tassy 1977).

La présence d'*Hispanotherium* évolués à Córcoles et à Pellicahus dès la première partie de la biozone MN 4 (Antoine *et al.* 2000a, 2000b) implique que *H. grimmi* et *a fortiori* les espèces du genre *Caementodon* soient apparues auparavant. Pourtant, les gisements ayant livré ces derniers taxons leur sont nettement postérieurs (Fig. 309). On peut donc prévoir la découverte de restes attribuables à *C. oettingenae*, *C. fangxianense*, *C. caasicum* et *H. grimmi* dans le Miocène inférieur d'Asie (Pakistan, Chine, Caucase, Anatolie et régions avoisinantes), comme nous le verrons dans le chapitre suivant (Fig. 311A). Les gisements parallélisés avec les zones MN 3 et 4 y sont à ce jour très rares ou inconnus. Ici *C. fangxianense* est considéré comme l'espèce-souche de *C. caasicum*, ce que les attributions stratigraphiques respectives – MN 5 et base MN 6 – des gisements d'Erlanggang (Yan 1979 ; Qiu 1990) et de Belometschetskaya (Gabunia 1981) ne contredisent pas. On aurait donc ici une évolution anagénétique (la seule mise en évidence dans l'analyse).

Les *Hispanotherium* d'Europe occidentale sont contemporains (MN 4-5). Leur grande divergence morphologique est en partie expliquée par la bonne connaissance de leur morphologie, contrairement à la plupart des élasmothériinés.

Les espèces du genre *Procoelodonta* sont au contraire peu différenciées (le matériel est rare et restreint à un ou deux gisements), mais les nombreuses synapomorphies acquises au nœud 23 tendent à indiquer qu'un certain laps de temps s'est écoulé depuis la dichotomie précédente (différenciation de *H. beonense*). Tout comme les *Hispanotherium* d'Europe occidentale, les *Procoelodonta* sont probablement contemporains : Pasalar, le seul gisement ayant livré *P. tekkayai* (Heissig 1974 ; Fortelius 1990) est parallélisé avec la localité de Sansan, au début de la MN 6 européenne, ou peut-être plus ancien

(Heissig 1999 ; Sen, com. pers. 2000 ; Saraç, com. pers. 2001). Le gisement-type de *P. mongoliense* (Loh) est très mal daté (Osborn 1924 ; Cerdeño 1996), mais la présence associée du mastodonte peu évolué « *Serridentinus mongoliense* Osborn 1924 », morphologiquement proche de *Gomphotherium browni*, laisse supposer un âge Miocène inférieur ou moyen (Tassy 1985, com. pers. 2000). Un deuxième spécimen inédit a récemment été attribué à *P. mongoliense* (cf. chapitre Matériel et méthodes ; Antoine 2002). Il provient du gisement de Tongxin (Chine), gisement de référence de la NMU 6 (« *Neogene Mammal Faunal Unit* »), lui aussi subcontemporain de Sansan (Qiu *et al.* 1999). *P. borissiaki* n'apporte quant à lui aucune information biostratigraphique, puisque Beger Nur, le seul gisement qui a livré ce taxon, est « Miocène moyen indéterminé » pour Beliajeva (1971). L'émergence du genre *Procoelodonta* est probablement intervenue au début du Miocène moyen (16-15 Ma).

L'extension stratigraphique de *Huaqingtherium lintungense* (Zhai 1978), beaucoup mieux cernée, couvre l'équivalent des MN 6 à 8 d'Europe (NMU 6 et 7) en Chine (Qiu *et al.* 1999). Cette répartition conforte l'estimation relative à l'apparition du genre *Procoelodonta*.

Selon toute évidence, la dichotomie suivante est nettement postérieure : quinze synapomorphies apparaissent sans ambiguïté au nœud 28 (Figs 306, 307) alors que le matériel attribué à *Iranotherium morgani* est loin d'être abondant (p. 51-53). Cependant, la répartition stratigraphique de *Parelasmotherium schansiense* est limitée au Baodéen inférieur (NMU 8-9), équivalent du Vallésien pour Qiu *et al.* (1999). La différenciation de *P. schansiense* (Fig. 309) étant elle-même postérieure à celle d'*I. morgani*, on peut estimer que cette dernière a eu lieu à la toute fin du Miocène moyen. *I. morgani* n'est connu qu'à Maragha (Iran), dans les niveaux moyens attribués au début du Turolien (Miocène terminal, MN 11) par Bernor (1986) et Bernor *et al.* (1996a). Cette espèce est morphologiquement divergente malgré sa faible représentation. L'émergence d'*I. morgani* est donc bien antérieure à sa reconnaissance. Tout indique donc la présence d'une lignée-fantôme menant à *I. morgani*, pendant le Vallésien quelque part en Asie.

Ensuite, il n'y a pas de contradiction dans les extensions stratigraphiques de *P. schansiense* (Baodéen inférieur) et de *Sinotherium lagrelii* (Baodéen supérieur) dans le Miocène supérieur de Chine. En revanche, un important hiatus stratigraphique est observé entre l'apparition de *S. lagrelii*, elle-même postérieure à celle de son ancêtre hypothétique, et les gisements les plus anciens ayant livré *Elasmotherium*. La particularité morphologique de ce genre (dix synapomorphies non ambiguës), même en comparaison avec *S. lagrelii*, est un bon argument pour situer la spéciation *E. caucasicum* / *E. sibiricum* vers le milieu du Pliocène. Les deux espèces du genre *Elasmotherium* sont au contraire très proches l'une de l'autre (en tout cas pour les caractères contrôlés chez les deux formes). Si l'on admet une telle cladogénèse – ce que les deux autapomorphies de part et d'autre soulignent –, *E. sibiricum* devrait apparaître en même temps qu'*E. caucasicum*, c'est-à-dire dès la base du Villafranchien. Leur statut de « chronoespèces » serait alors abandonné. À ce titre, on peut d'ailleurs penser que certains des nombreux restes isolés rapportés à *E. sibiricum* depuis près de deux siècles ont seulement été attribués au Pléistocène supérieur en raison de leur appartenance systématique.

En résumé, la confrontation des relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriina et des données stratigraphiques permet d'envisager l'existence de lignées fantômes : chez certains taxons, il existe un net diachronisme entre l'âge estimé de la dichotomie et la reconnaissance des spécimens. La présence hypothétique d'un élasmothériin primitif, étroitement apparenté à *Kenyatherium bishopi*, est ainsi à prévoir en Afrique ou à proximité dès le Miocène inférieur. L'extension stratigraphique actuelle de plusieurs autres formes (*Caementodon*, *Hispanotherium grimmi*, *Iranotherium morgani* et *Elasmotherium sibiricum*) semble elle aussi tronquée à la base. L'absence de gisements d'âges correspondants dans les régions concernées est tenu pour responsable de ces hiatus.

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DES ELASMOTHERIINA

À partir de la trame chronostratigraphique définie au chapitre précédent, les principaux traits de l'évolution morphologique des Elasmotheriina peuvent être récapitulés et leur intérêt biostratigraphique des Elasmotheriina discuté.

Une fois les âges des dichotomies estimés (Fig. 309), il suffit en effet de replacer les transformations anatomiques correspondantes (Tableau 15) pour retracer le cours de l'évolution morphologique des Elasmotheriina. Dans cette partie, la part belle est faite aux caractères les plus fiables : les synapomorphies, les autapomorphies non homoplastiques et les réversions uniques dans l'analyse excluant les Rhinocerotini (Tableau 14). D'autres caractéristiques non incluses à l'analyse, comme les dimensions générales, sont également discutées.

MIOCÈNE INFÉRIEUR

Le Miocène basal marque l'apparition des Elasmotheriina dans le registre fossile (Fig. 309). Cette première radiation évolutive n'est pas flagrante : des trois formes potentiellement présentes dès cette époque, seul *Bugtirhinus praecursor* est effectivement connu dans des niveaux aquitaniens (Antoine & Welcomme 2000).

On connaît assez peu de restes des premiers Elasmotheriina : deux dents pour *Kenyatherium bishopi* (Aguirre & Guérin, 1974), une trentaine d'éléments dentaires et postcrâniens pour *Bugtirhinus praecursor* (Antoine & Welcomme, 2000) et *Caementodon oettingenae* (Heissig, 1972), une rangée dentaire incomplète pour *C. fangxianense* (Yan, 1979).

Leur allure générale peut cependant être déduite des caractéristiques de *Diceratherium armatum*, *Menoceras arikarense* et des Elasmotheriina proches dont les éléments sont mieux représentés (*C. caucasicum*, *Hispanotherium grimmi*) : les Elasmotheriina les plus primitifs sont des rhinocérotidés de petite taille (autour d'un mètre au garrot). Le crâne est allongé, avec un profil dorsal concave et la face occipitale verticale. Les nasaux sont peut-être munis de cornes paires - comme *Diceratherium* et *Menoceras*, ou d'une petite corne médiane à leur extrémité, résultant probablement de la fusion des cornes paires, comme *Procoelodonta*. La denture est très particulière : du cément recouvre les murailles externes et remplit les vallées dentaires. I¹ a une section en demi-lune. La postfossette est large sur les prémolaires supérieures, sur les molaires supérieures, l'antécrochet est toujours présent et l'étranglement du protocône accentué. Les cingulums labiaux et linguaux commencent à s'atténuer. La série jugale inférieure est limitée à six dents (P₂-M₃), avec un trigonide en dièdre aigu et un sillon de l'ectolophide profond. Les membres sont graciles, avec une main tridactyle. La face proximale du Mc IV est triangulaire et la section transversale du naviculaire rectangulaire. Ce sont de bons coureurs, dont le succès adaptatif tient peut-être à l'ouverture relative des milieux (voir Implications paléobiogéographiques). L'articulation cubitus/semi-lunaire, absente jusqu'alors, apparaît chez *C. oettingenae*.

La deuxième partie du Miocène inférieur est marquée par une diversification des Elasmotheriina bien plus ostensible : cinq espèces sont susceptibles d'apparaître au Burdigalien (Fig. 309). Quatre sont observées dans des niveaux correspondants ; seul *Hispanotherium grimmi* est pour l'instant inconnu au Miocène inférieur.

La morphologie des Elasmotheriina ne varie cependant pas beaucoup au cours du Burdigalien – quelques transformations de détail seulement sont décelées. Dès la base de l'étage, la facette pour le magnum devient plane antéropostérieurement sur le scaphoïde. Une étape est ensuite franchie avec l'apparition simultanée de plusieurs caractères : l'hypocône individualisé sur M¹, le bord médial de la diaphyse concave sur le radius, la facette pour le trapèze petite sur le scaphoïde

et les reliefs intermédiaires bas et mousses sur les métapodes. L'accroissement des dimensions générales, sensible par rapport aux formes aquitaniennes, n'a aucune influence sur la gracilité des membres (Antoine & Welcomme 2000). À ce titre, *Hispanotherium (A.) beonense*, qui est à la fois le plus grand et le plus robuste des Elasmotheriina primitifs, est une exception : certains adultes peuvent même dépasser 1,70 m au garrot (Antoine 1999 ; Antoine *et al.* 2000a).

MIOCÈNE MOYEN

La diversité des élasmothériinés est maximale au Miocène moyen : pas moins de dix espèces sont potentiellement recensées, à différents stades évolutifs (Fig. 309). Ainsi, les Elasmotheriina « peu évolués » (*Procoelodonta*, *Huaqingtherium*) et évolués (*Iranotherium*) émergent tandis que subsistent certains Elasmotheriina primitifs (*Caementodon*, *Hispanotherium*). Les dimensions générales augmentent toujours.

Dès la base du Miocène moyen et à l'image des espèces du genre *Procoelodonta*, les Elasmotheriina qui apparaissent sont caractérisés par l'absence systématique de cingulum lingual sur les molaires supérieures et l'étranglement de l'entoconide sur les molaires de lait inférieures. Puis, l'extrémité des nasaux s'élargit, la corne nasale se renforce, l'orbite est projetée latéralement, alors que la quantité de ciment augmente sur les dents jugales (*Huaqingtherium* et *Iranotherium*). Cependant, certains Elasmotheriina primitifs (*Caementodon*, *Hispanotherium*), notamment présents en Anatolie et au Pakistan (Heissig 1972, 1974a) conservent des caractéristiques morphologiques acquises au Miocène inférieur, notamment des nasaux étroits, des cingulums fréquents.

Plusieurs transformations anatomiques majeures simultanées sont observées, qui distinguent nettement les Elasmotheriina évolués des autres représentants du groupe. Ces modifications interviennent très certainement à la fin du Miocène moyen. Il est toutefois possible qu'elles aient lieu à la base du Miocène supérieur. Le crâne subit de nombreuses déformations, puisque le segment dentaire est désormais restreint à la moitié antérieure du crâne, le bord antérieur de l'orbite recule au niveau de M³, la corne nasale se développe encore, les nasaux ne sont plus scindés que rostralement et le processus posttympanique atteint des proportions gigantesques. Plusieurs caractéristiques dentaires assoient également la particularité des Elasmotheriina évolués : des replis d'émail et l'hypsodontie partielle apparaissent sur les dents jugales, ainsi que la cristella sur les molaires supérieures, tandis que le pli du métacône disparaît sur M¹⁻². Les facettes Cc2 et Cc3, jusqu'alors fusionnées, se séparent sur l'astragale.

MIOCÈNE SUPÉRIEUR

Le groupe se raréfie au Miocène supérieur avec quatre formes connues, dont deux provenant de lignées-fantômes (Fig. 309). Le contraste morphologique est particulièrement marqué entre les formes concernées : *Iranotherium morgani*, *Parelasmotherium schansiense* et *S. lagrelii* sont ainsi contemporains de *Kenyatherium bishopi*, qui s'est probablement différencié au Miocène basal !

Quatre innovations morphologiques uniques interviennent au début du Miocène supérieur : l'ossification partielle de la cloison nasale apparaît en même temps que la fusion totale des nasaux (peut-être pour soutenir l'énorme corne nasale). Le protocône de M³ se digite et s'allonge lingualement. Vers le milieu du Miocène supérieur, les innovations morphologiques initiées au Miocène moyen se poursuivent : les replis d'émail se multiplient et les dents deviennent subhypsodontes. En même temps, les dimensions corporelles atteignent un maximum. Elles auront plus que doublé depuis le début du Miocène (vraisemblablement près de 2,50 m au garrot pour *S. lagrelii*).

Une remarque peut être faite quant aux dimensions relatives : parmi ce que j'appelle les Elasmotheriina primitifs, *K. bishopi* est le plus grand par les dimensions dentaires. C'est aussi celui dont les restes sont les plus récents (Miocène supérieur). Une hypothèse peut être avancée : chez les Elasmotheriina, les dimensions générales ne cessent d'augmenter au cours du Miocène, pour culminer du Miocène terminal au Villafranchien avec *Sinotherium lagrelii* et *Elasmotherium caucasicum*. Seul, le Pléistocène voit réduire les dimensions du dernier représentant du groupe (*E. sibiricum*). L'accroissement de taille au fil du temps apparaît comme une tendance générale liée aux conditions environnementales. Une telle

tendance est observée au sein des espèces (*Hispanotherium grimmii* et *Huaqingtherium lintungense*), mais elle caractérise aussi des groupes entiers, comme les hyracodontes, les proboscidiens, les ruminants et les primates. Il semble donc logique qu'un élasmothériiné du Miocène supérieur, quoique primitif par certains côtés, possède des dimensions supérieures à celles des formes du Miocène inférieur (notamment les petits *Bugtirhinus* et *Caementodon*).

PLIOCÈNE ET PLÉISTOCÈNE

La raréfaction du groupe se confirme ensuite, puisqu'une seule espèce – *Sinootherium* sp. de Pavlodar (Bayshashov 1986) – est rapportée au Pliocène inférieur. Toutefois, ce gisement date peut-être du Miocène terminal (Werdelin & Solounias 1996). Dans ce cas, il n'y aurait aucun reste d'élasmothériiné rusciniens décrit à ce jour (voir Matériel et méthodes).

La différenciation des espèces du genre *Elasmotherium* est putativement attribuée à la fin du Pliocène inférieur. Elle correspond à l'acquisition de plusieurs caractères exclusifs, comme la base du *corpus mandibulae* très convexe, les replis d'émail exacerbés et l'hypsodontie pleinement réalisée sur les dents jugales, la perte de P² et de P₂ et du pli du paracône sur M¹⁻².

L'apparent diachronisme qui est observé entre *E. causicum* (Villafranchien) et *E. sibiricum* (Pléistocène moyen et supérieur) est probablement un artefact, déjà discuté dans le paragraphe précédent (Extension stratigraphique des Elasmotheriinae).

L'absence de matériel crânien significatif et la rareté des éléments du squelette postcrânien attribués à *Sinootherium lagrelii* et à *E. causicum* empêchent d'avoir une idée précise de la chronologie des transformations les plus remarquables attestées chez *E. sibiricum* : corne frontale formidablement développée, corne nasale absente, nasal étroit, cloison nasale totalement ossifiée.

Ainsi, la date d'apparition de la corne frontale et les mécanismes conduisant à cette acquisition sont-ils inconnus. S'est-elle formée par le recul de la corne nasale, comme le soutiennent Fortelius & Heissig (1989) ? Malheureusement, on ne connaît pas de morphologie « intermédiaire » entre la corne nasale terminale d'*Iranotherium morgani* et de *Parelasmotherium schansiense* et la corne frontale gigantesque d'*E. sibiricum* et du problématique « *Xiqintherium xunyiensis* Guan, Zhang & Zhang, 1999 » (voir Matériel et méthodes). Une autre hypothèse peut être avancée, qui consiste en une disparition (corne nasale) et une apparition (corne frontale) indépendantes, quoiqu'éventuellement corrélées. Le mystère persistera jusqu'à la découverte d'un crâne d'*E. causicum*, ou de *S. lagrelii* ou de toute autre forme nouvelle étroitement apparentée à ces espèces.

CONCLUSION

Interpréter les transformations anatomiques observées chez les Elasmotheriina en terme de biostratigraphie s'avère délicat, puisque pour les caractères contrôlés, une seule spéciation anagénétique est envisagée (*C. (B.) fangxianense* → *C. (B.) causicum*). Dans tous les autres cas, il s'agit de cladogénèses : une forme primitive à grande extension stratigraphique peut donc être contemporaine de formes plus évoluées. C'est notamment le cas pour le Miocène moyen, pendant lequel se côtoient des Elasmotheriina primitifs, et plus ou moins évolués.

Un autre problème est soulevé par l'existence de plusieurs lignées-fantômes (Fig. 309). L'exemple de *Kenyatherium bishopi* est à ce titre particulièrement frappant : en admettant que sa position phylogénétique soit le reflet de la réalité, la morphologie générale de ce taxon – hypothétique, puisqu'on ne connaît que deux dents – est celle d'un élasmothériiné très primitif. En l'absence de faune associée, on aurait plutôt tendance à attribuer de tels restes au Miocène inférieur. Or le gisement de Nakali est nécessairement Miocène supérieur, comme l'indique la présence d'*Hippotherium africanum* (Aguirre & Guérin 1974 ; Tassy 1986 ; Bernor *et al.* 1996b).

Un danger similaire existe lorsque des fossiles sont étudiés en dehors de tout contrôle stratigraphique. C'est notamment le cas pour certains spécimens provenant de Chine et achetés dans des boutiques ou sur les marchés parallèles (*Parelasmotherium schansiense* et *Sinootherium lagrelii* de l'AMNH ; « *Sinootherium simplum* » et *Elasmotherium* de l'IVPP).

TABLEAU 15. Évolution morphologique des Elasmotheriina. Les âges supposés des transformations anatomiques sont ceux des dichotomies (« node based »). Seuls les caractères « fiables » – c'est-à-dire non ambigus et peu ou pas homoplastiques — ont été sélectionnés.

TABLE 15. Morphological evolution of the Elasmotheriina. The hypothetical ages of the anatomical transformations are those of the dichotomies ("node based"). Only the "relevant" characters – i.e. unambiguous and non-homoplastic or weakly homoplastic — were selected.

ÉPOQUE		Caractères acquis	Nœud
PLÉISTOCÈNE			
PLIOCÈNE	PLAISANCIEN		
	ZANCLÉEN	Base du <i>corpus mandibulae</i> très convexe Replis d'émail exacerbés Hypsodontie réalisée P ² absente Pli du paracône absent sur M ^{1,2} P ₂ absente	Nœud 31 Nœud 31 Nœud 31 Nœud 31 Nœud 31 Nœud 31
MIOCÈNE SUPERIEUR	MESSINIEN		
	TORTONIEN	Replis d'émail développés Dents subhypsodontes Cloison nasale partiellement ossifiée Fusion totale des nasaux Protocône digité sur M ³ Protolophe allongé sagittalement sur M ³	Nœud 30 Nœud 30 Nœud 29 Nœud 29 Nœud 29 Nœud 29
MIOCÈNE MOYEN	SERRAVALLIEN	Segment dentaire restreint à la moitié antérieure du crâne Bord antérieur de l'orbite qui surplombe M ³ Nasaux scindés seulement dans leur partie rostrale Processus posttympanique gigantesque Replis d'émail naissants Hypsodontie partielle Cristella présente sur les molaires supérieures Pli du métacône absent sur les molaires supérieures Facettes Cc 2 et Cc 3 séparées sur l'astragale	Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28 Nœud 28
	LANGHIEN	Extrémité des nasaux large Corne nasale développée Projection latérale de l'orbite Cément abondant dans les dents jugales Cingulum lingual toujours absent sur les molaires supérieures Entoconide étranglé sur les dents de lait inférieures	Nœud 26 Nœud 26 Nœud 26 Nœud 26 Nœud 23 Nœud 23
MIOCÈNE INFÉRIEUR	BURDIGALIEN	Hypocône individualisé sur M ¹ Bord médial de la diaphyse concave sur le radius Facette pour le trapèze petite sur le scaphoïde Reliefs intermédiaires bas et mousses sur les métapodes Facette pour le magnum plane sur le scaphoïde	Nœud 20 Nœud 20 Nœud 20 Nœud 20 Nœud 18
	AQUITANIEN	Cubitus et semi-lunaire articulés Postfossette large sur les prémolaires supérieures Etranglement du protocône puissant (molaires supérieures)	Nœud 17 Nœud 15 Nœud 15

IMPLICATIONS PALÉOBIOGÉOGRAPHIQUES ET PALÉOÉCOLOGIQUES

LA DISPERSION DES ELASMOTHERIINA

Les Elasmotheriinae sont représentés aussi bien en Eurasie et en Afrique qu'en Amérique du Nord (voir « Matériel et méthodes »). Leur différenciation a probablement eu lieu au cours de l'Oligocène inférieur – environ 30 Ma – (voir « Implications biostratigraphiques »). Depuis lors, les trois masses continentales (Amérique du Nord, Eurasie, Afrique) ont été reliées à plusieurs reprises. Ces connexions intercontinentales trouvent leur origine dans la tectonique globale, les variations relatives du niveau des océans (eustatisme), les changements climatiques et environnementaux ; tous ces facteurs sont intimement liés. La présence des Elasmotheriinae dans les trois régions résulte de ces phénomènes.

Les Elasmotheriina ne sont connus que dans l'Ancien Monde (Eurasie et Afrique), mais leurs plus proches parents au sein des Elasmotheriinae traités dans l'analyse (*Menoceras arikareense* et *Diceratherium armatum*) ne sont en revanche représentés qu'en Amérique du Nord.

DISPERSION DES PREMIERS ÉLASMOTHÉRIINÉS – OLIGOCÈNE / MIOCÈNE BASAL

À partir de l'arbre de référence (Fig. 288), trois scénarios alternatifs peuvent être envisagés pour expliquer les différentes phases de dispersion des premiers élasmothériinés, au cours de l'Oligocène et du Miocène basal (Fig. 310) :

Les Elasmotheriinae sont d'origine américaine et leur aire de répartition est restreinte à l'Amérique du Nord pendant la majeure partie de l'Oligocène (Fig. 310A). La dispersion vers l'Eurasie n'intervient qu'après la différenciation *M. arikareense* / Elasmotheriina, c'est-à-dire au cours de l'Oligocène supérieur. Des trois scénarios, celui-ci est le plus parcimonieux en termes d'échanges fauniques Eurasie/Amérique du Nord : une seule phase de dispersion Amérique du Nord → Eurasie est nécessaire. Les premiers Elasmotheriini dans le registre fossile sont cf. *Menoceras* sp. [Oligocène supérieur des Collines Bugti au Pakistan (Welcomme *et al.* 1999, 2001)] et *Menoceras zitteli* [Miocène basal d'Europe occidentale (Heissig 1999)]. *M. arikareense* apparaît également au Miocène basal en Amérique du Nord (Prothero 1998). Si l'on admet un tel scénario, le hiatus temporel est net entre la différenciation de *M. arikareense*, préluant la dispersion d'une forme proche vers l'Eurasie à l'Oligocène supérieur, et l'apparition effective de *M. arikareense* en Amérique du Nord au Miocène basal. On devrait donc pouvoir retrouver des Elasmotheriini dès l'Oligocène supérieur en Amérique du Nord. Ce n'est pour l'instant pas le cas, puisque le genre *Diceratherium* est le seul rhinocérotidé américain pendant cette période (voir Prothero 1998).

Le groupe des Elasmotheriinae est également d'origine américaine (Fig. 310B), mais la dispersion vers l'Eurasie s'opère plus tôt : après la différenciation *Diceratherium armatum* / Elasmotheriini (Oligocène inférieur). Une deuxième phase de dispersion a lieu, dans l'autre sens cette fois, avec *M. arikareense* ou une forme affine qui gagne l'Amérique du Nord vers la limite Oligocène-Miocène. Les lacunes stratigraphiques sont alors minimisées, tant en Eurasie (cf. *Menoceras* sp., Oligocène supérieur) qu'en Amérique du Nord (*M. arikareense*, Miocène basal). Suivant cette hypothèse, on devrait en principe retrouver des restes d'Elasmotheriinae dès l'Oligocène inférieur en Eurasie. Ce scénario est cependant moins simple que le premier en ce qui concerne les échanges fauniques, puisqu'il nécessite deux phases de dispersion

successives : Amérique du Nord → Eurasie (Oligocène inférieur) et Eurasie → Amérique du Nord (Oligocène terminal/Miocène basal).

La résolution de la séquence de branchement des taxons (*M. arikarensis*, cf. *Menoceras* sp., *M. zitteli*, Elasmotheriina) permettrait certainement d'abandonner l'une des deux hypothèses.

Le groupe (Elasmotheriinae) est d'origine eurasiatique (Fig. 310C). Il est présent en Eurasie dès l'Oligocène basal ; deux phases de dispersion successives permettent à *D. armatum* et à *M. arikarensis* ou à des formes proches encore inconnues de gagner l'Amérique du Nord, respectivement à l'Oligocène inférieur et terminal. Comme dans le scénario précédent, deux dispersions sont nécessaires, toutes deux dans le sens Eurasie → Amérique du Nord. Le groupe-frère des Elasmotheriinae ainsi que les premiers Elasmotheriinae doivent être présents dans des gisements de l'Oligocène inférieur d'Eurasie.

La solution est probablement dans la recherche du groupe-frère des Elasmotheriinae (au sens de ce volume) et des taxons étroitement apparentés : s'agit-il de formes américaines ou de formes (eur)asiatiques ? La question reste ouverte, d'autant que les Rhinocerotidae sont connus tant en Amérique du Nord qu'en Eurasie dès l'Eocène moyen (voir McKenna & Bell 1997 ; Prothero 1998). Selon Stucky (1992), la dernière connexion continentale directe entre l'Amérique du Nord et l'Europe au Tertiaire date de l'Eocène inférieur (isthme nord-atlantique) : toutes les phases de dispersion ont ensuite eu lieu via l'Asie. Les connexions entre l'Amérique du Nord et l'Asie sont en effet récurrentes pendant tout le Paléogène (*ibid.*).

Tedford *et al.* (1987) et Dawson (1999) considèrent que *Diceratherium* et *Menoceras* sont des migrants eurasiatiques, voire européens (Hypothèse 3, Fig. 310C). Heissig (1989 : 405-407) estime que ces deux rhinocérotidés sont d'origine américaine, certaines populations ayant ponctuellement gagné l'Europe (Hypothèse 1, Fig. 310A). Selon Prothero (1998), *Diceratherium* descendrait de *Subhyracodon*, rhinocérotidé exclusivement américain connu dès l'Eocène supérieur, tandis que *Menoceras* serait un migrant européen (Hypothèse 2, Fig. 310B).

Quoi qu'il en soit de l'origine des Elasmotheriinae (Amérique du Nord ou Eurasie), la différenciation des Elasmotheriinae et les positions relatives de *Kenyatherium bishopi* et de *Bugtirhinus praecursor* parmi les Elasmotheriina ne sont pas solidement établies (voir chapitres précédents). Cependant la dispersion des Elasmotheriina vers l'Afrique passe nécessairement par l'Eurasie : aucun contact direct n'a jamais existé au Cénozoïque entre l'Amérique du Nord et l'Afrique. Le groupe-frère des Elasmotheriina (au sens de ce volume) est donc à rechercher en Eurasie. *Menoceras zitteli* et cf. *Menoceras* sp. des Collines Bugti sont à ce titre de bons candidats.

UN ÉLASMOTHÉRIINÉ EN AFRIQUE — MIOCÈNE INFÉRIEUR (?) / MIOCÈNE SUPÉRIEUR

Les Elasmotheriina – au sens de ce volume – sont essentiellement eurasiatiques. Cependant, deux dents du gisement de Nakali (Kenya, Miocène supérieur) ont été rapportées à un « iranothériiné » (*i.e.* élasmothériiné primitif) par Aguirre & Guérin (1974), sous le nom de *Kenyatherium bishopi*. Les affinités de ce taxon n'avaient jusqu'à présent jamais été élucidées, la grande majorité des auteurs considérant le matériel disponible comme étant insuffisant pour statuer (Antunes & Ginsburg 1983 ; Fortelius & Heissig 1989 ; Cerdeño 1989, 1995).

Le gisement de Nakali a également livré des restes de l'équidé *Hippotherium africanum* (Aguirre et Guérin 1974). Les équidés du groupe *Hipparion* sont des migrants d'origine américaine, qui ont gagné l'Eurasie puis l'Afrique à la base du Miocène supérieur (Vallésien européen), il y a environ 11 Ma (Sen 1990 ; Made 1999 ; Mein 1999). Il serait tentant de corréler l'arrivée de *Hippotherium* en Afrique, preuve d'une connexion avec l'Eurasie, à celle d'un élasmothériiné. Cependant, si les différentes analyses effectuées dans ce volume confirment l'appartenance de *K. bishopi* aux Elasmotheriina, elles montrent aussi que ce taxon occupe une position très basale dans la sous-tribu (p. 233-267 et 278-286). La différenciation de *K. bishopi* est nécessairement antérieure à celles des autres Elasmotheriina, à l'exception peut-être de *Bugtirhinus praecursor* (voir chapitres précédents). De ce fait et en l'état actuel des connaissances, je considère que les différenciations

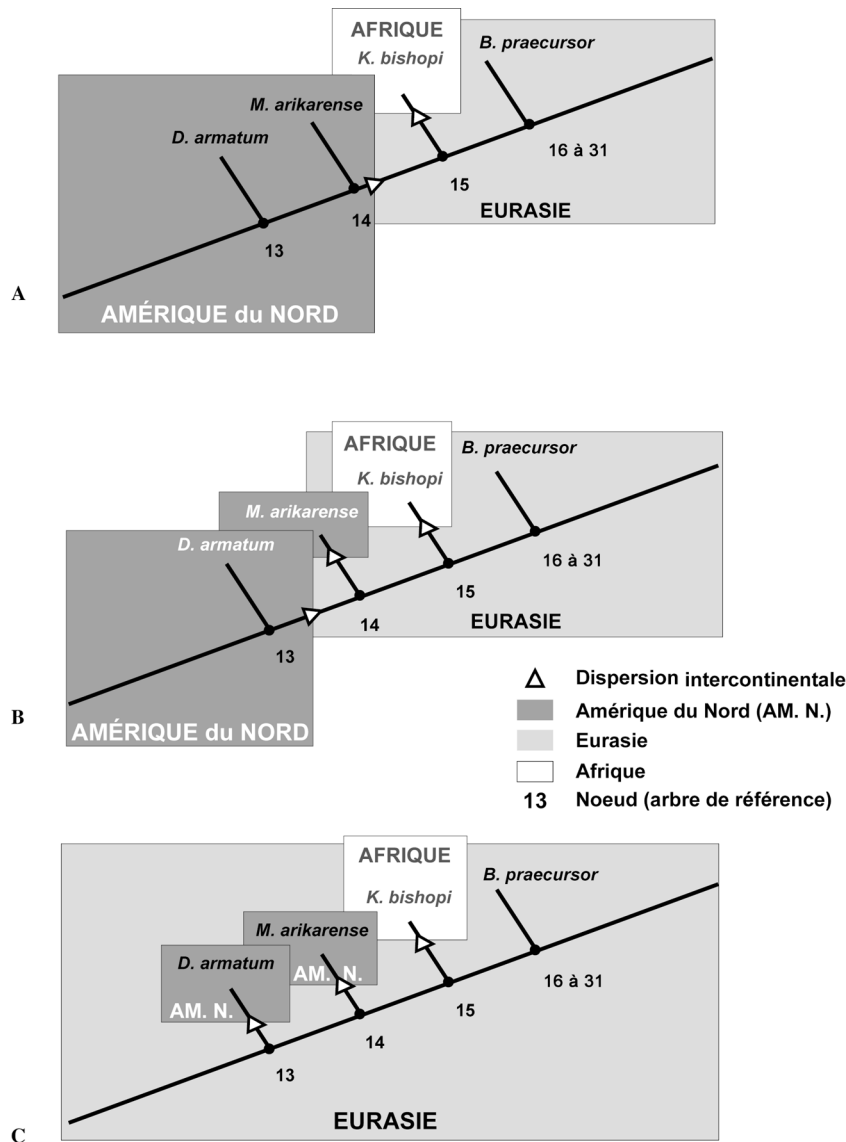


FIG. 310. Trois scénarios alternatifs pour la dispersion des premiers Elasmotheriinae (Eurasie/Amérique du Nord/Afrique) à l'Oligocène et au Miocène basal. A : Origine américaine ; dispersion vers l'Eurasie après la différenciation *Menoceras arikarensis* / *Elasmotheriina* (Oligocène terminal). C'est l'hypothèse la plus parcimonieuse en termes d'échanges fauniques ; B : Origine américaine ; dispersion vers l'Eurasie après la différenciation *Diceratherium armatum* / *Elasmotheriini* (Oligocène supérieur), puis dispersion vers l'Amérique du Nord après la dichotomie *Menoceras arikarensis* / *Elasmotheriina* (Oligocène terminal) ; C : Origine eurasiatique ; deux phases de dispersion successives vers l'Amérique du Nord, après les différenciations *Diceratherium armatum* / *Elasmotheriini* (Oligocène supérieur) et *Menoceras arikarensis* / *Elasmotheriina* (Oligocène terminal). Les deux derniers scénarios minimisent les lacunes stratigraphiques, mais nécessitent deux phases de dispersion. Dans les trois hypothèses, la dispersion de certains Elasmotheriina vers l'Afrique s'effectue depuis l'Eurasie, probablement à partir du sous-continent indien et par l'intermédiaire de la plaque anatolienne.

FIG. 310. Three alternative scenarii for the dispersion of the first Elasmotheriinae (Eurasia/North America/Africa) in Oligocene and earliest Miocene. A: North American origin; dispersal toward Eurasia after the *Menoceras arikarensis* / *Elasmotheriina* differentiation (latest Oligocene). This is the most parsimonious hypothesis for faunal exchanges; B: North American origin; dispersal toward Eurasia after the *Diceratherium armatum* / *Elasmotheriini* differentiation (late Oligocene), then dispersal toward North America after the *Menoceras arikarensis* / *Elasmotheriina* dichotomy (latest Oligocene); C: Eurasian origin; two successive dispersals toward North America, after the *Diceratherium armatum* / *Elasmotheriini* (late Oligocene) and the *Menoceras arikarensis* / *Elasmotheriina* (latest Oligocene) differentiations. The two last scenarii minimize the stratigraphical gaps, but need two dispersal events. In the three hypotheses, the dispersal of some Elasmotheriina toward Africa takes place from Eurasia, probably from the Indian subcontinent and via the Anatolian Plate.

de *K. bishopi* et de *B. praecursor* sont subcontemporaines. Elles ont vraisemblablement lieu au Miocène basal (p. 317). Les échanges fauniques majeurs qui interviennent entre l'Afrique et l'Eurasie à cette époque-là doivent leur origine à la collision entre les plaques Eurasie et Afrique, par l'intermédiaire des plaques Arabie et Anatolie. Cet événement est connu sous le nom de *Proboscidean Datum Event*, locution due à Madden & Van Couvering (1976) : en l'état actuel de nos connaissances, les proboscidiens sont restreints à l'Afrique pendant le Paléogène et ce n'est qu'au Miocène inférieur que certains représentants du groupe (mastodontes, dinothères) gagnent l'Eurasie. De nombreux autres groupes fauniques profitent également du contact entre l'Afrique et l'Eurasie. Certains, d'origine eurasiatique, gagnent l'Afrique (rhinocerotidés, chalicothères, tragulidés, suidés). D'autres, d'origine africaine, se dispersent au contraire en Eurasie (hyracoïdes, créodontes). Ces échanges, dont l'âge est cependant discuté (22 à 18 Ma), ont généré une abondante littérature (Antunes 1990 ; Qiu 1990 ; Tassy 1990b ; Made 1996, 1999 ; Welcomme *et al.* 1997, 1999, 2001 ; Mein 1999 ; Qiu *et al.* 1999 ; Rögl 1999 ; Antoine *et al.* 2000a, 2000b ; Antoine & Welcomme 2000).

En se fondant sur leurs relations phylogénétiques et leur répartition stratigraphique et géographique, Tassy (1990b) admet l'existence de plusieurs phases de dispersion chez les proboscidiens au cours du Miocène inférieur : la première aurait eu lieu aux alentours de 22 Ma et la deuxième vers 18 Ma. Les récentes expéditions françaises dans les Collines Bugti au Pakistan tendent à confirmer un tel diachronisme, avec un premier échange [Afrique/sous-continent indien] au Miocène basal (21-20 Ma) et, plus tard (18 Ma), un échange [sous-continent indien/« Eurasie »] (Welcomme *et al.* 1997, 1999, 2001 ; Antoine & Welcomme 2000). Les gisements africains les plus anciens ayant livré des rhinocerotidés (Napak, Songhor, Karungu) ont une vingtaine de millions d'années (Hooijer 1966, 1978 ; Pickford 1986 ; Tassy 1986). On y retrouve des représentants de presque tous les groupes supragénériques connus dans les gisements contemporains des Collines Bugti (Antoine & Welcomme 2000) : Rhinocerotina (*Dicerorhinus leakeyi*), Aceratheriini (*Aceratherium acutirostratum*), Teleoceratina (*Brachypotherium heinzlini*). A ce jour, seuls manquent les Elasmotheriinae.

L'arrivée putative de *K. bishopi* ou d'une forme affine en Afrique pourrait bien coïncider avec la première phase du *Proboscidean Datum Event*, également appelée « *Brachyodus event* » par Made (1999), qui la place aux environs de 21 Ma.

Comme cela était déjà avancé dans le chapitre précédent, la découverte de restes d'elasmotheriiniés est donc prévisible dans le Miocène inférieur et moyen d'Afrique de l'Est, de la Péninsule Arabique (Oman) ou du Moyen-Orient (Negev).

L'ENDÉMISME DU SOUS-CONTINENT INDIEN EN QUESTION – MIOCÈNE INFÉRIEUR

L'existence des Elasmotheriina est attestée dès le début du Burdigalien (20 Ma) dans les Collines Bugti (Welcomme *et al.* 1997 ; Antoine & Welcomme 2000). Depuis plus d'un siècle (Lydekker 1883 ; Flynn *et al.* 1986 ; Pickford 1988 ; Made 1999), on considérait que cette région du Pakistan (sous-continent indien) abritait au Miocène inférieur une faune endémique composée de formes relictées disparues partout ailleurs en Eurasie à la fin de l'Oligocène : *Schizotherium*, *Cadurcotherium* et *Paraceratherium* (périssodactyles), *Anthracotherium* et *Paraentelodon* (artiodactyles), anthracobunidés, *Hyaenodon* (créodonte) et Baluchimyinae (rongeurs). À ces animaux « rescapés » de l'Oligocène, s'étaient mêlés par dispersion au Miocène inférieur des groupes à cachet typiquement miocène : mastodontes, dinothères, rhinocerotidés évolués, suidés listriodontinés, bovidés, giraffidés. L'isolement géographique du sous-continent indien avant le Miocène inférieur était tenu pour responsable de ce particularisme.

À la suite des premières missions paléontologiques françaises au Balouchistan, Welcomme & Ginsburg (1997) ont au contraire montré que les faunes n'étaient mélangées qu'en collections : sur le terrain, les formes à cachet oligocène n'étaient jamais retrouvées en association avec les formes typiquement miocènes. La mission 1999 a permis de lever les derniers doutes : une coupe géologique de près de 400m a été levée aux environs de Dera Bugti, avec douze niveaux fossilifères étagés de l'Eocène moyen au Miocène supérieur, et où l'Oligocène est bien représenté (Welcomme *et al.* 1999, 2001). La macrofaune à l'Oligocène supérieur est comparable à celles du Kazakhstan (Lucas & Bayshashov 1996 ; Lucas & Emry 1996), de Mongolie (Dashzeveg 1991 ; McKenna, com. pers 1999) et de Chine (Wang 1992) avec indricothères, rhinocerotidés, schizothères, suiformes, ruminants, anthracothères et carnivores. La présence de *Menoceras arikarensis*,

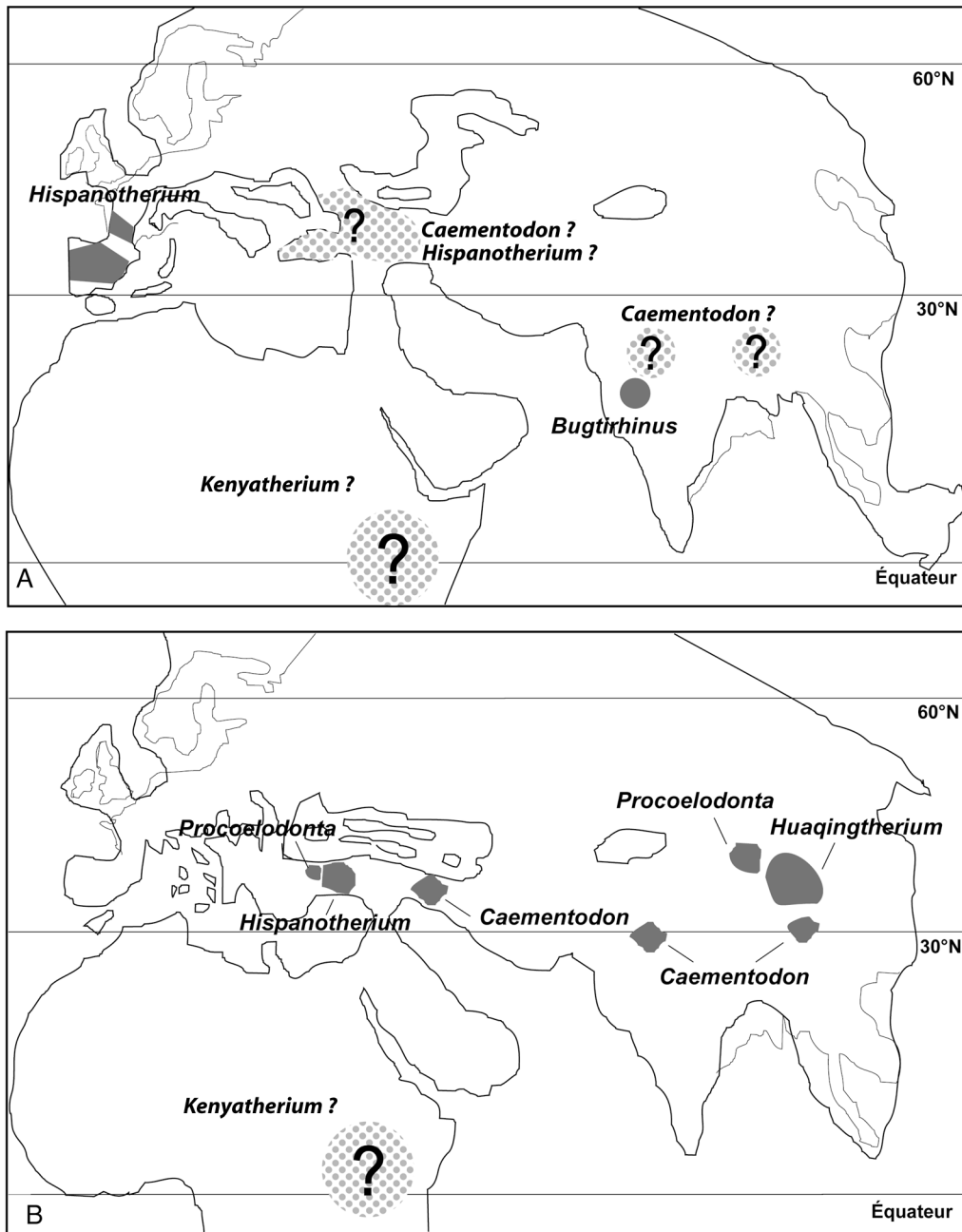


FIG. 311. Répartition géographique des gisements à Elasmotheriina dans l'Ancien Monde. A : Au Miocène inférieur ; B : Au Miocène moyen. Les aires de teinte uniforme correspondent aux régions qui ont livré des restes d'Elasmotheriina. Le nom de genre correspondant est indiqué en gras. Les aires en pointillé sont susceptibles d'abriter des restes d'Elasmotheriina. Les taxons supposés sont alors suivis d'un point d'interrogation. Modifié d'après Smith *et al.* (1994) et Rögl (1999).

FIG. 311. Geographical range of the Elasmotheriina-bearing localities in the Old World. A: Early Miocene; B: Middle Miocene. The areas coloured uniformly correspond to known occurrences of Elasmotheriina. The corresponding generic names are bold-typed. The dotted areas are likely to yield Elasmotheriina remains. The supposed taxa are mentioned with a question mark. Modified from Smith *et al.* (1994) and Rögl (1999).

groupe-frère des *Elasmotheriina*, en Amérique du Nord indique elle aussi la persistance d'échanges, même différés, avec le « sous-continent indien » via la province Sino-mongole autour de la limite Oligocène-Miocène.

Aucun argument paléontologique ne vient plus soutenir la thèse de l'endémisme du sous-continent indien à la fin de l'Oligocène et au Miocène inférieur.

LES ELASMOTHERIINA EN EUROPE OCCIDENTALE : QUELLE VOIE CHOISIR ?

Vers la fin du Miocène inférieur (20-18 Ma) et à l'instar de nombreux autres mammifères (rhinocérotidés, proboscidiens, suidés, bovidés, rongeurs), les *Elasmotheriina* se dispersent en Europe et en Asie (Fig. 311A) via le sous-continent indien (Antoine & Welcomme 2000), à partir de populations proches des formes eurasiatiques les plus primitives (*Bugtirhinus praecursor* et *Caementodon oettingenae*), connues au Pakistan seulement.

Cette période d'intenses échanges fauniques entre l'Asie, l'Europe, l'Afrique et le sous-continent indien semble correspondre à la deuxième phase du *Proboscidean Datum Event* au sens de Tassy (1990b). Elle donne simultanément lieu à une phase de dispersion et à une radiation évolutive majeures chez les *Elasmotheriina* : dans un laps de temps très court (environ 2 Ma), le groupe se disperse pour la première fois vers l'est (Chine) et le nord-ouest (Caucase, Anatolie, puis Europe occidentale). A l'exception d'*Hispanotherium matritense*, reconnu dans une trentaine de gisements d'Ibérie et de France, la distribution géographique de chacune des cinq espèces impliquées est toujours très réduite : un gisement de Chine (Erlanggang, Hubei) pour *C. (Beliajevina) fangxianense* (Yan 1979 ; Qiu 1990), un gisement du Caucase géorgien (Belometschetskaya) pour *C. (B.) caucasicum*, six sites d'Anatolie (une vingtaine de localités) pour *H. grimmi*, un gisement d'Espagne (Córcoles) pour *Hispanotherium corcolense*, trois gisements de France pour *H. (A.) beonense* (voir chapitre Matériel et méthodes).

On peut penser que la dispersion des *Elasmotheriina* vers le nord-ouest, depuis l'Asie centrale jusqu'à l'Europe occidentale, à la fin du Miocène inférieur s'est effectuée par étapes. C'est d'ailleurs ce que tend à indiquer la séquence de branchement des formes correspondantes dans l'arbre phylogénétique (Fig. 309) : on retrouve ainsi une espèce dans le Caucase russe (*C. caucasicum*), puis une autre en Anatolie (*H. grimmi*) et enfin trois en Europe occidentale (Espagne et France, puis Portugal). Pour expliquer une telle dispersion vers l'Ibérie, Antunes (1979) a proposé une alternative à la voie sud-téthysienne (via l'Afrique du Nord) et à la voie nord-téthysienne empruntée par la plupart des migrants asiatiques pendant la majeure partie du Cénozoïque, via les Balkans et l'Europe méditerranéenne. La dispersion se serait effectuée « à travers l'archipel constitué par les fragments épars de l'arc alpin au sens large » (Antunes & Ginsburg 1983 : 45). Cette voie est dite médio-mésogéenne (Antunes 1979 ; Antunes & Ginsburg 1979) ou médio-téthysienne (Antunes & Ginsburg 1983 ; Antunes 1990). Les arguments paléontologiques en sa faveur (absence d'élasmothériinés au nord des Pyrénées et en Afrique) ne sont plus recevables aujourd'hui : deux *Elasmotheriina* ont depuis lors été décrits dans le Miocène inférieur de France (Ginsburg *et al.* 1987 ; Antoine 1997 ; ce volume).

Les dernières reconstitutions paléogéographiques du pourtour méditerranéen (Rögl 1999), ainsi que la séquence de branchement des *Elasmotheriina* dans l'arbre phylogénétique indiquent que c'est bien la classique voie nord-téthysienne qui a été empruntée par les *Elasmotheriina* à cette occasion. L'absence de restes d'élasmothériinés en Europe méditerranéenne ou dans les Balkans n'est alors qu'un biais dû à la fossilisation. On peut donc prévoir la découverte de tels restes dans les niveaux correspondants.

RÉGIME(S) ALIMENTAIRE(S) ET DISPERSION – MIOCÈNE MOYEN ET SUPÉRIEUR

La limite Orléanien/Astaracien correspond en Europe occidentale à un renouvellement faunique marqué, notamment chez les grands mammifères (Mein 1975, 1990 ; Antoine *et al.* 1997). Les conditions climatiques changent également, avec un net refroidissement et l'accroissement de l'humidité, tous deux initiés dès la MN 5 (Cerdeño & Nieto 1995). En même temps, les *Elasmotheriina* disparaissent d'Europe occidentale à la fin de l'Orléanien (Antoine *et al.* 2000b). La dégradation du climat et la compétition écologique avec les faunes migrantes ont vraisemblablement entraîné ces disparitions simultanées.

D'autres élasmothériinés putativement apparus au Miocène inférieur subsistent en Anatolie (*Hispanotherium grimmi*) et au Pakistan (*Caementodon oettingenae*) jusqu'à la fin du Miocène moyen (Fig. 311B). On peut penser qu'ils trouvent là des conditions plus favorables à leur survie qu'en Europe occidentale : un environnement plus ouvert, mixte forestier/ouvert, sous un climat chaud et plus sec (Bernor *et al.* 1996c). L'Anatolie a abrité un deuxième élasmothériiné au Miocène moyen, *Procoelodonta tekkayai*. Cette espèce n'est cependant reconnue que dans la localité de Pasalar, plus ancienne (MN 5-6) que les autres gisements à macrofaune d'Anatolie, notamment ceux qui ont livré *H. grimmi* (Heissig 1976, 1999 ; Sen, com. pers. 2000). L'écologie du site de Pasalar, particulière, correspond à celle d'une région forestière, avec des feuillus et des prairies, sous un climat subtropical à tropical (Alpagut *et al.* 1990).

Ces élasmothériinés primitifs (*Caementodon*, *Hispanotherium*, le premier *Procoelodonta*) se sont différenciés au Miocène inférieur ou à la base du Miocène moyen. Ils se nourrissaient probablement à la fois de feuilles d'arbres et d'herbacées : on les retrouve dans les régions dominées par les milieux mixtes forêts/prairies. Leur distribution géographique paraît également avoir été influencée par le climat : les espèces à grande extension stratigraphique (*C. oettingenae*, *H. grimmi*) sont les plus méridionales, celles qui ont le moins souffert des détériorations climatiques du début du Miocène moyen.

Au début du Miocène moyen, l'aire de différenciation des Elasmotheriina en Eurasie se décale nettement vers l'est, puisque les trois dichotomies suivantes (Fig. 311B) impliquent des taxons exclusivement sino-mongols : *P. borissiakii* (Mongolie), *P. mongoliense* (Mongolie, Chine) et *Huaqingtherium lintungense* (Chine). Aucun élasmothériiné n'a jusqu'à présent été mis au jour dans la Province Orientale (<35°N) ou la Province Pro-orientale (Est de Pékin), *sensu* Qiu *et al.* (1999) — où les forêts de feuillus dominaient, sous un climat chaud et humide (Leopold *et al.* 1992). En revanche, la majorité des gisements de la Province Nord-asiatique livrent des restes d'élasmothériinés (Qiu 1990 ; Qiu *et al.* 1999), où la végétation était celle d'une savane riche en herbacées et graminées, en climat tempéré (Leopold *et al.* 1992).

Une telle répartition semble indiquer que, contrairement aux Elasmotheriina primitifs (voir ci-dessus), les Elasmotheriina peu évolués (*Procoelodonta*, *Huaqingtherium*) étaient plutôt inféodés à un milieu ouvert, en climat tempéré et sec, où les graminées devaient certainement constituer l'essentiel de leur nourriture. Les innovations morphologiques acquises à cette époque (hypsodontie partielle, cément abondant, port de tête bas, allongement du crâne) apparaissent d'ailleurs comme des adaptations à un tel régime alimentaire.

Les premiers élasmothériinés évolués font ensuite une incursion en Asie Mineure, vers la limite Miocène moyen-supérieur (11 Ma). Leur enregistrement, ponctuel, est plus tardif : les niveaux de Maragha ayant livré *Iranotherium morgani* sont attribués à la base du Turolien (« Middle Maragheh », MN 11 : 8,5 Ma) par Bernor *et al.* (1996a). Au Miocène supérieur, l'Iran fait partie de la Province gréco-irano-afghane ; les gisements dont l'écologie et la faune sont les plus proches de celles de Maragha (Bonis *et al.* 1992a, 1992b) sont Samos (Grèce), puis Kemiklitepe (Turquie) et Molayan (Afghanistan). C'est donc dans l'ensemble de cette province qu'il faut rechercher des restes d'élasmothériinés étroitement apparentés à *Iranotherium morgani*. Au Miocène supérieur, les milieux ouverts dominaient dans ces régions, avec de grandes étendues de savane (Bonis *et al.* 1992a, 1994), sous un climat sec et chaud (Cerdeño & Nieto 1995). L'affinité des Elasmotheriina pour de tels environnements explique la présence d'*I. morgani* à Maragha, mais pose le problème de l'absence de restes d'élasmothériinés dans les nombreux autres gisements subcontemporains de la même province : il peut s'agir aussi bien de biais dus à la fossilisation que de déterminations erronées des spécimens disponibles, sachant que les élasmothériinés sont toujours rares.

L'aire de répartition géographique des élasmothériinés est très discontinue au Miocène supérieur (Fig. 312A), avec la forme primitive *Kenyatherium bishopi* au Kenya et les formes évoluées *I. morgani* en Iran et *Parelasmotherium schansiense* et *Sinootherium lagrelii* en Chine centrale (Province Nord-asiatique). Malgré la nette différence de degré évolutif entre l'espèce africaine et les trois autres, les milieux de vie semblent similaires : dans le gisement de Nakali, *K. bishopi* est associé à l'équidé *Hippotherium africanum* et au proboscidiien choerolophodonte *Choerolophodon ngorora* (Aguirre & Guérin 1974 ; Tassy 1986), deux éléments typiques des faunes de savane du Miocène supérieur d'Afrique, du Pakistan et de la Province

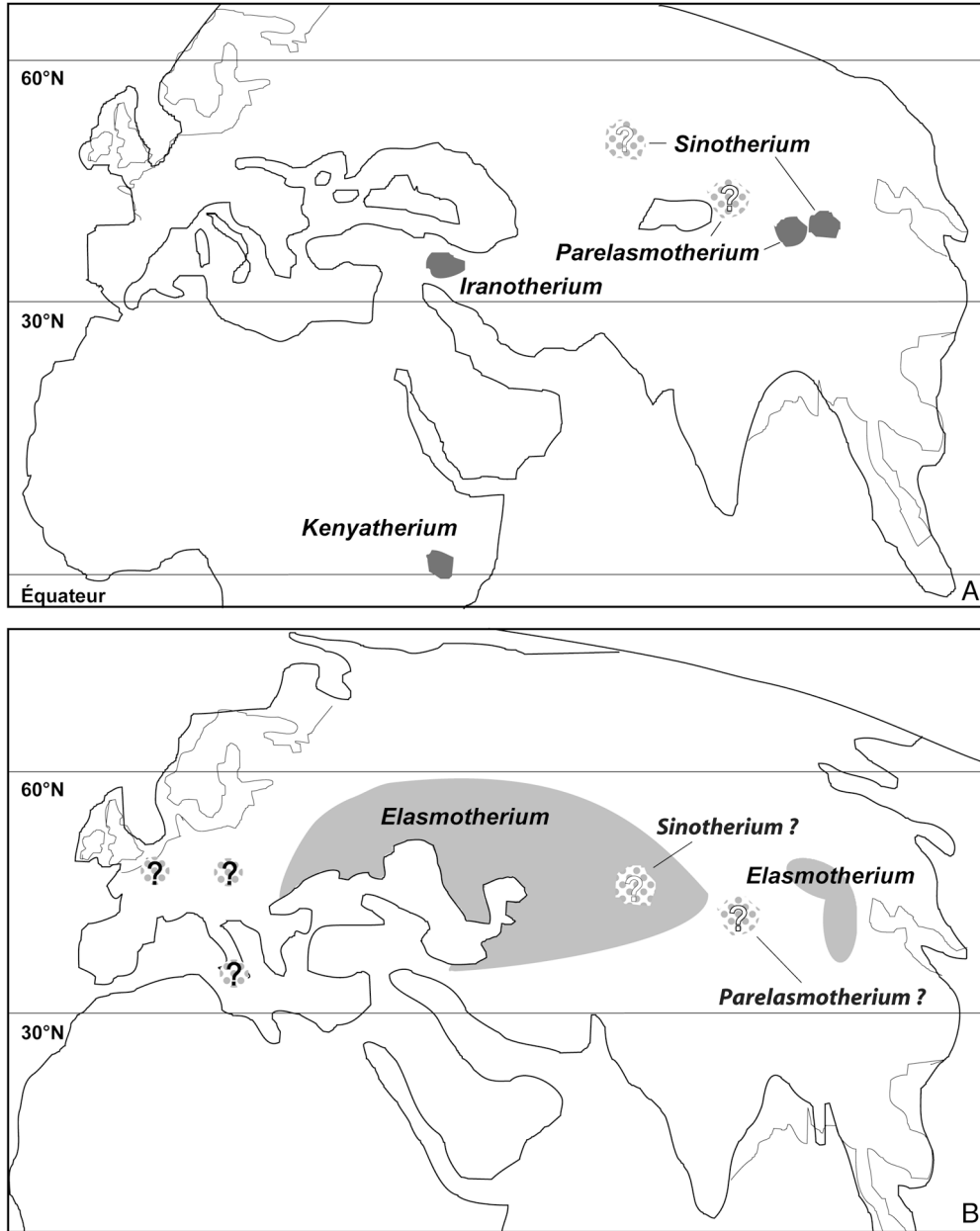


FIG. 312. Répartition géographique des gisements à Elasmotheriina dans l’Ancien Monde. A : Au Miocène supérieur ; B : Au Pliocène-Pléistocène. Les aires de teinte uniforme sont celles qui ont livré des restes d’Elasmotheriina. Le nom de genre correspondant est indiqué en gras. Les aires en pointillé sont susceptibles d’abriter des restes d’Elasmotheriina. Les taxons supposés sont alors suivis d’un point d’interrogation. Modifié d’après Smith et al. (1994) et Rögl (1999).

FIG. 312. Geographical range of the Elasmotheriina-bearing localities in the Old World. A: Late Miocene; B: Pliocene-Pleistocene. The areas coloured uniformly correspond to known occurrences of Elasmotheriina. The corresponding generic names are bold-typed. The dotted areas are likely to yield Elasmotheriina remains. The supposed taxa are mentioned with a question mark. Modified from Smith et al. (1994) and Rögl (1999).

gréco-irano-afghane, dont Maragha (Bonis *et al.* 1992a ; Tassy, com. pers. 2000). Les savanes arborées et les steppes à graminées prédominent également dans la Province Nord-asiatique (Leopold *et al.* 1992).

Les genres *Iranotherium*, *Parelasmotherium* et *Sinootherium* sont des rhinocéros brouteurs d'herbe, dont le crâne et la denture sont encore mieux adaptés que chez leurs prédécesseurs à un régime alimentaire riche en graminées et en herbes rases : hypsodontie croissante, perte de la denture antérieure.

L'examen de la distribution géographique des Elasmotheriina et des environnements correspondants au cours du Miocène induit un changement progressif dans les habitudes alimentaires de ces rhinocérotidés. Les Elasmotheriina primitifs sont des mangeurs de feuilles/brouteurs d'herbe occasionnels ; les Elasmotheriina peu évolués (Miocène moyen) sont des brouteurs d'herbe/mangeurs de feuilles occasionnels ; les Elasmotheriina évolués (Miocène supérieur) sont des brouteurs d'herbe de plus en plus exclusifs.

UNE LIGNÉE-FANTÔME – PLIOCÈNE INFÉRIEUR

La diversité et l'abondance des Elasmotheriina baissent de manière très sensible à la fin du Miocène, en tout cas dans le registre fossile. Les preuves paléontologiques de la présence d'élasmothériinés au Pliocène inférieur (5,3 à 3,6 Ma) sont d'ailleurs très ténues : les seuls gisements ayant livré des Elasmotheriina qui soient rapportés au Pliocène inférieur – Altan Teeli (Mongolie occidentale, *Parelasmotherium* sp.) et Pavlodar (Kazakhstan, *Sinootherium* sp.) – peuvent tout aussi bien dater du Miocène terminal (voir Matériel et méthodes). Quoi qu'il en soit, la distribution des Elasmotheriina autour de la limite Miocène/Pliocène est pour l'instant restreinte à une partie de l'Asie septentrionale, sous de hautes latitudes (50°N). A partir des faunes océaniques boréales (Pacifique, Arctique et Atlantique Nord), Gladenkov (1992) estime que le climat se réchauffe au Pliocène inférieur avant de se détériorer au Pliocène supérieur.

UN TAXON-LAZARE – PLIOCÈNE SUPÉRIEUR / PLÉISTOCÈNE SUPÉRIEUR

Le genre *Elasmotherium* rassemble les derniers représentants du groupe, du Pliocène supérieur au Pléistocène supérieur. *Elasmotherium* est caractérisé par plusieurs traits morphologiques : hypsodontie pleinement réalisée et replis d'émail exacerbés sur les dents jugales, cément très abondant, séries prémolaires très courtes et réduites à P³⁻⁴ et P₃₋₄. Ces innovations comptent parmi les adaptations les plus remarquables à un régime alimentaire que l'on peut penser exclusivement composé de graminées, très abrasives.

Le Villafranchien (3,0-1,5 Ma), qui recouvre le Pliocène supérieur et une partie du Pléistocène inférieur (Tableau 1), marque le retour des élasmothériinés dans les gisements d'Eurasie. Une seule espèce, *E. caucasicum*, est reconnue de manière certaine pendant cette période. Son aire de répartition est pour l'instant restreinte à quelques gisements de Mongolie centrale (Tsagan Nor : Villafranchien inférieur), Chine (Hubei et Shanxi : Villafranchien moyen) et Russie (Taman : Villafranchien supérieur). L'espèce disparaît à la fin du Villafranchien. Dans le registre fossile, *Elasmotherium sibiricum* relaie *E. caucasicum* au Pléistocène moyen et supérieur. Une dizaine de localités de Russie centrale, d'Azerbaïdjan (Bakou) et d'Ouzbékistan (Tachkent) ont livré *E. sibiricum* avec certitude. De nombreux autres spécimens, seulement attribués à *Elasmotherium* ou à *Elasmotherium* sp. dans la littérature, pourraient sans doute être rapportés à l'une ou l'autre des deux espèces du genre. Pour ce faire, une révision de l'ensemble du matériel de l'ancienne Union soviétique doit cependant être envisagée.

L'aire de répartition globale d'*Elasmotherium* est de loin la plus vaste chez les Elasmotheriina. En effet, outre la quinzaine de gisements avec *E. caucasicum* ou *E. sibiricum* (voir plus haut), c'est plus de cinquante localités qui ont de manière certaine livré des restes d'*Elasmotherium*. La région ainsi définie occupe une zone comprise entre 30° et 80°E et 40° et 60°N (Fig. 312B).

Au 19^{ème} siècle (Bivona 1831 ; Brandt 1878 ; Ault du Mesnil 1891), la présence d'*Elasmotherium* a également été mentionnée dans des niveaux pléistocènes d'Europe méridionale (Mont Griffone, Sicile), centrale (Szekszord, Hongrie), puis occidentale (Abbeville, France). Si les deux premières citations sont hypothétiques, on peut en revanche prêter foi à

la troisième : une dent découverte dans les Marnes à *Mammuthus meridionalis* (Gunz-Mindel) des environs d'Abbeville, au nord de la France, a été déterminée par Gaudry à la fin du 19^{ème} siècle (Ault du Mesnil 1891 ; Agache *et al.* 1963).

Il est donc permis de penser que la distribution géographique d'*Elasmotherium* englobait la majeure partie de la Province Paléarctique au Pléistocène.

Enfin, Schaurte (1964) estime qu'une peinture rupestre de la Grotte de Rouffignac (Sud-ouest de la France) représente *Elasmotherium* : c'est en effet un rhinocéros unicolore, avec une énorme corne frontale, un garrot très puissant et un port de tête très bas (Fig. 8), très différent en tout cas des nombreux rhinocéros laineux peints dans le reste de la grotte. Les peintures du Grand Plafond de Rouffignac ont été datées du Magdalénien final (13000 BP, Barrière 1982).

De même et en raison de son unique et immense corne frontale, *Elasmotherium* a parfois été considéré comme étant à l'origine de la légende de la licorne. Aucun reste fossile ou sub-fossile d'*Elasmotherium* n'a toutefois été découvert en Europe occidentale au Pléistocène supérieur. La datation des sites de l'ancienne Union Soviétique est également très délicate, notamment pour les plus récents d'entre eux. L'incertitude est donc grande en ce qui concerne la date de disparition d'*Elasmotherium*, et donc des Elasmotheriinae. Elle est peut-être contemporaine des grandes extinctions de la fin du Pléistocène, il y a une dizaine de milliers d'années.

CONCLUSION

L'origine géographique des premiers Elasmotheriinae n'est pas élucidée : le groupe est originaire d'Amérique du Nord ou d'Eurasie. La dispersion des élasmothériinés vers l'Afrique est supposée contemporaine des échanges fauniques majeurs du Miocène inférieur. Le sous-continent indien est interprété comme le centre de différenciation des Elasmotheriina au Miocène basal. Ce centre s'est décalé vers l'ouest à la fin du Miocène inférieur (Asie Mineure et Europe occidentale). Du Miocène moyen au Plio-Villafranchien, c'est plutôt dans la Province Nord-asiatique (Chine, Mongolie, Kazakhstan) que les différenciations ont vraisemblablement eu lieu.

Il est difficile de reconstituer de façon fiable les phases de dispersion des Elasmotheriina en raison de leur faible représentation dans le registre fossile. En effet, nombreuses sont les espèces dont la répartition spatiotemporelle est excessivement réduite (quelques gisements géographiquement proches). Seules *C. oettingenae*, *H. grimmi*, *H. matritense*, *Huaqingtherium lintungense* et les deux espèces d'*Elasmotherium* possèdent une répartition géographique et/ou stratigraphique plus vaste, qui donne une idée plus précise de leur distribution. L'histoire des Elasmotheriina est d'ailleurs très lacunaire pendant la majeure partie du Miocène en Afrique et le Pliocène en Eurasie.

On peut cependant penser que l'extension vers le Nord de l'aire de répartition des Elasmotheriina évolués coïncide avec celle des prairies et steppes à graminées, du Miocène moyen au Pléistocène. Simultanément, les élasmothériinés ont vu leur denture s'adapter à un régime alimentaire de plus en plus riche en herbacées et graminées. Ce régime était même probablement exclusif à partir du Villafranchien, à la façon des chevaux du genre *Equus*.

CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES

L'analyse de parcimonie fondée sur 282 caractères anatomiques, contrôlés chez 36 taxons terminaux, a permis d'établir à la fois une phylogénie exhaustive des Elasmotheriina et une phylogénie partielle des Rhinocerotidae. Toutes deux sont assez bien résolues, en dépit de la prépondérance de l'homoplasie et malgré le grand nombre de taxons impliqués.

Le groupe de branchement, dont le principe est énoncé dans le chapitre « Matériel et méthodes », a montré tout son intérêt : l'élargissement considérable du groupe externe a permis de montrer plus fiablement la monophylie des Elasmotheriina et de résoudre la séquence de branchement des Elasmotheriinae. Ainsi, *Diceratherium armatum* et *Menoceras arikareense* sont respectivement groupes-frères des Elasmotheriini et des Elasmotheriina. La séquence de branchement des Elasmotheriina primitifs n'est toutefois pas solidement établie, notamment en ce qui concerne les positions relatives de *Bugtirhinus praecursor* et de *Kenyatherium bishopi* ; seule la découverte de nouveaux (nombreux) restes pourrait permettre de préciser leurs relations phylogénétiques. Le groupe de branchement permet enfin, en évitant leur multiplication artificielle – inhérente à un choix d'extra-groupes trop éloignés –, de discerner les synapomorphies caractéristiques du groupe interne.

Les différentes analyses fractionnées en termes de caractères ont ensuite mis en évidence le parallélisme évolutif entre certains Rhinocerotina (rhinocéros africains actuels et rhinocéros laineux) et les Elasmotheriina évolués. Ce parallélisme s'exprime essentiellement sur le crâne, la mandibule et les dents de lait. Il explique notamment que les élasmothériinés aient longtemps été considérés comme étroitement apparentés aux rhinocéros actuels.

Les analyses restreintes, en termes de taxons cette fois, ont permis de vérifier la robustesse des relations phylogénétiques parmi les Elasmotheriinae et l'influence de l'échantillonnage taxonomique dans l'analyse de parcimonie. Une preuve supplémentaire de cette influence est fournie par la confrontation des présents résultats avec les phylogénies issues de la littérature et impliquant des Elasmotheriina. En revanche, il apparaît que les variations ontogénétiques observées chez *Hispanotherium (Aegyrcitherium) beonense* ne troublent pas la séquence de branchement des élasmothériinés.

L'approche à la fois qualitative et quantitative fondée sur l'indice de rétention des apomorphies a servi de base à la révision taxonomique des Elasmotheriina. La sous-tribu compte ainsi 18 espèces regroupées dans 10 genres (dont trois paraphylétiques).

La confrontation des résultats de l'analyse de parcimonie avec les données stratigraphiques et géographiques laisse supposer l'existence de lignées-fantômes, notamment dans le Miocène d'Afrique et le Pliocène d'Eurasie. Les modalités de dispersion des Elasmotheriinae, de l'Oligocène au Pléistocène supérieur, semblent liées aux adaptations de plus en plus marquées à un régime alimentaire riche en graminées.

Ce travail peut, en définitive, être considéré comme une base de données anatomiques préliminaire à l'établissement d'une phylogénie exhaustive des Rhinocerotidae, puis des Rhinoceroidea. La grande majorité des caractères anatomiques peut en effet être contrôlée chez les autres rhinocérotoïdes.

Elasmotherium a été un commensal de *Mammuthus primigenius* et de *Coelodonta antiquitatis*, en particulier aux confins de la Russie et de la Sibérie. Pourquoi le permafrost de Yakoutie ne livrerait-il pas un jour des parties molles de ce curieux rhinocérotidé à l'immense corne frontale et aux dents prismatiques ? Plusieurs énigmes restées sans réponse pourraient alors être élucidées, notamment celles qui concernent la forme et la structure de cette gigantesque corne frontale, ou encore la composition du bol alimentaire d'*Elasmotherium*. Une telle découverte, que j'attends avec impatience, permettrait peut-être enfin la confrontation des données morphologiques et moléculaires chez d'autres rhinocérotidés que les espèces actuelles.

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier Pascal Tassy, Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, et Francis Duranthon, Conservateur au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, pour le soutien et l'aide qu'ils m'ont apportés pendant ces longues années, mais aussi pour toute la patience et l'intérêt bienveillant dont ils ont toujours su faire preuve.

Mes remerciements vont également à Kurt Heissig, Professeur au *Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* à Munich, et à Claude Guérin, Maître de conférences au Laboratoire de Paléontologie à l'Université Claude-Bernard de Lyon, pour avoir accepté d'être rapporteurs de ma thèse. Le manuscrit doit beaucoup aux longues discussions que j'ai eues avec eux pendant et après la rédaction de celle-ci.

Que Daniel Goujet, Professeur au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris et Hervé Le Guyader, Professeur à l'Université Paris VI, soient eux aussi assurés de ma profonde reconnaissance. De les avoir comptés dans mon jury de thèse fut un grand honneur.

Les rapporteurs anonymes du manuscrit ont largement contribué par leurs conseils avisés à en améliorer la qualité.

Les missions auxquelles j'ai participé pour ce travail ont bénéficié du support financier du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, de l'UMR 8569 CNRS, du programme ECLIPSE du CNRS et de l'*American Museum of Natural History* (New York) par l'intermédiaire d'une *Collection Study Grant* en 1999. La Fondation Marcel Bleustein-Blanchet, la Fondation Singer-Polignac, la Fondation des Treilles et la *Leakey-Foundation* ont également rendu possible ces missions, notamment dans les Collines Bugti, au Pakistan.

Toutes les personnes qui, pays par pays, institution par institution, m'ont apporté leur aide, notamment au cours des différentes missions auxquelles j'ai pris part (Toulouse, Lyon, Montpellier, Poitiers, Montréal-du-Gers, Sansan, Appelle, Stuttgart, Munich, Pékin, Madrid, New York, Quetta, Lisbonne, Londres et Ankara) trouveront ici l'expression de ma plus profonde gratitude. Je suis infiniment reconnaissant à Jean-Loup Welcomme, directeur de la Mission Paléontologique Française au Balouchistan, pour la confiance qu'il m'a témoignée depuis 1997, plus particulièrement en terre Bugti. Enfin, grand merci à Nawab Muhammad Akbar Khan Bugti, Seigneur des tribus Bugti, et à ces mêmes tribus Bugti, pour leur aide bienveillante et leur ouverture d'esprit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABEL O. 1910. — Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. *Abhandlungen der Geologische Reichsanstalt, Wien* 20: 1-52.
- ABEL O. 1919. — *Die Stämme der Wirbeltiere*. Gruyter, Berlin, 914 p.
- AGACHE R., BOURDIER F. & PETIT R. 1963. — Le Quaternaire de la Basse-Somme : tentative de synthèse. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7^{ème} série, 5: 422-442.
- AGUIRRE E. & GUÉRIN C. 1974. — Première découverte d'un *Iranotheriinae* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique : *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kenya). *Estudios Geológicos* 30 (3) : 229-233.
- AGUIRRE E. & LEAKEY P. 1974. — Nakali: nueva fauna de *Hipparion* del Rift Valley (Kenya). *Estudios Geológicos* 30 (3): 221-228.
- ALEXEJEVA L. I. 1974. — La faune des mammifères villafranchiens en Europe de l'Est. *Mémoires du Bureau de recherches géologiques et minières*, Paris 78 (1) : 53-55.
- ALFÉREZ F., MOLERO G., BREA P. & SANTAFÉ J. V. 1982. — Precisiones sobre la geología, fauna, cronoestratigrafía y paleoecología del yacimiento Mioceno de Córcoles. *Revista de la Real Academia de Ciencias Exactas Físicas y Naturales* 76 (2) : 249-276.
- ALPAGUT B., ANDREWS P. & MARTIN L. 1990. — Miocene Paleocology of Pasalar, Turkey, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 443-460.
- ANDREWS C. W. 1906. — *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt*. British Museum (of Natural History), London, 324 pp.
- ANDREWS P., WHYBROW P. & STRINGER C. B. 1980. — Stratigraphy and palaeontology of Miocene deposits at Yeni Eskihisar, Turkey. *Newsletters on Stratigraphy* 9: 49-57.
- ANTOINE P.-O. 1995. — *L'élasmothère (Mammalia, Perissodactyla) du gisement miocène de Montréal-du-Gers (France). Position au sein des Elasmotheriini miocènes (hypothèse phylogénétique à partir de l'étude des éléments du squelette postcrânien)*. DEA Paléontologie et Sédimentologie, Université de Toulouse III, 52 p., 1 vol. annexe. Inédit.
- ANTOINE P.-O. 1997. — *Aegyrcitherium beonensis* nov. gen. nov. sp., nouvel élasmothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène (MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France). Position phylogénétique au sein des Elasmotheriini. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 204 (3) : 399-414.
- ANTOINE P.-O. 1999. — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène inférieur de Montréal-du-Gers (Gers, France). *Journées Crouzel*, 10 & 11 juillet 1999, Toulouse : 3.
- ANTOINE P.-O. 2002. — Middle Miocene elasmotheriine Rhinocerotidae from China and Mongolia: taxonomic revision and phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta* 32 (1) : sous presse.
- ANTOINE P.-O., ALFÉREZ F. & IÑIGO C. 2002. — A new elasmotheriine (Mammalia, Rhinocerotidae) from the Early Miocene of Spain. *Comptes Rendus Palevol* 1 (1) : 19-26.
- ANTOINE P.-O. & DURANTHON F. 1997. — Découverte de *Protaceratherium minutum* dans le gisement orléanien (MN 4) de Montréal-du-Gers (Gers, France). *Annales de Paléontologie* 83 (2) : 201-213.
- ANTOINE P.-O. & WELCOMME J.-L. 2000. — A new rhinoceros from the Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan: the earliest elasmotheriine. *Palaeontology* 43 (5): 795-816.
- ANTOINE P.-O., DURANTHON F. & TASSY P. 1997. — L'apport des grands mammifères (Rhinocéros, Suoïdes, Proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine, in AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), Actes du Congrès Biochrom'97, *Mémoires et Travaux de l'École pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier* 21 : 581-590.
- ANTOINE P.-O., BULOT C. & GINSBURG L. 2000a. — Une faune rare de rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) dans le Miocène inférieur de Pellicahus (Gers, France). *Geobios* 33 (2) : 249-255.
- ANTOINE P.-O., BULOT C. & GINSBURG L. 2000b. — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien (Miocène inférieur) des bassins de la Garonne et de la Loire : intérêt biostratigraphique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes* 330: 571-576.
- ANTUNES M. T. 1979. — "*Hispanotherium* fauna" in Iberian middle Miocene, its importance and paleogeographical meaning. *Annales Géologiques des Pays Helléniques, Hors-Série* 1: 19-26.
- ANTUNES M. T. 1990. — The Proboscideans Data, Age and Paleogeography: Evidence from the Miocene of Lisbon, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 253-262.
- ANTUNES M. T. & GINSBURG L. 1983. — Les Rhinocéros du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra (Universidade Nova de Lisboa), Lisboa* 7 : 17-98.
- ANTUNES, M. T., VIRET J. & ZBYSZEWSKI G. 1972. — Notes sur la Géologie et la Paléontologie du Miocène de Lisbonne. X - Une conférence de J. Viret sur l'*Hispanotherium* (Rhinocerotidae). Quelques données complémentaires ; autochtonie et endémisme. *Boletim do Museu e Laboratorio Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências de Lisboa* 13 : 5-23.

- ANTUNES M. T., GINSBURG L., TORQUATO J. R. & UBALDO M. DE LOURDES 1973. — Age des couches à Mammifères de la basse vallée du Tage (Portugal) et de la Loire moyenne (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 277, Série D : 2313-2316.
- ARAMBOURG C. 1969. — Les corrélations paléontologiques et chronologiques entre le Pléistocène inférieur de l'Europe et celui de l'Afrique. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7^{ème} Série, 11 (1) : 106-115.
- ASTIBIA H. 1987. — Los macromamíferos del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, Provincia de Zaragoza). *Paleontologia i Evolucio* 21 : 11-42.
- AULT DU MESNIL G. D' 1891. — Note sur le terrain quaternaire des environs d'Abbeville. *Revue de l'Ecole d'Anthropologie* : 284-296.
- AYMARD A. 1854. — Des terrains fossilifères du bassin supérieur de la Loire. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences, Paris* 38 : 673-677.
- BARBOUR E. H. 1906. — Notice of a new Miocene rhinoceros, *Diceratherium arikarensis*. *Science, New Series* 24 (624): 780-781.
- BARONE R. 1976. — *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome I, Ostéologie, Fasc. 2 (Atlas)*. Vigot, Paris, 428 p.
- BARRIEL V. & TASSY P. 1998. — Rooting with multiple outgroups: Consensus versus parsimony. *Cladistics* 14: 193-200.
- BARRIÈRE C. 1982. — *L'Art Pariétal de Rouffignac. La grotte aux cent mammouths*. Picard, Fondation Singer-Polignac, Paris, 205 p.
- BELIAJEVA E. I. 1935. — Einige Bemerkungen zur Quartären Fauna der Säugetiere des Flusses Irtysh. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Leningrad* 4 : 149-157. [en Russe, résumé en Allemand].
- BELIAJEVA E. I. 1948. — Catalogue des gisements à mammifères tertiaires du territoire de l'U.R.S.S. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 15 (3) : 36-116. [en Russe].
- BELIAJEVA E. I. 1954. — Nouveau matériel de rhinocéros du Kazakhstan. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 47 : 44-54. [en Russe].
- BELIAJEVA E. I. 1959. — Sur la découverte de Rhinocéros Tertiaires dans la province maritime de l'U.R.S.S. *Vertebrata Palasiatica* 3 (2) : 81-91.
- BELIAJEVA E. I. 1971. — Sur un rhinocéros (Rhinocerotidae) du Néogène de Mongolie occidentale. *Fauna Mesozoïa i Kajnozoya zapadnoj Mongolii, Moscou* 3 : 78-97. [en Russe].
- BERNOR R. L. 1986. — Mammalian biostratigraphy, Geochronology and Zoogeographic relationships of the late Miocene Maragheh fauna, Iran. *Journal of Vertebrate Paleontology* 6 (1): 76-95.
- BERNOR R. L., SOLOUNIAS N., SWISHER C. C. & VAN COUVERING J. A. 1996a. — 10. The correlation of three classical "Pikermian" mammal faunas — Maragheh, Samos and Pikermi — with the European MN Unit System, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, New York: 137-156.
- BERNOR R. L., KOUFOS G. D., WOODBURNE M. O. & FORTELIUS M. 1996b. — 26. The evolutionary history and biochronology of European and Southwest Asian Late Miocene and Pliocene hipparionine horses, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, New York: 307-338.
- BERNOR R. L., FAHLBUSCH V., ANDREWS P., BRUIJN H. de, FORTELIUS M., RÖGL F., STEININGER F. F. & WERDELIN L. 1996c. — 32. The evolution of Western Eurasian Neogene mammal faunas: A chronologic, systematic, biogeographic and paleoenvironmental synthesis, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, New York: 449-470.
- BIVONA B. 1831. — *Elasmotherii dentes*, in BOUÉ A., *Journal de Géologie* 3: 112-117.
- BLAINVILLE H. M. D. DE 1816. — Prodrôme d'une nouvelle distribution systématique du règne animal. *Bulletin Scientifique de la Société Philomatique de Paris* 3 (3) : 105-124.
- BLAINVILLE H. M. D. DE 1839-1864. — *Ostéographie des mammifères récents et fossiles. Atlas - Tome troisième (Quaternatès)*. Baillière, Paris. 54 pl.
- BLUMENBACH J. F. 1799. — *Handbuch der Naturgeschichte* (6^{ème} édition). Dieterich, Göttingen, 708 pp.
- BONAPARTE C. L. 1845. — Systema Vertebratorum. *Transactions of the Linnean Society of London* 18: 31-41.
- BONÉ E., ALBERDI M. T., HOYOS M. & LOPEZ MARTINEZ N. 1980. — Prospection paléontologique de la région de Torralba de Ribota (Burdigalien du Bassin de Calatayud, Prov. de Saragoza, Espagne). *Mémoire Jubilaire René Lavocat, Palaeovertebrata* : 233-247.
- BONIS L. DE 1973. — Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitaine de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Périssoctyles. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 28 : 1-192.
- BONIS L. DE, BOUVRAIN G., GERAADS D. & KOUFOS G. 1992a. — Multivariate study of late Cenozoic mammalian faunal compositions and paleoecology. *Paleontologia i Evolucio, Sabadell* 24-25: 93-101.
- BONIS L. DE, BRUNET M., HEINTZ E. & SEN S. 1992b. — La province gréco-irano-afghane et la répartition des faunes mammaliennes au Miocène supérieur. *Paleontologia i Evolucio, Sabadell* 24-25 : 103-112.
- BONIS L. DE, BOUVRAIN G., GERAADS D., KOUFOS G., SEN S. & TASSY P. 1994. — Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie : 11. Biochronologie, paléocologie et relations paléobiogéographiques. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4^{ème} sér., 16 (1) : 225-240.
- BONIS L. DE, BOUVRAIN G., KOUFOS G. & TASSY P. 1995. — Un crâne de chalicothère (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce) : remarques sur la phylogénie des Chalicotheriinae. *Palaeovertebrata* 24: 135-176.
- BONIS L. DE, BRUNET M., KORDIKOVA E. G. & MAVRIN A. V. 1997. — Oligocene-Miocene sequence stratigraphy and vertebrate paleontology of western and southern Betpakdala Steppe, South Kazakhstan, in AGULLAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), Actes du Congrès Biochrom'97, *Mémoires et Travaux de l'Ecole pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier* 21 : 225-240.
- BORISSIAK A. A. 1914. — Sur la dentition de *Elasmotherium caucasicum* n. sp. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences, Saint-Petersbourg* 6 : 555-584. [en Russe].
- BORISSIAK A. A. 1923. — Sur un nouveau représentant des rhinocéros gigantesques de l'Oligocène d'Asie. *Indricotherium asiaticum*, n.g. n.sp. *Mémoires de la Société Géologique de France* 59 : 16 p.

- BORISSIAK A. A. 1935. — Neue materialien zur phylogenie der Dicerorhinae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 3 (8) : 381-384.
- BORISSIAK A. A. 1938. — A new *Dicerorhinus* from the Middle Miocene of North Caucasus. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 8 (2) : 7-62.
- BORISSIAK A. A. 1948. — Les gisements à mammifères tertiaires du territoire de l'U.R.S.S. *Travaux de l'Institut Paléozoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 15 (3) : 4-35. [en Russe].
- BOULE M. 1917. — De l'appareil dentaire de l'*Elasmotherium caucasicum*. *Anthropologie* 28 : 163-165.
- BOURDELLE E. & LAVOCATR R. 1955. — Périssodactyles, in GRASSÉ P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie. Tome XVII, Fascicule 1 : Mammifères*. Masson, Paris: 1002-1170.
- BRANDT J. F. 1863. — Quelques observations sur l'*Elasmotherium*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 57 : 490-491.
- BRANDT J. F. 1864. — *Observationes de Elasmotherii reliquis. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, St-Petersbourg, Série 7, 8 (4) : 34 p.*
- BRANDT J. F. 1877a. — *Tentamen synopsis Rhinocerotidum viventium et fossilium. Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Saint-Petersbourg, Série 7, 26 (5) : 66 p.*
- BRANDT J. F. 1877b. — Bemerkungen über eine Synopsis der Familie des Rhinocerotiden. *Bulletin de l'Académie Impériale des Sciences, Saint-Petersbourg* 24 : 167-168.
- BRANDT J. F. 1878. — Mittheilungen ueber die Gattung *Elasmotherium* besonders den Schaedelbau derselben. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Saint-Petersbourg, Série 7, 26 (6), 36 p.*
- BREMER K. 1994. — Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- BRONN H. G. 1831. — Ueber die fossilen Zähne eines neuen geschlechtes aus der Dickhäuter-Ordnung *Coelodonta*, Höhlenzahn. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Stuttgart*: 416-419.
- BRONN H. G. 1856. — *Lethaea Geognostica*. 3^{ème} édition, Schweizerbart'sche, Stuttgart, 3 vol.
- BRUIJN H. DE, DAAMS R., DAXNER-HÖCK G., FAHLBUSCH V., GINSBURG L., MEIN P. & MORALES J. 1992. — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26 (2/3): 65-118.
- BRUNET M. 1979. — *Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Eocène-Oligocène en Europe*. Fondation Singer-Polignac (ed.), Paris, 281 p.
- BRUNET M., BONIS L. DE & MICHEL P. 1987. — Les grands Rhinocerotidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe occidentale : intérêt biostratigraphique. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 10 : 59-66.
- BURNETT G. T. 1830. — Illustrations of the Quadrupeda, or Quadrupeds, being the arrangement of the true four-footed beasts indicated in outline. *Quarterly Journal of Science*: 336-353.
- CERDEÑO E. 1989. — *Revision de la sistematica de los rinocerontes del Neogeno de Espana*. Thèse de Doctorat, Ediciones de la Universidad Complutense, Madrid, 429 p.
- CERDEÑO E. 1992a. — Spanish Neogene Rhinoceroses. *Palaeontology* 35 (2): 297-308.
- CERDEÑO E. 1992b. — New remains of the Rhinocerotid *Hispanotherium matritense* at La Retama site: Tagus Basin, Cuenca, Spain. *Geobios* 25 (5): 671-679.
- CERDEÑO E. 1993. — Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Rhinocerotidae, Mammalia) du Miocène moyen de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4^e série, section C*, 15 (1-4): 25-77.
- CERDEÑO E. 1995. — Cladistic analysis of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum Novitates*, n° 3143: 1-25.
- CERDEÑO E. 1996. — Rhinocerotidae from the Middle Miocene of the Tung-gur Formation, Inner Mongolia (China). *American Museum Novitates*, n° 3184: 1-43.
- CERDEÑO E. & ALBERDI M. T. 1983. — Estudio descriptivo del esqueleto postcranial de *Hispanotherium matritense* del yacimiento mioceno de Torrijos (Toledo). *Estudios geológicos*, Madrid 39: 225-235.
- CERDEÑO E. & IÑIGO C. 1997. — *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae) de la ciudad de Madrid (España) y su relacion con el paleoambiente del Aragoniense medio (Mioceno medio). *Revista Española de Paleontología* 12 (1) : 80-90.
- CERDEÑO E. & NIETO M. 1995. — Evolution of Rhinocerotidae in Western Europe. Influence of climatic changes. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology* 114: 325-338.
- CHAKRABORTY S. 1972. — On some cranial features of the living asian genera of the family Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). *Proceedings of the Zoological Linnean Society, Calcutta* 25: 123-128.
- CHEN GUANFANG 1977. — A new genus of Iranotheriinae of Ningxia. *Vertebrata PalAsiatica* 15 (2): 143-147. [en Chinois]
- CHOW BENSUN 1979. — The fossil Rhinocerotides of Locality 1, Choukou-tien. *Vertebrata PalAsiatica* 17 (3): 236-258.
- CHOW MINCHEN 1958. — New Elasmotherine Rhinoceroses from Shansi. *Vertebrata PalAsiatica* 2 (2-3): 131-142. [en Chinois, résumé en Anglais].
- COPE E. D. 1873. — Synopsis of new Vertebrata from the Tertiary of Colorado obtained during the summer of 1873. *Government Printing Office, Washington*: 1-19.
- COPE E. D. 1879. — On the Extinct Species of Rhinocerotidae of North America and their Allies. *Bulletin of the United States Geological & Geographic Survey* 5: 227 p.
- COPE E. D. 1887a. — The Perissodactyla. *American Naturalist* 21: 985-1007.
- COPE E. D. 1887b. — The Perissodactyla. *American Naturalist* 21: 1060-1076.
- COPE E. D. 1889 — The Proboscidea. *American Naturalist* 23: 191-211.
- CROUZEL F., DURANTHON F. & GINSBURG L. 1988. — Découverte d'un riche gisement à petits et grands mammifères d'âge Orléanien dans le département du Gers (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes* 307: 101-104.
- CRUSAFONT M. & VILLALTA J. F. 1947. — Sobre un interesante rinoceronte (*Hispanotherium* nov. gen.) del Mioceno del valle de Manzanares. Nota preliminar. *Las Ciencias*, Madrid 12 (4) : 869-883.
- CRUSAFONT M., VILLALTA J. F. & TRUYOLS J. 1955. — El Burdigaliense continental de la Cuenca del Vallés-Penedés. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico. Barcelona* 12, 272 p.
- CUVIER G. 1817. — *Le Règne animal distribué d'après son Organisation. Tome I, contenant l'introduction, les mammifères et les oiseaux*. 15 vol. Déterville, Paris.

- CUVIER G. 1822-1834. — *Recherches sur les ossements fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. 4^{ème} édition, G. Dufour et E. d'Ocagne, Paris, 10 vol.
- DAMPELI N. 1939. — Noviyе nakhodki elasmotheriye. *Bulletyn Kommitatiye izoutcheniyou tchetvertitnogo perioda*. [en Russe].
- DARLU P. & TASSY P. 1993. — *La reconstruction phylogénétique. Concepts et méthodes*. Collection Biologie théorique. Masson, Paris, 7, 245 p.
- DASHZEVEG D. 1991. — Hyracodontids and rhinocerotids (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the Paleogene of Mongolia. *Palaeovertebrata* 21 (1-2): 1-84.
- DAWSON M. R. 1999. — 46. Bering down: Miocene dispersals of land mammals between North America and Europe, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich: 473-483.
- DESMAREST A. G. 1820. — *Mammalogie ou description des espèces de mammifères*. Agasse, Paris, 555 p.
- DESMOULINS 1824. — *Dictionnaire classique d'Histoire naturelle*, Baudouin Frères, Paris, 6 : 92.
- DOLLO L. 1885. — Rhinocéros vivants et fossiles. *Revue des Questions Scientifiques* 17 : 293-299.
- DURANTHON F. 1991. — Biozonation des molasses continentales oligomiocènes de la région toulousaine par l'étude des mammifères. Apports à la connaissance du bassin d'Aquitaine (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes, Série 2*, 313 : 965-970.
- DUVERNOY G. L. 1852. — Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, 7*, 144 p.
- DUVERNOY G. L. 1853a. — Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 36 : 117-125.
- DUVERNOY G. L. 1853b. — Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 36 : 169-176.
- DUVERNOY G. L. 1855. — Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Archives du Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, 8*, 144 p.
- FARRIS J. S. 1969. — A successive approximation approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374-385.
- FARRIS J. S. 1970. — Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology* 19: 83-92.
- FARRIS J. S. 1988. — *Hennig86 reference. Version 1.5*. Port Jefferson Station, New York. [Logiciel et Guide].
- FARRIS J. S. 1995. — *Guide to the Parsimony Jackknifer Version 4.22, 95103*, Molekyläsystemariska laboratoriet Naturhistoriska riksmuseet, Stockholm. Logiciel et manuel.
- FISCHER G. 1808. — Programme d'Invitation aux Séances Publiques de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou 4 : 19-20.
- FISCHER G. 1809. — Sur "l'*Elasmotherium*" et le "*Trogontherium*". *Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 2 : 250-260.
- FISCHER G. 1814. — *Zoognosia. Tabulis synopticis illustrata, in usum Praelectionum Academiae Imperialis Medicochirurgiae*. Mosquensis Edita, Nicolai Sergeidis Vsevolozsky, Moscou 13: 694.
- FISCHER G. 1842. — Nachtrag zur Geschichte des *Elasmotherium*. *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou* 15 : 457-461.
- FISCHER M. S. 1986. — Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria. Zugleich ein Beitrag zur Anpassungsgeschichte der Procaviidae. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 84 : 1-132.
- FISCHER M. S. 1989. — Hyracoids, the sister-group of perissodactyls, in PROTHERO D. R. & SCHÖCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 37-56.
- FISCHER M. S. & Tassy P. 1993. — The interrelation between Proboscidea-Sirenia-Hyracoidea-Mesaxonia: the morphological evidence, in SZALAY F. S., NOVACEK M. J. & MCKENNA M. C. (eds), *Mammal phylogeny: placentals*, Springer Verlag, New York: 217-234.
- FLESSA K. W. & JABLONSKI D. 1983. — Extinction is here to stay. *Paleobiology* 9: 315-321.
- FLYNN L. J., JACOBS L. L. & CHEEMA I. U. 1986. — Baluchimyinae, a new Ctenodactylid rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *American Museum Novitates* n° 2841: 1-58.
- FOREY P. 2001. — Les fossiles et la systématique, in TASSY P. & DE RICQLÈS A. (éds.), *Systématique et Paléontologie. Biosystema* 19: 3-28.
- FORSTER-COOPER C. 1911. — *Paraceratherium bugtiense*, a new genus of Rhinocerotidae from the Bugti Hills of Baluchistan. Preliminary notice. *Annals and Magazine of natural History* 8: 711-716.
- FORSTER-COOPER C. 1913. — *Thaumastotherium osborni*, a new genus of perissodactyls from the Upper Oligocene deposits of the Bugti Hills of Baluchistan. Preliminary notice. *Annals and Magazine of natural History* 12: 376-381.
- FORSTER-COOPER C. 1915. — New genera and species of mammals from the Miocene deposits of Baluchistan. Preliminary notice. *Annals and Magazine of natural History* 16: 404-410.
- FORSTER-COOPER C. 1934. — XIII. The Extinct Rhinoceroses of Baluchistan. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 223: 569-616.
- FORTELIUS M. 1990. — Rhinocerotidae from Pasalar, middle Miocene of Anatolia (Turkey). *Journal of Human Evolution* 19: 489-508.
- FORTELIUS M. & HEISSIG K. 1989. — The phylogenetic relationships of the Elasmotheriini (Rhinocerotidae, Mamm.). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München* 29: 227-233.
- FORTELIUS M., WERDELIN L., ANDREWS P., BERNOR R. L., GENTRY A., HUMPHREY L., MITTMANN H.-W. & VIRANTA S. 1996. — 31. Provinciality, diversity, turnover, and paleoecology in land mammal faunas of the Later Miocene of Western Eurasia, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, New York: 414-448.
- GABE M. 1967. — Le squelette. Cartilage, tissu osseux et ostéogénèse, in GRASSÉ P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie. Tome XVI, Fascicule 1: Mammifères*. Masson, Paris. 16 (1) : 236-333.
- GABUNIA L. 1973. — *La faune de Vertébrés fossiles de Belometcheskaia*. Tbilissi (Metsniereba), 136 p. [en Russe].
- GABUNIA L. 1981. — Traits essentiels de l'évolution des faunes de Mammifères néogènes de la région mer Noire-Caspienne. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4^e série, 3 (2), section C* : 195-204.
- GAUDRY A. 1887. — Sur l'*Elasmotherium*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 105 : 845-847.

- GAUDRY A. 1888. — Sur l'*Elasmotherium*. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 106 : 997.
- GAUDRY A. & BOULE M. 1888. — L'*Elasmotherium*. Matériaux pour l'histoire des temps quaternaires. F. Savy, Paris 3 : 83-104.
- GERAADS D. & KOUFOS G. 1990. — Upper Miocene Rhinocerotidae (Mammalia) from Pentalophos-1, Macedonia, Greece. *Palaeontographica Abteilung A, Stuttgart* 210 (4-6): 151-168.
- GHEERBRANT E., SUDRE J. & CAPPETTA H. 1996. — A Palaeocene proboscidean from Morocco. *Nature* 383: 68-70.
- GIEBEL C. G. 1852. — *Allgemeine Paleontologie*. Verlag von Ambrosius Abel, Leipzig, 414 p.
- GIEBEL C. G. 1855. — *Die Säugethiere in Zoologischer, Anatomischer und Paleontologischer Beziehung umfassend dargestellt*. Leipzig, 8 vol., 1108 p.
- GILL T. 1872. — Arrangement of the families of mammals with analytic tables. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 11 (230): 1-98.
- GINSBURG L. 1990. — The Faunas and Stratigraphical Subdivisions of the Orléanian in the Loire Basin (France), in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 157-176.
- GINSBURG L. & ANTUNES M. T. 1979. — Les Rhinocérotidés du Miocène inférieur et moyen de Lisbonne (Portugal). Succession stratigraphique et incidences paléogéographiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 288, série D : 493-495.
- GINSBURG L. & BULOT C. 1984. — Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène de Bézian à La Romieu (Gers). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4^{ème} série, 6 (4), Section C : 353-377.
- GINSBURG L., MAUBERT F. & ANTUNES M. T. 1987. — Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4^{ème} série, 9 (3), section C : 303-311.
- GINSBURG L., BROIN F. de, CROUZEL F., DURANTHON F., ESCUILLIÉ F., JUILLIARD F. & LASSAUBE S. 1991. — Les vertébrés du Miocène inférieur de Barbotan-les-thermes (Gers). *Annales de Paléontologie* 77 (3) : 161-216.
- GLADENKOV Y. B. 1992. — Correlation of the Neogene climatic fluctuations in Northern regions. *Paleontologia i Evolucio, Sabadell* 24-25: 441-443.
- GLOGER C. W. L. 1841. — *Gemeinnütziges Hand- und Hilfsbuch der Naturgeschichte*. I. Breslau, 495 p.
- GRAY J. E. 1821. — On the natural arrangements of vertebrate animals. *London Medical Repository* 15 (88): 296-310.
- GRAY J. E. 1867. — Observations on the preserved specimens and skeletons of the Rhinocerotidae in the collections of the British Museum and Royal College of Surgeons, including the description of 3 new species. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 1003-1022.
- GREGORY W. K. & COOK H. J. 1928. — New materials for the study of evolution. A series of primitive rhinoceros skulls (*Trigonias*) from the lower Oligocene of Colorado. *Proceedings of the Colorado Museum of Natural History* 8: 1-39.
- GROMOV I. M. & BARANOV G. I. 1981. — Catalogue des Mammifères de l'URSS, du Pliocène à l'Actuel. *Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Nauk, Léningrad*, 456 p. [en Russe].
- GROMOVA V. 1932. — Beiträge zur Kenntnis der quartären fauna des wolgabietes und des geschichte der säugetiere osteuropas und nordasiens überhaupt. *Travaux de la commission des études Quaternaires* 2 : 69-108.
- GROVES C. P. 1967. — On the Rhinoceroses of South East Asia. *Säugetierkundliche Mitteilungen, München* 3 : 221-237.
- GROVES C. P. 1972. — *Ceratotherium simum*. *Mammalian species* 8: 1-6.
- GROVES C. P. 1983. — Phylogeny of the living species of Rhinoceros. *Sonderdruck aus Zeitschrift für Zoologische, Systematik und Evolutionsforschung* 21 (4): 293-313.
- GROVES C. & GUÉRIN C. 1980. — Le *Rhinoceros sondaicus annamiticus* (Mammalia, Perissodactyla) d'Indochine: distinction taxonomique et anatomique, relations phylétiques. *Geobios* 13 (2) : 199-208.
- GUAN JIAN 1988. — The Miocene strata and mammals from Tongxin, Ningxia and Guanghe, Gansu. *Memoirs of Beijing Natural History Museum* 42: 1-21.
- GUAN JIAN & VAN DER MADE J. 1993. — Fossil Suidae from Dingjiaergou near Tongxin, China. *Memoirs of Beijing Natural History Museum* 53: 151-199.
- GUAN JIAN, HU SHUSHENG & YANG XIAOSHAN 1998. — Rhinocerotidae from Middle Miocene of Tongxin, Ningxia. *Memoirs of Beijing Natural History Museum* 56: 147-151.
- GUAN JIAN, ZHANG YAN & ZHANG YONGCHAO 1999. — A new type of Elasmotherids from Xunyi of Shaanxi Province. *Album of Research Manuscripts for the 7th Conference of Chinese Society of Vertebrate Paleontology, Beijing*: 61-63.
- GUBKIN I. M. 1914. — Note sur l'âge des couches à *Elasmotherium* et *Elephas* de la presqu'île Taman. *Bulletin de l'Académie des Sciences, Saint-Petersbourg* 8 (6) : 587-590. [en Russe].
- GUÉRIN C. 1976. — Les Périssodactyles : Rhinocérotidés, in LUMLEY H. de (ed.), *La Préhistoire française* 1 (1). Éditions du CNRS, Paris : 105-108.
- GUÉRIN C. 1980. — *Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles*. Documents du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon, Sciences de la Terre 79, 3 volumes, 1184 p.
- GUÉRIN C. 1982. — Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 15 (4) : 169-182.
- GUÉRIN C. 1990. — Biozones or Mammal Units? Methods and limits in Biochronology, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 119-130.
- GUÉRIN C. 2000. — The Neogene rhinoceroses of Namibia. *Paleontologia africana* 36: 119-138.
- GUÉRIN C., MOURER-CHAUVIRÉ C., BALLESSIO R., FAURE M. & DEBARD E. 1983. — Biostratigraphie comparée des faunes de grands mammifères et d'oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale et en URSS d'Europe. *Bulletin de l'Association Française des études sur le Quaternaire* 2/3 : 133-144.
- HAECKEL E. 1866. — *Generelle Morphologie der Organismen. Allgemein Grundzüge der Organischen Formen-Wissenschaft. Band 1: Allgemeine Anatomie der Organismen*. Reimer, Berlin, 462 p.

- HAMILTON W. 1973. — North African lower Miocene rhinoceroses. *Bulletin of the British Museum of Natural History* 24 (6): 351-395.
- HANSON C. B. 1989. — *Teletaceras radinskyi*, a new primitive rhinocerotid from the late Eocene Clarno Formation, Oregon, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 379-398.
- HAQ B. U., HARDENBOL J. & VAIL P. R. 1987. — Mesozoic and Cenozoic chronostratigraphy and cycles of sea-level change. In *Sea-level changes. An integrated approach*, SEPM Spec. Publ. 42: 71-108.
- HARRISON J. A. & MANNING E. M. 1983. — Extreme carpal variability, in *Teleoceras* (Rhinocerotidae, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 3: 58-64.
- HATCHER J. B. 1894. — On a small collection of vertebrate fossils from the Loup Fork beds of northwestern Nebraska; with note on the geology of the region. *American Naturalist* 28: 236-248.
- HAY O. P. 1902. — Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. *Bulletin of the United States Geological Survey* 179: 1-868.
- HEISSIG K. 1969. — Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge* 138: 1-133.
- HEISSIG K. 1972. — Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge* 152: 1-112.
- HEISSIG K. 1973. — Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). *Säugetierkunde Mitteilungen, München* 40 (21): 25-30.
- HEISSIG K. 1974a. — Neue Elasmotheriini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München* 14: 21-35.
- HEISSIG K. 1974b. — *Prosantorhinus* pro *Brachypodella* Heissig 1972 (Rhinocerotidae, Mammalia) (= non *Brachypodella* Beck 1837 [Gastropoda]). *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München* 14 (37): 37.
- HEISSIG K. 1975. — Rhinocerotidae aus dem Jungtertiär Anatoliens. *Geologische Jahrbuch, Hannover B* 15: 145-151.
- HEISSIG K. 1976. — Rhinocerotidae (Mammalia) aus der *Anchitherium*-Fauna Anatoliens. *Geologische Jahrbuch, Hannover B* 19: 3-121.
- HEISSIG K. 1989. — The Rhinocerotidae, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 399-417.
- HEISSIG K. 1996. — The stratigraphical range of fossil rhinoceroses in the Late Neogene of Europe and the Eastern Mediterranean, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, New York: 339-347.
- HEISSIG K. 1999. — 16. Family Rhinocerotidae, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich: 175-188.
- HENNIG W. 1966. — *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana, 263 p.
- HERNANDEZ-PACHECO E. 1914. — Los Vertebrados terrestres del Mioceno de la Península Ibérica. *Memorias de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Madrid* 9 (4): 443-488.
- HERRAÉZ E. 1994. — *Micromamíferos (Roedores y Lagomorfos) del Mioceno del Área de Madrid: estudio sistemático y biostratigráfico*. Thèse de Doctorat, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense, Madrid, 338 p.
- HOOIJER D. A. 1966. — Miocene Rhinoceroses of East Africa. *Bulletin of the British Museum of Natural History, Geology Series, London*, 13, 2 (Fossil Mammals of Africa, 21): 117-190.
- HOOIJER D. A. 1973. — Additional Miocene to Pleistocene Rhinoceroses of Africa. *Zoologische Mededelingen, Leiden* 46: 149-178.
- HOOIJER D. A. 1978. — 19- Rhinocerotidae, in MAGLIO V. J. & COOKE H. S. B. (eds) *Evolution of African Mammals*, Harvard University Press, Harvard: 371-378.
- HOOIJER D. A. 1984. — A primitive ceratomorph (Perissodactyla, Mammalia) from the Early Tertiary of Europe, in PATTERSON C. (ed.), *Vertebrate structure and history. Zoological Journal of the Linnean Society* 82 (1-2): 229-244.
- HOOIJER D. A. 1989. — Character polarities in early perissodactyls and their significance for *Hyracotherium* and infraordinal relationships, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 79-101.
- HUANG WUANPO & YAN DEFA 1983. — New material of *Elasmotherium* from Shennongjia, Hubei. *Vertebrata Palasiatica* 21 (3): 223-229.
- HUXLEY T. H. 1869. — *An Introduction to the Classification of Animals*. Churchill, London, 303 p.
- IÑIGO C. 1993. — *Estudio de los Perisodáctilos del yacimiento Mioceno de Córcoles (Guadalajara)*. Thèse de Doctorat. Universidad Complutense, Madrid, 559 p.
- IÑIGO C. 1994. — *Protaceratherium platyodon* (Rhinocerotidae, Mammalia) del yacimiento Mioceno de Córcoles (Guadalajara, España). *Estudios Geológicos, Madrid* 50: 247-252.
- IÑIGO C. & CERDEÑO E. 1997. — The *Hispanotherium matritense* (Rhinocerotidae) from Córcoles (Guadalajara, Spain): its contribution to the systematics of the Miocene Iranotheriina. *Geobios* 30 (2): 243-266.
- INTERNATIONAL COMMISSION ON ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature, 4^{ème} édition*. The International Trust for Zoological Nomenclature. London, 306 p.
- KAUP J. J. 1832. — *Description d'Ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Musée grand-ducal de Darmstadt*. Heyer, J. G., Darmstadt, 16 pp.
- KAUP J. J. 1840. — Ueber die *Elasmotherium*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Paläontologie, 1840*: 452-456.
- KAUP J. J. 1841. — Ueber die *Elasmotherium*. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie, Geognosie und Paläontologie, 1841*: 241.
- KERSENSTEIN N. 1892. — Revue de presse. *L'Anthropologie, Paris* 3: 78-86.
- KEYSERLING A. 1842. — Beobachtungen eines *Elasmotherium*. *Bulletin des Sociétés Naturalistes de Moscou* 15: 454-457.
- KILLGUS H. 1923. — Unterpliozäne Säuger aus China. *Paläontologische Zeitschrift* 5 (3): 251-257.
- KITCHING I. J., FOREY P. L., HUMPHRIES C. J. & WILLIAMS D. M. 1998. — *Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis, 2^{ème} édition*.

- The Systematics Association publication n° 11. Oxford University Press, Oxford: 228 p.
- KITTL E. 1886. — Zur Kenntniss der fossilen Säugethierfauna von Maragha. *Annalen die Naturhistorisches Museum von Wien* 1 : 5-7.
- KITTL E. 1887. — Beiträge zur Kenntniss der fossilen Säugethiere von Maragha in Persien. 1. Carnivoren. *Annalen des naturhistorisches Hofmuseums von Wien* 2 : 317-350.
- KITTS D. B. 1956. — American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 110 : 1-60.
- KLUGE A. G. & FARRIS J. S. 1969. — Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology* 18 (1) : 1-32.
- KRETZOI M. 1942. — Bemerkungen zum System der nach-miozänen Nashorn-Gattungen. *Földtany Közöly* 72 : 309-318.
- KRETZOI M. 1943. — *Gobitherium* n.g. (Mamm. Rhinoc.). *Földtany Közöly* 73 : 268-271.
- LARTET E. 1837. — Note sur les ossements fossiles des terrains tertiaires de Simorre, de Sansan, etc., dans le département du Gers, et sur la découverte récente d'une mâchoire de singe fossile. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 4 : 85-93.
- LECOINTRE G. & LE GUYADER H. 2001. — *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, 543 p.
- LEIDY J. 1871. — Report on the vertebrate fossils of the Tertiary formations of the West. *Annals and Reports of the United States geological and geographic Survey, Hayden* 2 : 340-370.
- LEOPOLD E. B., LIU GENGWU & SCOTT C.-P. 1992. — 20. Low-biomass vegetation in the Oligocene ?, in PROTHERO D. R. & BERGGREN W. A. (eds), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*, Princeton University Press, Princeton : 399-420.
- LESSERTISSEUR J. & SABAN R. 1967. — Le squelette. Squelette appendiculaire, in GRASSÉ P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie. Tome XVI, Fascicule 1: Mammifères*. Masson, Paris 16 (1) : 709-1078.
- LINNÉ C. 1758. — *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. 1: *Regnum animale*. 10^{ème} édition, Stockholm.
- LINNÉ C. 1766. — *Systema Naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Vol. 1: *Regnum animale*. 10^{ème} édition, Stockholm [12^{ème} édition de Linné (1735)].
- LOOSE H. 1975. — Pleistocene Rhinocerotidae of W. Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and SE Asia. *Scripta geologica* 33 : 1-59.
- LUCAS F. A. 1900. — A new rhinoceros, *Trigonias osborni*, from the Miocene of South Dakota. *United States National Museum Proceedings* 23 : 221-224.
- LUCAS S. G. & BAYSHASHOV B. U. 1996. — The giant rhinoceros *Paraceratherium* from the late Oligocene at Aktau Mountain, southeastern Kazakhstan, and its biochronological significance. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Mitteilungen*, Stuttgart 9 : 539-548.
- LUCAS S. G. & EMRY R. J. 1996. — Early record of indricothere (Mammalia: Perissodactyla: Hyracodontidae) from the Aral Sea region of western Kazakhstan. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109 (2) : 391-396.
- LYDEKKER R. 1883. — Siwalik selenodont Suina. *Paleontologia Indica, series* 10, 2 : 142-177.
- LYDEKKER R. 1886. — *Catalogue of the Fossil Mammalia in the British Museum (Natural History)*. Part III: *The order Ungulata, suborders Perissodactyla, Toxodontia, Condylarthra, and Amblypoda*. British Museum, London.
- MADDEN C. T. & VAN COUVERING J. A. 1976. — The Proboscidean Datum Event: Early Miocene migration from Africa. *Geological Society of America, Abstracts and Program*, 992.
- MAINKA S. A. 1997. — *Rhino progress ? The response to CITES resolution conf. 9.14 CITES-TRAFFIC* (eds), London, 27 p.
- MALDONADO E., MAZO A. V. & ALFÉREZ F. 1983. — Los mastodontes (Proboscidea, Mammalia) del Orleaniense medio de Córcoles (Guadalajara). *Estudios Geológicos* 39 : 431-449.
- MARSH O. C. 1875. — Notice of new Tertiary mammals. IV. *American Journal of Sciences and Arts* 109 (51) : 239-250.
- MATTHEW W. D. 1924. — Notes (October 3). *American Museum Novitates* n° 148 : 5.
- MATTHEW W. D. 1931. — Critical observations on the phylogeny of the Rhinoceroses. *University of California Publications, Bulletin of the Department of Geological Sciences* 20 (1) : 1-9.
- MATTHEW W. D. & GRANGER W. 1925. — The smaller Perissodactyls from Irudin Manha formation, Eocene of Mongolia. *American Museum Novitates* n° 199 : 9 p.
- MCKENNA M. C. 1975. — Toward a phylogenetic classification of the Mammalia, in LUCKETT W. P. & SZALAY F. S. (eds.), *Phylogeny of the Primates*, Plenum Press, New York : 21-46.
- MCKENNA M. C. & BELL S. K. 1997. — *Classification of Mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 631 p.
- MEAD A. 2000. — Sexual dimorphism and paleoecology in *Teleoceras*, a North American Miocene rhinoceros. *Paleobiology* 26 : 689-706.
- MECQUENEM R. DE 1908. — Contribution à l'étude du gisement de vertébrés de Maragha et de ses environs. *Annales d'Histoire Naturelle, Paris* 1 (1) : 27-79.
- MECQUENEM R. DE 1924. — Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. *Annales de Paléontologie* 13 : 133-160.
- MEIN P. 1975. — Biozonation du Néogène méditerranéen à partir de mammifères, in SENES J. (ed.), "Report on Activity of the RCMS Working groups (1971-1975)", Veda, Bratislava : 78-81.
- MEIN P. 1990. — Updating of MN Zones, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds) *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series : 73-90.
- MEIN P. 1999. — Biochronologie et phases de dispersion chez les Vertébrés cénozoïques. *Bulletin de la Société Géologique de France* 170 (2) : 195-204.
- MEYER H. VON 1832. — *Palaeologica, zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe*, Frankfurt, 560 p.
- MILNE-EDWARDS M. H. 1868. — Observations sur le Stéréocère de Gall. *Annales de Sciences Naturelles, Zoologie et Paléontologie, 5^{ème} série*, 10 : 203-221.
- MORET L. 1948. — *Manuel de Paléontologie animale, 2^{ème} édition*. Masson, Paris, 745 p.
- NAKAYA H., PICKFORD M., YASUI K. & NAKANO Y. 1987. — Additional large mammalian fauna from the Namurungule Formation, Samburu Hills, Northern Kenya. *African Study Monographs, Suppl.* 5 : 79-129.

- NIKIFOROVA K. V. 1974. — Villafranchian of Eastern Europe. *Mémoires du Bureau de recherches géologiques et minières* 78 (1): 230-233.
- NORELL M. A. 1992. — Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny, in NOVACEK M. J. & WHEELER Q. D. (eds), *Extinction and phylogeny*, Columbia University Press, New York: 88-118.
- ORLOV Y. A. 1930. — Neue Funde fossiler Säugetiere in Sibirien. *Travaux du Muséum Géologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 7: 159-166.
- ORLOV Y. A. 1939. — La faune de Pavlodar. *Priroda* 4: 64-67 [en Russe].
- ORLOV Y. A. & GROMOVA V. I. 1962. — *Osnovy paleontologii*. Vol. XIII, Mammifères. Moscou. [en Russe].
- ORLOV Y. A. & GROMOVA V. I. 1968. — *Fundamentals of paleontology. Vol. XIII, Mammals*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem.
- OSBORN H. F. 1892. — Fossil mammals of the Wahsatch and Wind River Beds. Collections of 1891. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 4 (11): 81-147.
- OSBORN H. F. 1898. — The extinct rhinoceroses. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 1 (3): 75-164.
- OSBORN H. F. 1899. — Frontal horn on *Aceratherium incisivum*, relation of the type to *Elasmotherium*. *Science* 9: 161-162.
- OSBORN H. F. 1900. — Phylogeny of Rhinoceroses of Europe. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 13: 229-267.
- OSBORN H. F. 1904. — New Miocene rhinoceroses with revision of known species. *Memoirs of the American Museum of Natural History* 20 (27): 307-326.
- OSBORN H. F. 1923. — *Baluchitherium grangeri*, a giant hornless rhinoceros from Mongolia. *American Museum Novitates* n° 78: 1-15.
- OSBORN H. F. 1924. — *Serridentinus* and *Baluchitherium*, Loh Formation, Mongolia. *American Museum Novitates* n° 148: 1-5.
- OSBORN H. F. & GRANGER W. 1932. — *Platybelodon grangeri*, three growth-stages, and a new Serridentine from Mongolia. *American Museum Novitates* n° 537: 1-13.
- OWEN R. 1845. — *Odontograph: or a Treatise on the comparative anatomy of the teeth, their physiological relations, mode of development, and microscopic structure, in the vertebrate animals*. Baillères, London, 655 p.
- OWEN R. 1848. — *The archetype and homologies of the vertebrate skeleton*. Baillères, London, 203 p.
- OWEN R. 1860. — *Palaeontology: or a Systematic summary of extinct animals and their geological relations*. A. and C. Black, Edinburgh, 463 p.
- PAVLOW M. 1888. — Étude sur l'histoire paléontologique des Ongulés. II. Le développement des Equidae, Rhinocerotidae et Tapiridae. *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou* 2 (2) : 135-182.
- PAVLOW M. 1892. — VI. Les Rhinocéridés de la Russie et le développement des Rhinocéridés en général, in Etudes sur l'histoire paléontologique des ongulés. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou* 2 : 147-231.
- PAVLOW M. 1916. — Nakhodka *Elasmotherium sibiricum* v stravropolskoi gub. i v drugikh miestakh. *Obshchestvo liubitelee estestvoznaniia, antropologii i etnografii, Moscou*, 5: 67-68 [en Russe].
- PAVLOW M. 1933. — Faune des mammifères fossiles trouvés dans l'ancien gouvernement de Saratov près de la ville de Khvalinsk au bord du Volga. *Travaux de la commission des études du Quaternaire, Moscou* 3: 167-172.
- PENNY M. 1988. — *Rhinos, endangered species*. Facts on File, New York, 116 p.
- PICKFORD M. 1986. — Geochronology of Miocene higher primates faunas of East Africa, in ELSE J. C. & LEE P. C. (eds), *Primate evolution*, Cambridge University Press, Cambridge: 19-34.
- PICKFORD M. 1988. — The age(s) of Bugti Fauna(s), Pakistan, in University of Hong Kong (ed.), *The palaeoenvironment of East Asia from Mid-Tertiary* 2: 937-955.
- PICETET F.-J. 1853-1857. — *Traité de paléontologie*. Vol. I (1853, 684 p.) ; Vol. II (1854, 727 p.) ; Vol. III (1855, 654 p.) ; Vol. IV (1857, 768 p.). 2^{ème} édition, J.B. Baillière, Paris.
- PIDOPLITCHKO I. G. 1938. — Oglyad paleontologitchnikh znakhidok za 1917-1927 rr. Tsh. 1. V kn. "Materiali do vivtchenniia minoulikh faun URCR", *Académie des Sciences de l'URCR, Zoologie et Biologie*, 176 p.
- PILGRIM G. E. 1910. — Notice on new mammal genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India, Calcutta* 15 (1): 63-71.
- POCOCK R. I. 1945. — The nasal septum in existing Asiatic Rhinoceroses. *Annals and Magazine of Natural History, London*, 22: 341-344.
- PÖHLIG H. & KAYSER, E. 1885. — Ueber eine Hipparionen-Fauna von Maragha in Nordpersien, über fossile Elefantenreste Kaukasiens und Persiens und über die Resultate einer Monographie der fossilen Elefanten Deutschlands und Italiens. *Zeitschrift Deutschen geologische Gesellschaft*: 1022-1027.
- PRADO C. DE 1864. — *Descripcion física y geológica de la provincia de Madrid*. Junta General de Estadística, Madrid, 219 p.
- PROTHERO D. R. 1998. — 42 Rhinocerotidae, in JANIS C. M., SCOTT K. M. & JACOBS L. L. (eds), *Evolution of Tertiary mammals of North America. Vol. 1: Terrestrial carnivores, ungulates and ungulatelike mammals*, Cambridge University Press, Cambridge: 595-605.
- PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. 1989a. — Origin and evolution of the Perissodactyla. Summary and synthesis, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 504-529.
- PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. 1989b. — Classification of the Perissodactyls, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 530-539.
- PROTHERO D. R., MANNING E. & HANSON C. B. 1986. — The phylogeny of the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society* 87: 341-366.
- PROTHERO D. R., GUÉRIN C. & MANNING E. 1989. — The History of the Rhinocerotidae, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 322-340.
- QIU ZHANXIANG 1990. — The Chinese Neogene Mammalian Biochronology - Its Correlation with the European Neogene Mammalian Zonation, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds) *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 527-556.
- QIU ZHANXIANG & QIU ZHUDING 1995. — Chronological sequence and subdivision of Chinese Neogene mammalian faunas. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoclimatology* 116: 41-70. [traduction de W. Downs].
- QIU ZHANXIANG & XIE JUNYI 1998. — Notes on *Parelasmotherium* and *Hipparion* fossils from Wangji, Dongxiang, Gansu. *Vertebrata Palasiatica* 36 (1): 13-23. [en Chinois, résumé en Anglais].

- QIU ZHANXIANG, WU WENYU & QIU ZHUDING 1999. — 44. Miocene Mammal Faunal Sequence of China: Palaeozoogeography and Eurasian Relationships, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich: 443-455.
- RADINSKY L. B. 1965. — Early Tertiary Tapiroidea of Asia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 129: 185-263.
- RADINSKY L. B. 1966. — The Families of the Rhinocerotidea (Mammalia, Perissodactyla). *Journal of Mammalogy*, New York 47 (4): 631-639.
- RINGSTRÖM T. J. 1923. — *Sinotherium lagrelii*, a new fossil rhinocerotid from Shansi. *Bulletin of the Geological Survey of China* 5 (1): 91-93.
- RINGSTRÖM T. J. 1924. — Nashörner der *Hipparion*-Fauna Nord-Chinas. *Geological Survey of China, Series C*, 11 (4), 156 p.
- ROGER O. 1904. — Wirbeltierreste aus dem Obermiocän der bayerisch-schwäbischen Hochebene. Part 5. *Bericht des Naturwissenschaftlichen Vereins für Schwaben und Neuburg* 36: 1-21.
- RÖGL F. 1999. — 3. Circum-Mediterranean Miocene Paleogeography in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich: 39-48.
- ROMAN F. 1924. — Contribution à l'étude de la faune de Mammifères des Littorinienkalk (Oligocène supérieur) du bassin de Mayence. Les Rhinocéros. *Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 7 (6) : 1-54.
- ROMAN F. & VIRET J. 1930. — Le Miocène continental de l'Armagnac et le gisement burdigalien de La Romieu (Gers). *Livre Jubilaire de la Société géologique de France* : 577-604.
- ROMAN F. & VIRET J. 1934. — La faune de Mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mémoires de la Société Géologique de France*, N^o 16, série, 21, 67 p.
- ROWE T. 1988. — Definition, diagnosis, and origin of Mammalia. *Journal of vertebrate Paleontology* 8: 1-39.
- SARAÇ G. 1978. — A new *Hispanotherium* species (Mammalia, Rhinocerotidae): *Hispanotherium alpani* n. sp. from the upper Miocene of southwest Anatolia. *Bulletin of the Mineral Research and Exploitation Institute of Turkey* 89: 90-95.
- SARAÇ G. 1994. — *The Biostratigraphy and Palaeontology of the Rhinocerotidae (Mammalia-Perissodactyla) of the continental Neogene sediments in the Ankara region*. Thèse de Doctorat, Université d'Ankara, 214 p. [en Turc].
- SCHAURTE W. T. 1964. — Darstellung eines *Elasmotherium* in der Felsmalerei von Rouffignac. *Natur und Museum*, Frankfurt am Main 94 (9) : 354-356.
- SCHLOSSER M. 1902. — Beiträge zur Kenntnis des Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. *Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 5 (9) : 117-258.
- SCHLOSSER M. 1903. — Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odonatographie der recenten Antilopen. *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaft* 22: 1-221.
- SCHLOSSER M. 1921. — Neuere Funde von Wirbeltieren besonders Säugtieren im Tertiär un Pleistocän der Iberischen Halbinsel. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* : 436-444.
- SCHOCH R. M. 1984. — Two unusual specimens of *Helalates* in the Yale Peabody Museum collections and some comments on the ancestry of the Tapiridae (Perissodactyla, Mammalia). *Postilla*, 193, 20 p.
- SCHOCH R. M. 1989. — A brief historical review of perissodactyl classification, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York: 13-23.
- SCOTT W. B. 1941. — Perissodactyla. The mammalian fauna of the White River Oligocene. *Transactions of the American Philosophical Society (New Series)* 28: 747-980.
- SCOTT W. B. & OSBORN H. F. 1883. — On the skull of the Eocene rhinoceros *Orthocynodon*, and the relation of this genus to other members of the group. *Contributions of the E.M. museum of Geology and Archeology, Princeton College* 3: 1-22.
- SEN S. 1990. — *Hipparion* Datum and its chronologic evidence in the mediterranean area, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 495-505.
- SICKENBERG O. (Coord.) 1975. — Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen-Stratigraphie. *Geologische Jahrbuch Serie B* 15: 1-167.
- SIMPSON G. G. 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- SLODKIEWITSCH W. 1929. — Sur l'ostéologie du carpe d'*Elasmotherium caucasicum* Borissiak. *Travaux de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 6: 9-30. [en Russe].
- SMITH A. B. 1994. — *Systematics and the fossil record. Documenting evolutionary patterns*. Blackwell Science, Oxford, 223 p.
- SMITH A. B. 1998. — What does Palaeontology contribute to Systematics in a molecular world? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 437-447.
- SMITH A. G., SMITH D. G. & FUNNELL B. M. 1994. — *Atlas of Mesozoic and Cenozoic Coastlines*. Cambridge University Press, Cambridge, 99 p.
- STARCK D. 1967. — Le squelette. Le crâne des mammifères, in GRASSÉ P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie. Tome XVI, Fascicule 1: Mammifères*. Masson, Paris : 405-549.
- STEININGER F. F. 1999. — 1. Chronostratigraphy, Geochronology and Biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones" (ELMMZ) and the Miocene "Mammal-Zones" (MN), in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich: 9-24.
- STEININGER F., BERNOR R. L. & FAHLBUSCH V. 1990. — European Neogene Marine/Continental Chronologic Correlations, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds) *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 15-46.
- STUCKY R. K. 1992. — 24. Mammalian Faunas in North America of Bridgerian to Early Arikarean "ages" (Eocene and Oligocene), in PROTHERO D. R. & BERGGREN W. A. (eds), *Eocene and oligocene climatic and biotic evolution*, Princeton University Press, Princeton: 464-493.
- SWOFFORD D. 1998. — *PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 4.0. Od 64*, Smithsonian Institute, Laboratory of Molecular Systematics MSC, MRC-534, 20560 Washington DC. [Logiciel].
- TANNER L. G. 1969. — A new rhinoceros from the Nebraska Miocene. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum* 8 (6): 395-412.
- TASSY P. 1977. — Présence du genre *Choerolophodon* Schlesinger (Proboscidea, Mammalia) dans le Miocène est-africain. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, série D, 284 : 2487-2490.

- TASSY P. 1985. — *La place des mastodontes miocènes de l'Ancien Monde dans la phylogénie des Proboscidea (Mammalia): Hypothèses et conjectures*. Thèse de Doctorat ès Sciences, *Mémoires des Sciences de la Terre, Université Pierre et Marie Curie, Paris VI*, 85-34, 3 vol., 861 p.
- TASSY P. 1986. — Nouveaux Elephantoidea (Mammalia) dans le Miocène du Kenya. *Cahiers de Paléontologie*. CNRS (ed.), Paris, 135 p.
- TASSY P. 1990a. — Phylogénie et classification des Proboscidea (Mammalia): historique et actualité. *Annales de Paléontologie (Vertébrés-Invertébrés)* 76 (3) : 159-224.
- TASSY P. 1990b. — The "Proboscidean Datum Event": How Many Proboscideans and How Many Events ?, in LINDSAY E., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds) *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, NATO ASI Series: 237-252.
- TCHERSKI J. D. 1891. — Description de la collection des mammifères post-tertiaires recueillie par l'expédition de la Nouvelle-Sibérie. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences, Saint-Pétersbourg* 65 : 706 p.
- TEDFORD R. H., SKINNER M. F., FIELDS R. W., RENSBERGER J. M., WHISTLER D. P., GALUSHA T., TAYLOR B. E., MACDONALD J. R. & WEBB S. D. 1987. — 6- Faunal succession and biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through Earliest Pliocene Epochs) in North America, in WOODBURN M. O. (ed.), *Cenozoic Mammals of North America. Geochronology and Biostratigraphy*, University of California Press, Berkeley: 153-210.
- TEILHARD DE CHARDIN P. & LEROY P. 1942. — Chinese Fossil Mammals, *Publications de l'Institut de Géobiologie* 8 : 1-142.
- TEILHARD DE CHARDIN P. & PIVETEAU J. 1930. — Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie* 19 (1-4), 134 p.
- TERIAEV, V. A. 1930. — L'Elasmotherium était-il tridactyle ? *Annuaire de la Société paléontologique de Russie, Leningrad* 8: 77-82. [en Russe].
- TERIAEV, V. A. 1948. — Position géologique du rhinocéros à front bossu (*Elasmotherium*). *Sovetsk geologie, Moscou* 34 : 81-89 [en Russe].
- THENIUS E. 1955. — Zur Kenntnis der unterpliozänen *Diceros*-Arten (Mammalia, Rhinocerotidae). *Annalen die Naturhistorisches Museum von Wien* 60 : 202-211.
- TRAUTSCHOLD H. 1873. — Notiz über *Elasmotherium sibiricum* G. Fischer. *Bulletin de la Société des Naturalistes de Moscou* 46 (1) : 457-460.
- TROXELL E. L. 1921. — A study of *Diceratherium* and the diceratheres. *American Journal of Sciences* 202 (10): 197-208.
- TSCHERSKI J. D. 1891. — Beschreibung der Sammlung posttertiärer Säugtiere (Die wissenschaftliche Resultate Kais. Akad. Wiss. zur Erforschung der Janalandes und Neusibirischen Inseln in den Jahren 1885 und 1886 ausgesandten Expedition). *Mémoires de l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg, (Appendice)*, 65, 706 p.
- UHLIG U. 1999. — Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der unteroligozänen Spaltenfüllung Möhren 13 bei Treuchtlingen in Bayern. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge, Munich*, 170, 254 p.
- VAN DER MADE J. 1996. — Listriodontinae (Suidae, Mammalia), their evolution, systematics and distribution in time and space. *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology, Leiden* 33 (1-4): 3-254.
- VAN DER MADE J. 1999. — 45. Intercontinental relationship Europe-Africa and the Indian Subcontinent in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Pfeil, Munich: 473-483.
- VANGENGEIM E. A. & ZAZHIGIN V. S. 1974. — The Villafranchian of Northern Asia. *Mémoires du Bureau de recherches géologiques et minières* 78 (1): 269-271.
- VERESCHCHAGIN N. K. 1959. — *Mlekopitayushchie Kavkaza*. *Isvestiia Akademii Nauk SSSR, Moscou*, 611 p. [en Russe].
- VERESCHCHAGIN N. K. 1967. — *The mammals of the Caucasus. A history of the evolution of the Fauna*. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 609 p.
- VILLALTA J. F. & CRUSAFONT M. 1955. — *Chilotherium quintanensis* Zbysz., sinónimo de *Hispanotherium matritensis* (Prado). *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España* 37: 23-31.
- VIRET J. 1958. — Perissodactyla, in PIVETEAU J. (ed.), *Traité de Paléontologie* 6 (2), Masson, Paris : 368-475.
- VOORHIES M. R. & THOMASSON J. R. 1979. — Fossil grass anthoecia within Miocene rhinoceros skeletons: Diet in an extinct species. *Science* 206: 331-333.
- WANG BANYUE 1992. — 27. The Chinese Oligocene: a preliminary review of mammalian localities and local faunas, in PROTHERO D. R. & BERGGREN W. A. (eds), *Eocene-Oligocene climatic and biotic evolution*, Princeton University Press, Princeton: 529-547.
- WELCOMME J.-L. & GINSBURG L. 1997. — Mise en évidence de l'Oligocène sur le territoire des Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes* 325 : 999-1004.
- WELCOMME J.-L., ANTOINE P.-O., DURANTHON F., MEIN P. & GINSBURG L. 1997. — Nouvelles découvertes de Vertébrés miocènes dans le synclinal de Dera Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes* 325: 531-536.
- WELCOMME J.-L., MARIVAUX L., ANTOINE P.-O. & BENAMMI M. 1999. — Mammifères fossiles des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan). Nouvelles données. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 135: 135-139.
- WELCOMME J.-L., BENAMMI M., CROCHET J.-Y., MARIVAUX L., MÉTAIS G., ANTOINE P.-O. & BALOCH I., 2001. — Himalayan Forelands: Palaeontological evidence for Oligocene detritic deposits in the Bugti Hills (Baluchistan, Pakistan). *Geological Magazine* 138: 397-405.
- WERDELIN L. & FORTELIUS M. 1997. — Biogeographic characterisation of MN unit reference localities, in AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (eds), *Actes du Congrès Biochrom'97, Mémoires et Travaux de l'Ecole pratique des Hautes Etudes, Institut de Montpellier* 21: 67-74.
- WERDELIN L. & SOLOUNIAS N. 1996. — 25. The evolutionary history of hyaenas in Europe and Western Asia during the Miocene, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, New York: 290-306.
- WERMELINGER M. 1998. — *Prosantorhinus cf. douvillei (Mammalia, Rhinocerotidae), petit rhinocéros du gisement miocène (MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France). Étude ostéologique du membre thoracique*. Thèse vétérinaire, Université de Toulouse III, 246 p.
- WIENS J. J. 2001. — Character analysis in morphological Phylogenetics: Problems and solutions. *Systematic Biology* 50: 689-699.
- WOOD H. E. II. 1927. — Some early Tertiary rhinoceroses and hyracodonts. *Bulletin of the American Paleontologists* 13 (50): 5-105.

- WOOD H. E. II. 1931. — Lower Oligocene Rhinoceroses of the genus *Trigonias*. *Journal of Mammalogy* 12 (4): 414-428.
- WOOD H. E. II. 1934. — Revision of the Hyrachyidae. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 67: 181-295.
- WOOD H. E. II. 1937. — Perissodactyl suborders. *Journal of Mammalogy* 18: 106.
- WOOD H.E., II. 1939. — Research and publications on the anatomy, stratigraphic distribution and phylogeny of the rhinoceroses and related groups of perissodactyls. *American Philosophical Society Year Book*: 245.
- WÜST E. 1922. — Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Nashörner Europas. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 20: 641-656 & 21: 680-688.
- YAN DEFA 1979. — Einige der Fossilen Miozänen Säugetiere der Kreis von Fangxian in der Provinz Hupei. *Vertebrata Palasiatica* 17 (3): 189-199. [en Chinois, résumé en Allemand].
- ZBYSZEWSKI G. 1952. — Les mammifères miocènes de Quintanelas (Sabugo). *Communications du Service Géologique Portugais* 33: 65-82.
- ZECCHINI A. 1998. — *Le rhinocéros. Au nom de la corne*. L'Harmattan, Paris, 270 p.
- ZHAI RENJIE 1978. — A primitive Elasmothere from the Miocene of Lintung, Shensi. *Professional Papers of Stratigraphy and Palaeontology* 7: 122-126.
- ZUBAKOV V. A. 1992. — Neogene global climatic events. *Paleontologia i Evolucio* 24-25: 489-498.

ANNEXE 1. Abréviations des noms d'Institutions et de Collections.**APPENDIX 1.** Abbreviations used for the Institutes and Collections.

AMNH	American Museum of Natural History (New York)
BNHM	Beijing Natural History Museum
BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Museum (München)
CAA	Collection d'Ault-du Mesnil, Abbeville (perdue pendant la guerre de 14-18)
CEPUNL	Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nove de Lisboa
CHT	Collection Huin (Tours)
CM	Collection Manavit (Graulhet)
ETSIM	Escuela Técnica Superior de Minas de Madrid
GIUU	Geologiska Institutionen, Uppsala Universitets
IPASG	Institut de Paléobiologie, Académie des Sciences de Grozny
IPAST	Institut de Paléobiologie, Académie des Sciences de Géorgie (Tbilissi)
IGME	Instituto Técnico GeoMinero de España (Madrid)
IVAU	Instituut voor Aardwetenschappen (Utrecht)
IVPP	Institute for Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica (Beijing)
KNM	Kenya National Museum (Nairobi)
LGP	Laboratoire de Géobiologie de l'Université de Poitiers
MHNB	Muséum d'Histoire naturelle de Blois
MHNT	Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse
MIGM	Museu do Instituto Geológico e Mineiro (Lisboa)
MNCN	Museo Nacional de Ciencias Naturales (Madrid)
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle (Paris)
MNHN AC	Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire d'Anatomie Comparée (Paris)
MTA	Maden Tektik ve Arama (Ankara)
NHM	Natural History Museum (London)
NMW	Naturhistorisches Museum Wien
PDTFAU	Paleoantropoloji, Dil ve Tarih Cografya Facultesi, Ankara Universitesi
PIN	Musée Paléontologique, Académie des Sciences de Russie (Moscou)
PIUT	Paläontologische Institut der Universität Tübingen
PMM	Paleontologiceskii Muzej Moskva
SMF	Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg (Frankfurt am Main)
UCBL	Université Claude-Bernard (Lyon)
UCM	Universidad Complutense (Madrid)
UOMNH	University of Oregon Museum of Natural History (Eugene)
ZIN	Musée Zoologique, Académie des Sciences de Russie (Saint-Petersbourg)

ANNEXE 7. Paramètres des 282 caractères anatomiques contrôlés dans l'analyse de référence (36 taxons terminaux) : nombre de pas, indices de cohérence (I.C.), indices de rétention (I.R.). En grisé, caractères nouveaux.

APPENDIX 7. Parameters of the 282 anatomical characters controlled in the reference analysis (36 terminal taxa): number of steps, consistency index (CI), retention index (RI). The new characters are coloured in grey.

caractère	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
nb de pas	4	4	8	3	2	3	5	2	1	8	7	5	2	3	5	1	5	9	8	6	
I.C. (x100)	25	25	12	33	50	33	40	50	100	12	28	20	50	33	40	100	20	22	25	33	
I.R. (x100)	0	40	22	60	0	50	50	0	100	30	54	55	50	33	50	100	50	41	57	42	
caractère	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
nb de pas	3	4	4	5	5	2	3	3	3	1	2	1	2	4	8	7	3	3	4	5	
I.C. (x100)	33	25	25	40	40	100	33	33	33	100	50	100	50	25	25	28	33	33	25	20	
I.R. (x100)	50	40	62	75	72	100	81	50	0	100	75	100	83	25	53	16	33	33	70	42	
caractère	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	
nb de pas	1	6	1	4	4	3	5	5	5	3	3	1	8	5	3	8	5	3	6	5	
I.C. (x100)	100	33	100	25	25	33	40	20	20	33	33	100	25	40	33	12	20	33	33	40	
I.R. (x100)	100	50	100	25	50	71	40	20	55	60	50	100	33	72	0	0	63	50	71	57	
caractère	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	
nb de pas	3	4	7	3	2	3	5	5	4	5	2	5	2	1	2	3	5	3	1	2	
I.C. (x100)	33	25	28	100	50	33	40	20	75	40	50	40	50	100	50	33	20	33	100	50	
I.R. (x100)	33	50	66	100	87	75	75	66	87	75	75	57	75	100	66	66	50	71	100	0	
caractère	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	
nb de pas	1	1	16	8	11	1	20	5	5	5	6	1	1	7	4	1	7	2	3	12	
I.C. (x100)	100	100	18	25	18	100	15	20	40	60	33	100	100	42	50	100	14	50	33	25	
I.R. (x100)	100	100	50	62	35	100	58	60	78	71	69	100	100	69	84	100	50	0	0	35	
caractère	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	
nb de pas	11	7	5	2	24	2	12	4	14	7	11	16	5	13	10	3	3	10	4	4	
I.C. (x100)	27	42	40	50	12	50	25	25	21	42	27	18	40	23	30	33	33	10	25	25	
I.R. (x100)	80	75	57	0	34	0	55	25	65	84	63	55	40	70	66	83	33	35	75	40	
caractère	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	
nb de pas	9	5	2	5	4	7	2	10	7	6	2	1	1	3	5	1	3	5	1	6	
I.C. (x100)	11	20	100	20	25	28	50	20	14	16	50	100	100	33	40	100	33	20	100	33	
I.R. (x100)	27	55	100	42	81	54	66	0	50	66	50	100	100	71	89	100	33	60	100	71	
caractère	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	
nb de pas	1	5	3	9	3	4	15	2	4	2	11	7	3	4	1	7	10	1	10	4	
I.C. (x100)	100	20	33	11	33	25	20	50	25	50	27	28	66	25	100	28	20	100	20	25	
I.R. (x100)	100	71	83	20	71	50	47	0	57	50	52	0	66	62	100	0	38	100	42	0	
caractère	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	
nb de pas	5	2	2	1	4	3	2	2	1	2	2	3	3	3	1	2	3	2	3	8	
I.C. (x100)	40	50	50	100	25	33	50	50	100	50	50	33	33	33	100	50	33	50	33	37	
I.R. (x100)	57	0	0	100	40	60	50	80	100	0	0	33	33	0	100	85	66	83	33	50	
caractère	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	
nb de pas	3	2	5	2	3	1	5	5	1	4	6	1	4	4	1	5	2	2	20	2	
I.C. (x100)	33	100	20	50	33	100	40	20	100	50	16	100	25	25	100	20	50	50	15	50	
I.R. (x100)	0	100	20	50	50	100	50	42	100	66	50	100	57	70	100	42	88	85	34	88	
caractère	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	
nb de pas	4	3	2	4	3	1	3	5	3	8	3	8	4	8	1	3	1	4	6	4	
I.C. (x100)	25	33	50	25	33	100	33	20	33	12	33	12	25	25	100	33	100	25	33	25	
I.R. (x100)	25	50	0	25	71	100	81	55	66	30	83	36	40	50	100	81	100	25	33	25	
caractère	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	
nb de pas	2	7	11	2	1	11	3	7	1	8	2	3	2	4	2	1	1	4	4	3	
I.C. (x100)	50	28	27	50	100	18	33	28	100	25	50	33	50	25	50	100	100	25	25	33	
I.R. (x100)	66	28	0	83	100	47	50	28	100	57	66	66	50	62	80	100	100	57	50	60	
caractère	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261
nb de pas	4	4	8	3	2	3	4	3	2	4	2	5	2	5	3	4	3	6	2	1	8
I.C. (x100)	25	25	25	33	50	33	25	33	50	25	50	40	50	20	33	25	33	16	50	100	25
I.R. (x100)	40	50	25	71	85	80	57	66	85	57	80	50	50	55	0	62	50	54	75	100	68
caractère	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282
nb de pas	2	13	16	4	3	3	3	4	1	9	3	1	5	6	2	3	2	1	3	1	4
I.C. (x100)	50	23	18	50	33	33	33	25	100	22	33	100	20	16	50	33	50	100	33	100	25
I.R. (x100)	66	62	43	60	71	33	83	0	100	36	33	100	42	44	0	77	83	100	83	100	40

INDEX SYSTÉMATIQUE, GÉOGRAPHIQUE ET GÉOLOGIQUE

(noms de taxons, de lieux, de localités, de formations)

A

Abbeville 45, 46, 332
 Aceratheriina 21, 22
 Aceratheriinae 19, 20, 293
 Aceratheriini 19, 20, 326
 Aceratherium 22
 « *Aceratherium* » 23
Aceratherium acutirostratum 326
Aceratherium gobiense 56
Aceratherium incisivum 35, 115
Acerotherium aff. *antiquitatis* 51, 52
Adcrocuta eximia 76
 « *Aegycitherium* » *beonense* 11, 12, 28, 29, 63, 64, 77-79, 82, 84-91, 95, 96, 98-101, 103-114, 116-118, 121, 124, 125, 127-129, 131-133, 136-138, 140, 143, 144, 147, 149, 154, 157, 159, 160, 162-167, 168, 170-180, 182-185, 187-234, 236, 237, 241, 246, 252, 255, 258, 259, 265, 267-269, 271-277, 280-282, 284, 286, 290, 293, 294, 297-299, 301, 303, 305
Aegycitherium beonensis 13, 26, 62, 306
 aff. *Aceratherium platyodon* 59
 Afghanistan 329
 Afrique 22-25, 33, 317, 318, 323-326, 328, 329, 332, 333
 Afrique australe 24
 Afrique de l'Est 326
 Afrique du Nord 328
 Afrique sub-saharienne 24
 Afrique (rhinocéros blanc d') 34
 Afrique (rhinocéros noir d') 34
 Agate Springs 29, 38, 85, 90, 94, 99, 100, 103, 123, 137, 140, 175, 177-179, 315
 Agenais 34
 Alicornopini 20, 293
Alicornops 22, 23
 Allemagne 22, 315
 Altan Teeli 56, 76, 331
 Altungulata 17, 18
 Amérique (tapir d') 31
 Amérique du Nord 16, 21-23, 29, 31, 32, 37, 38, 323-325, 328, 332
 Amérique du Sud 31
Amphicaenopus 32
 Amynodontidae 18, 19, 21
 Amynodontinae 21
 Amynodontini 21
 Anatolie 25, 57, 58, 64, 317, 320, 326, 328, 329

Anchitherium aurelianense 56
 Ancien Monde 16, 22-24, 323, 327, 330
 Ancylopoda 15, 17, 18
Anthracootherium 315, 326
Aphelops 23
Aprotodon 75
 Arabie 326
 Arc alpin 328
 Arctique (faune) 331
 Areeiro do José da Graça 60
 Argiles rouges du Shanxi – Schansi (Formation des) 49, 50
 Asie 21-24, 45, 317, 318, 324, 328
 Asie centrale 23, 328
 Asie du Sud-est 24
 Asie Mineure 329, 331
 Asie septentrionale 23, 331
 Assam 24
 Atlantique Nord (faune) 331
 Atruba 42
 Azerbaïdjan 41, 331

B

Bakou 41, 42, 331
 Bakou (Kura) 42
 Balkans 328
 Balouchistan 13, 22, 26, 74, 75, 326
 Baluchimyinae 326
 Baluchitheriidae 18, 19
Baluchitherium 55, 306
Baluchitherium grangeri 54, 55
Baluchitherium mongoliense 25, 53, 55, 57, 61, 306
 Baode 48
 Barbotan-les-Thermes 34
 Bassin d'Aquitaine 13, 22, 38, 63
 Bassin de la Loire 13, 38, 59, 63, 64
 Beaugency-Tavers 38
 Beger Nur 56, 57, 145, 146, 318
 Begertheriinae 55, 57, 301, 306
Begertherium 55, 57, 58, 61, 65, 69, 288, 289, 291, 293-295, 306
Begertherium borissaki 25, 56, 61, 288, 289, 291, 293, 306
 « *Begertherium* » *borissaki* 12, 56, 57, 58, 65, 145, 146, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 241, 260, 261, 267-270, 272-276, 280-282, 284, 285, 290-292, 301, 303, 305

- Begertherium grimmii* 64, 288, 289, 291
 « *Begertherium* » *grimmii* 11, 58, 61, 64-66, 97, 130, 177, 189, 199, 216, 217, 231, 233, 234, 236, 237, 241, 247, 252, 255, 258-260, 267-269, 271-277, 280-282, 284, 286, 289-294, 298, 299, 301, 303, 305
 ?*Begertherium grimmii* 76
Begertherium tekkayai 57, 65, 288-291, 306
Beliajevina 57, 58, 61, 69, 240, 288, 293-295, 304, 306
Beliajevina caucasica 25, 61, 68, 70, 289-291, 293
 « *Beliajevina* » *caucasica* 11, 68, 69, 84, 143, 151, 157, 187, 190, 192, 200-202, 207, 215-217, 219, 223, 225-228, 231, 233, 234, 236, 237, 240, 254, 255, 257, 259, 267-269, 271-275, 277, 280-282, 284, 292, 294, 295, 299, 301, 303, 305
Beliajevina tekkayai 25, 57, 61, 306
 « *Beliajevina* » *tekkayai* 12, 57, 58, 69, 78, 79, 162, 178, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 241, 260, 267-270, 272-276, 280-282, 284, 285, 292, 293, 298, 301, 303, 305
Belometschetskaya 25, 68, 69, 84, 143, 157, 158, 187, 190, 192, 200-202, 207, 215, 223, 225-228, 231, 317, 328
Belometschetskaja (=Belometschetskaya) 68
Bielaiä-Achkadar 46
Béon 1 (Montréal-du-Gers) 63
Béon 2 (Montréal-du-Gers) 34
Berdiansk 46
Béring, détroit de 23
Bézian 162, 163, 166, 171
Bhuriwala (1) 67
Bhuriwala (2) 67
Bielaiä-Achkadar
Bison priscus 42
Bords du Rhin 25, 42, 43
Bornéo 24
Bose-Sou (Tachkent) 42
Bouzoulouk 46
Brachyodus event 326
Brachypotherium 23, 38, 76
Brachypotherium brachypus 34, 38, 162, 163, 166, 171, 188, 193, 194, 199, 207, 213, 216, 217, 234, 236, 237, 239, 246, 248, 251, 253, 256-258, 264, 267, 269-274, 277, 298, 300, 301
Brachypotherium heinzeliini 326
Brachypotherium lewisi 23, 24
Brontotherioidea 15, 17, 18
Budenheim 34, 35, 87, 120
Bugtis 22
Bugtirhinus 11, 12, 74, 304, 305, 310, 314, 321, 327
Bugtirhinus praecursor 11, 13, 26, 67, 74, 128, 136, 138, 142, 159, 194, 197, 206, 216, 217, 222, 224, 225, 233, 234, 236, 237, 240, 244, 247, 248, 254-257, 259, 260, 267-270, 272-278, 280-284, 286, 289, 290, 299, 301-305, 308, 310, 314-317, 319, 324-326, 328, 333
Bunolistriodon 23
Bunolistriodon intermedius
- C**
- Cáceres* 60
Cadurcotheriina 21
Cadurcotheriini 21
Cadurcotherium 22, 326
Caementodon 12, 57, 61, 66, 67, 288, 289, 304-306, 308, 310, 314, 317, 318, 320, 327, 329
Caementodon (Beliajevina) 12, 67, 70, 304, 310, 311, 314
Caementodon (Beliajevina) causicum 66-68, 304, 305, 308, 311, 314, 316, 321, 328
Caementodon (Beliajevina) fangxianense 67, 69, 304, 305, 308, 310, 314, 316, 321, 328
Caementodon (Caementodon) 12, 66, 304, 310, 314
Caementodon (Caementodon) oettingenae 66, 304, 308, 310, 314, 316
Caementodon causicum 317, 319, 328
Caementodon fangxianense 317, 319
Caementodon oettingenae 11, 25, 61, 66, 74, 139, 144, 145, 150, 151, 155, 156, 165, 188, 189, 195-198, 216, 217, 220, 229, 233, 234, 236, 237, 240, 254-256, 259, 267-270, 272-277, 280-282, 284, 286, 289, 291, 292, 299, 301, 302, 305, 317, 319, 328, 329, 332
Caementodon sp. 74
Caementodon tongxinensis 55, 72, 73, 307
Caenopina 21
Calatayud-Daroca (fossé de) 59
Çandır 64, 65
Çandır (1) 65 189
Çandır (2) 65
Çandır (5) 65
Casal das Chitas 60
Castelnau-d'Arbieu 38
Çatakbagyaka 65, 191
Çatakbagyaka (1) 65
Çatakbagyaka (2) 65
Çatakbagyaka (4) 65
Caucase 25, 45, 68, 69, 317, 328
Ceratomorpha 15, 17, 18, 31
Ceratorhinus tagicus 74, 75
Ceratotherium 34, 287
Ceratotherium simum 13, 24, 33, 34, 104, 174, 175, 177, 178, 216, 217, 234, 236, 237, 239, 248-252, 254, 256, 257, 260, 261, 263, 264, 266, 267, 269-274, 276-278, 285, 287, 288, 295, 296, 298, 300, 301
Ceratotherium simum cottoni 24
Ceratotherium simum simum 24
Chahar Province 73
Chalicotherioidea 15, 17, 18
Charneco do Lumiar 60
Chelopoda 15
Chilotheridium 23
Chilotherium 23, 115, 130
Chilotherium quintanelensis 59, 61
Chine 23, 25, 35, 36, 44, 45, 48, 50, 51, 53, 55, 61, 69, 72, 73, 317, 318, 321, 326, 328, 329, 331, 332
Chine centrale 329
Chinji 66
Choerolophodon 317
Choerolophodon ngorora 329
Choukoutien 23
Chur Lando (Lundo-Chur) 315
Coelodonta 20, 23, 24, 36, 55
Coelodonta antiquitatis 23, 34, 36, 42, 46, 47, 53, 91, 216, 217, 228, 234, 236, 237, 239, 247-254, 256-258, 261-264, 267, 269-274, 276-278, 287, 288, 295, 296, 298, 300, 301, 287, 288, 293, 295, 296, 334

Collines Bugti 13, 22, 315, 323, 324, 326
 Congo 24
 Córcoles 26, 61, 62, 235, 245, 317, 328
 Corée du Sud 23
 Courelas do Covao 60
 Crise mi-vallésienne 23
 Crise messinienne 23
 Cuenca 60

D

Dakota du Sud 83, 91, 98, 128-131
 Darmstadt 25
 Dehesa de los Caballos 60
 Deperetellidea 17, 18
 Dera Bugti 22, 74, 75, 326
 Dera Bugti (3bis) 75
 Dera Bugti (4) 75, 224
 Devinska-Nova-Ves 68
Diaceratherium 22, 99
Diaceratherium aurelianense 22
Diaceratherium lemanense 22
 Diceratheriina 21
 Diceratheriinae 19
 Diceratheriini 19, 21, 38, 300, 309
Diceratherium 22, 23, 38, 309, 319, 323, 324
Diceratherium armatum 9, 11, 34, 38, 100, 172, 216, 217, 232, 234, 236, 237, 240, 244-246, 248, 252, 253, 259, 265, 267, 269-272, 274, 276, 277, 283, 288, 298-302, 305, 308, 309, 315, 316, 319, 323-325, 333
Diceratherium cooki 38
 Dicerinae 19
 Dicerorhinae 19
 Dicerorhinina 20
 Dicerorhininae 19
Dicerorhinus 23, 24, 34, 69, 287
Dicerorhinus caucasicus 25, 68, 304
Dicerorhinus leakeyi 326
Dicerorhinus sumatrensis 13, 24, 33, 34, 79, 87, 100, 110, 114, 137, 216, 217, 234, 236, 237, 239, 248-250, 252, 253, 256, 263, 267, 269-272, 274, 275, 277, 287, 297, 300, 301
 Diceros 24, 287
Diceros bicornis 24, 33, 81, 83, 87, 92, 95, 101, 115, 132, 168, 174, 177, 178, 187, 198, 199, 208, 216, 217, 234, 236, 237, 240, 248-253, 261, 263, 264, 267, 269-272, 274, 276-278, 285, 287, 288, 296, 298, 300, 301
 Dicerotina 20, 293-295
 Dicerotinae 19
 Dicerotini 19, 20, 288
 Dingjiaergou 54, 55, 72, 73
 Divnoye 46
 Don 46
 Donets 42, 46
Dreissena fluviatilis 43

E

Ebre (vallée de l') 59
 Eggysodon 22
 Eggysodontinae 96, 293

Elasmotherii 21
 Elasmotheriidae 18, 53
 Elasmotheriina 9, 11, 12, 20, 22, 24, 25, 31, 39, 75, 233, 234, 236, 238, 240, 244, 245, 247-260, 262, 263, 267-280, 282-290, 293-308, 310-315, 317-333
 Elasmotheriinae 9, 11, 12, 18, 19, 38, 55, 234, 235, 238, 240, 243-245, 247-249, 251, 252, 255, 267, 268, 270, 272-274, 276-279, 281, 283, 286, 288, 294-297, 300-303, 305, 308, 309, 315, 316, 321, 323-326, 332, 333
 Elasmotheriini 9, 11, 19, 20, 38, 63, 66, 68, 70, 234, 238, 240, 247, 250, 253-255, 263, 266, 268, 273, 274, 276-280, 283, 288, 289, 291, 295-297, 300-304, 309, 310, 315, 317, 323, 333
 Elasmotherina 25
Elasmotherium 11-13, 23, 25, 30, 36, 39, 41-43, 45-47, 49, 51, 53, 61, 70, 76, 121, 158, 242, 250, 263-265, 268, 270, 271, 276, 279, 287-290, 293, 295, 296, 305, 307, 308, 313, 314, 318, 321, 325, 330-332, 334
Elasmotherium aff. *sibiricum* 45
Elasmotherium caucasicum 12, 24, 25, 39, 41-45, 49, 53, 125, 148, 150-153, 156, 158, 163, 166, 173, 176, 196, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 242, 251, 261-267, 269-271, 272, 274, 276, 277, 280-282, 284, 292, 293, 296, 301, 303, 305, 308, 313, 314, 316, 318, 320, 321, 331
Elasmotherium de Fischer 43
Elasmotherium fischeri 39, 41, 42
Elasmotherium fischerii 39, 43
Elasmotherium inexpectatum 43, 45
Elasmotherium keyserlingii 39, 42
Elasmotherium lagreli 48, 293
Elasmotherium peii 43, 45, 148
Elasmotherium shansiense 49, 293
Elasmotherium sibiricum 41
Elasmotherium sibiricum 12, 13, 24, 39-43, 45, 49, 53, 76, 80, 82, 84, 88, 96, 100, 101, 104, 105, 107, 109, 111, 116, 117, 119, 120, 124, 125, 127-131, 133, 135, 139-141, 156, 158, 163-165, 170, 193, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 242, 246, 248, 249, 251, 252, 259, 260, 262, 264-267, 269, 271, 272, 274, 276, 277, 280-282, 284-286, 292, 293, 295, 296, 301, 303, 305, 308, 313, 314, 316, 318, 320, 321, 331
Elasmotherium sp. 43, 45, 50, 331
Elasmotherium typum 41
Elephas meridionalis 45
 Emba 46
 Embrithopoda 17
Enigmatherium stravropolitanum 41, 42
Epiaceratherium 22
 Equoidea 15, 17, 18
Equus 81, 332
 Erlanggang 69, 70, 140, 143, 145-147, 149, 159, 317, 328
 Espagne 23, 59, 62, 328
 Estación Imperial 60
 Estrepouy 34
 Eurasie 13, 21-25, 31, 32, 36, 61, 64, 70, 304, 315, 323-326, 329, 331-333
 Europe 22-24, 34, 324, 328
 Europe centrale 331
 Europe de l'Est 24, 45
 Europe méditerranéenne 23, 328
 Europe méridionale 331
 Europe occidentale 23, 25, 37, 38, 45, 46, 317, 323, 328, 329, 331, 332

F

Faluns 38
 Fangxian 69
Floridaceras 23
 Formation Bahe 50
 Formation Chinji 66
 Formation de Ngorora 71
 Formation Dera Bugti 74
 Formation Hsanda Gol 54
 Formation Hung Kurch 44, 45
 Formation Loh 54
 Formation Namurungule 71
 Formation Turgut 57
 Forstercooperiidae 18, 19
 France 13, 25, 47, 59, 61, 63, 328, 331, 332

G

Gaindatherium 23, 288
 Gandoi (4) 75
 Gansu 48, 50, 51
Gazella cf. paotemensis 56
 Géorgie 68
 Georgiyevsk 46
 Gers 13, 35, 63
Gobitherium 53, 54
Gobitherium 53, 55, 57, 75, 306
Gobitherium mongoliense 25, 53, 54
Gomphotherium browni 318
 Gouriev 46
 Grand Plafond (Rouffignac) 25, 46, 47, 332
 Grèce 329
 Groupe de branchement 9, 31, 32, 233, 236, 267, 271, 272, 274, 276, 277, 284, 286, 287, 333
 Guadalajara 62
 Gur Tung Khara Usu (=Tunggur) 72, 73

H

Hancock Quarry 142
 Hebei 44
 Hessuwala 67
Hipparion 48, 50, 53, 55, 56, 72, 324
 Hippomorpha 15, 17
Hippopotamus sp. 47, 49
Hippotherium
Hippotherium africanum 71, 317, 321, 324, 329
Hispanotherium 12, 58, 59, 61, 65, 67, 69, 70, 72, 241, 261, 262, 268, 273, 288, 289, 293-295, 303, 305-308, 311, 314, 317, 320, 327, 329
Hispanotherium (Aegyrcitherium) 12, 62, 306, 311, 314
Hispanotherium (Aegyrcitherium) beonense 58, 62, 63, 306-308, 311, 314, 316, 320, 328, 333
Hispanotherium alpani 64, 66
Hispanotherium (Anatolitherium) 12, 64, 306, 311, 314
Hispanotherium (Anatolitherium) grimmi 58, 64, 306, 308, 311, 314, 316

Hispanotherium beonense 317
Hispanotherium caucasica 68
Hispanotherium corcolense 12, 62, 328
Hispanotherium grimmi 25, 57, 64, 306, 317-319, 321, 328, 329, 332
Hispanotherium (Hispanotherium) 12, 58, 266, 305, 311, 314
Hispanotherium (Hispanotherium) corcolense 58, 61, 305, 308, 311, 314, 316
Hispanotherium (Hispanotherium) matritense 58, 305, 308, 311, 314, 316
Hispanotherium lintungensis 25, 72, 73, 305, 306
 « *Hispanotherium* » *lintungense* 12, 73, 74, 83, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 255, 260, 262, 267-270, 272, 274, 275, 277, 280-282, 284-286, 301, 303, 305-307
Hispanotherium matritense 11, 13, 25, 26, 57-62, 65, 67, 69, 73, 123, 216, 217, 233-237, 241, 245, 255, 258-260, 266-269, 371-277, 280-284, 286, 289, 291-293, 298, 299, 301-303, 305, 315, 328, 332
Hispanotherium matritense de Córcoles 62, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 241, 258, 259, 266-269, 271-277, 280-284, 286, 299, 301, 303, 305
Hispanotherium matritensis 59, 61
Hispanotherium tungurensis 12, 25, 51, 73, 74, 78, 80, 94, 97, 98, 115, 118-120, 144, 147, 149, 153-155, 160, 161, 176, 178, 179, 202, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 255, 259-262, 267-269, 271, 272, 274-277, 280-282, 284-286, 290, 293, 298, 301, 303, 305-307
 Hommes 59-61
 Hongrie 45, 46, 331
Hoploaceratherium 23
 Hsanda Gol Formation 54
 Huangho 50
Huaqingtherium 12, 72, 73, 305, 307, 312, 314, 320, 327, 329
Huaqingtherium lintungense 55, 72, 74, 305, 307, 308, 312, 314, 316, 318, 321, 329, 332
Huaqingtherium qiu 55, 72, 73
 Hubei 69, 70, 328, 331
 Hung Kurch (Formation) 44, 45
Hyaenodon 326
 Hyrachidae 18
 Hyrachiidae
 Hyrachiinae 21
Hyrachyus 21, 31, 77, 96, 293
Hyrachyus eximius 11, 30, 31, 90, 216, 217, 234, 236-238, 256, 259, 267, 269, 271, 272, 274-278, 280-282, 284, 286, 287, 292, 297-299, 301, 304
Hyrachyus modestus 160
 Hyracodontidae 18, 19, 21, 306
 Hyracodontinae 21, 77, 96, 293
 Hyracoidea 17, 18
Hyracotherium 77, 84, 116, 191

I

Ibérie 13, 59, 61, 62, 235, 328
 Iles Britanniques 23
 Inde
 Inde (rhinocéros d') 33
 Indierskoye, lac 46
 Indochine 24

Indotherium 53
Indotherium fatehjangense 75
 Indre-et-Loire
 Indricotheriidae 19
 Inönü 65
 Iran 52, 318, 329
 Iranotheriina 20, 25, 293-295
 Iranotheriinae 18, 53, 55, 70, 71, 75, 301
Iranotherium 12, 25, 51, 61, 75, 76, 288, 293-295, 305, 307, 312, 314, 320, 330, 331
Iranotherium cf. *longirhinus* 51, 72, 293
Iranotherium mongoliense 54, 55, 288, 290, 293
Iranotherium morgani 12, 25, 49, 51, 52, 55, 61, 79, 84, 95, 96, 98, 105, 106, 116, 123, 124, 126, 127, 152, 156, 159, 203, 204, 215-217, 220, 233, 234, 236, 237, 241, 244, 246, 247, 249, 260, 263, 267-269, 271, 272, 274, 275, 277, 280-282, 284-286, 288-293, 297, 301, 303, 305, 307, 308, 312, 314, 316, 318, 320, 321, 329
 Irbit 46
 Irtych 46
 Isectolophomorpha 18
 Issus 34
 isthme nord-atlantique 21, 324

J

Jandawala 67, 188, 189
 Java 48
 Java (rhinocéros de) 33

K

K'ingyang 48
 Kabarsero 71
 Kadirpur 66, 67, 139, 144, 145, 150, 151, 155, 156, 195-197, 220
 Kali Nal 67, 164
 Kama 46
 Kamelik 46
 Kanatti Chak (6) 67, 198
 Kanatti Chak (7) 67
 Kanatti Chak (8) 67
 Kansas 37
 Karaman 45, 46
 Karungu 326
 Kazakhstan 24, 48, 76, 326, 331, 332
 Kazar
 Kemiklitepe 329
 Kenya 25, 71, 324, 329
Kenyatherium 12, 25, 70, 71, 288, 304, 305, 310, 314, 327, 330
Kenyatherium bishopi 11, 70, 71, 146, 153, 158, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 240, 248, 254-256, 259, 262, 267-270, 272-274, 276, 280-286, 288, 294, 299, 301-306, 308, 310, 314, 316-321, 324-326, 329, 333
 Kerjavol (=Ketschawa ?) 52
 Ketschawa 52
 Kharkov 42
 Khazar (Volga) 42
 Khorochevsky (Volga) 42

Khvalynsk 46
 Kineliy 46
 K'ingyang ou Lanzhou 48
 Kokschetaw 46
 Kotli 67
 Kouban-Psekoups 46
 Krasnoarmeysk 46
 Krivaga Louska (Samara) 46
Kubanochoerus gigas lii 68
 Kumbi 4B 75, 136, 138, 142
 Kumbi 4C (« Kumbi classique ») 75
 Kumbi 4F 75, 159, 197, 206, 222, 225
 Kundalnal (2) 67
 Kura
 Kutschwan 50

L

La Retama 59, 60
 La Romieu 38
 La Ventenayé 128
 Lanzhou 48
Lartetotherium 23
 Lengshuigou 72, 73, 83
 Lievtchenko 46
 Loc. « 1 mi N Chinji » 67
 Loc. n°30 48
 Loc. n°67 (*Field n°67*) 54
 Loh 54, 55, 78, 97, 318
 Loh (Formation) 54
 Long Island Rhino Quarry 37, 134
 Lophialetidea 17, 18
 Lophiodontoidea 17, 18
Lophiomeryx sp. 315
 Lot-et-Garonne 32
 Loup Fork 37, 100, 116, 179
 Lukeino 71
 Lundo-Chur 22
 Lutschka (=Sarepta) 42, 43, 46

M

Madrid 59-61
 Madrid (rhinocéros de) 59, 61
 Maghreb 24
 Mammalia 9, 11, 15
Mammuth 13
Mammuthus meridionalis 332
Mammuthus primigenius 334
 Manytch-Kalaus 46
 Maragha (Maragheh) 25, 52, 53, 55, 61, 79, 84, 95, 96, 98, 105, 106, 116, 123, 124, 126, 127, 152, 156, 159, 203, 204, 318, 329, 331
 Marioupol 46
Menoceras 23, 38, 99, 309, 317, 319, 324
Menoceras arikareense 9, 11, 29, 34, 38, 85, 90, 92, 94, 99, 100, 103, 121-123, 130, 137, 140, 175, 177-179, 216, 217, 233,

234, 236, 237, 240, 248, 250, 251, 253, 254, 256, 257, 259,
263, 264, 267, 269, 271, 272, 274-277, 283, 288, 298, 299,
301, 302, 305, 308, 309, 315-317, 319, 323-325, 333
cf. *Menoceras* sp. 22, 315, 317, 323, 324
Menoceras zitteli 22, 315, 317, 323, 324
Menoceratina 38, 301, 309
Menoceratinae 20
Menoceratini 19
Mer du Nord 36
Mer Noire 44
Mesaceratherium 22
Mesaxonia 15, 17
Metamynodon 22
Metamynodontina 21
Middle Maragheh 52, 329
Mochiwala 67
Molayan 329
Mongolie 44, 56, 73, 326, 329, 332
Mongolie centrale 44, 45, 331
Mongolie extérieure 48, 54
Mongolie intérieure 26, 72, 73
Mongolie occidentale 25, 56, 76, 331
Monroe Creek 315
Mont Griffone 45, 46, 331
Montréal-du-Gers 13, 26, 28, 29, 34-38, 63, 64, 82, 84-89, 91, 95,
96, 98-101, 104-114, 116-118, 121, 124, 125, 127-129, 131-
134, 136-140, 142-144, 146, 149, 152, 154, 157, 159, 160,
162-168, 170-185, 187-215, 218-232
Moropomorpha 17, 18
Mouisouiy 46
Moulins à os de la Volga 24
Moyen-Orient 24, 317, 326
Mpesida 71
Munébrega (1) 60
Musgueira 60
Mytilus volgae 43

N

Nakali 25, 71, 146, 153, 158, 317, 321, 324, 329
Nakhoye 46
Napak 326
« near Dera Bugti » (localité) 74, 75, 128
Nebraska 38, 134, 315
Negev 317, 326
Népal 24
Nihowan 44, 45
Nijié Orenbourg 46
Nikol'skoye 46
Nikopol 46
Ningxia 50, 55, 72, 73
Ningxiatherium 49
Ningxiatherium longirhinus 49
Ninxiatherium 36, 49, 50, 288, 293, 295, 296
Ninxiatherium longirhinus 25, 49-51, 289-291, 293, 296
Niobrara 172
Nordovka 46
Nouveau Monde 23
Novo Ouzensk 42, 193

O

Octodon 85
Odessa 46
Olival da Suzana 60
Oman 317
Ordos 23
Oregon 22
Oschi 76
Oufa 46
Oural 46
Oural-Samara 46
Ouzbékistan 331 (cf. Uzbekistan)
Ovibos moschatus 42

P

Pachynolophoidea 17, 19
Pacifique (faune) 331
Pakistan 22, 24-26, 66, 67, 74, 75, 304, 317, 320, 323, 326, 328,
329
Palaeohypsodontus sp. 315
Palerme 45
Pantomesaxonia 17
Pao-Te-Chou (=Baode) 48
Paraceratheriinae 21
Paraceratherium 22, 306, 326
Paraceratherium bugtiense 315
Paraentelodon 315, 326
Parelasmotherium 12, 49, 51, 76, 330, 331
Parelasmotherium linxiaense 50
Parelasmotherium schansiense 12, 25, 49-51, 78-80, 82, 90, 91,
154, 155, 160-162, 215-217, 233, 234, 236, 237, 241, 250,
251, 255, 263, 264, 267-270, 272, 274, 275, 277, 280-282,
284-286, 291-293, 296, 301, 303, 305, 307, 308, 312, 214,
316, 318, 320, 321, 329
Parelasmotherium simplum 49, 51
Parelasmotherium sp. 76, 305, 307, 312, 314, 331
PAR-Peñuelas 60
Pasalar 25, 57, 58, 69, 317, 329
Paseo de las Acacias 60
Pavlodar 76, 321, 331
Pavlograd (Irtych) 46
Pékin 329
Pellecahus 35, 37, 63, 64, 180, 181, 192, 213-215, 224-226, 230,
317
Pendjab 66, 67
Penetrigonas 22
Péninsule arabique 317, 326
Péninsule ibérique 59
Penza (Soura) 42
Peraceras 23
Perissodactyla 9, 11, 15, 17-19, 21
Pirawalaban (2) 67, 229
Plagiolophus fraasi 133
Plaque anatolienne 325
Plateau de Tunggur
Platybelodon Quarry 73, 92, 97, 115, 119, 120, 179
Plesiaceratherium 23, 35

Plesiaceratherium mirallesi 28, 29, 34-36, 104-107, 110, 113, 114, 117, 118, 124, 125, 129, 138, 139, 142, 146, 149, 152, 157, 162, 164, 168, 169, 171, 172, 176, 180, 184, 188, 203, 205, 206, 208, 211-213, 216-218, 224, 225, 230, 231, 234, 236, 237, 239, 243, 244, 247, 250, 253, 255, 257, 264, 267, 269-272, 274-278, 280, 294, 298, 300, 301
 ?*Plesiohipparion longipes* 76
Pliodiceros 23
 Podpusknoje (Tchernoiarka, Irtych) 46
 Poison Ivy Quarry 134
 Portugal 35, 59, 61, 328
 Pourtour méditerranéen 24
Priodontes 85
Proboscidean Datum Event 23, 326, 328
Procavia 81
Procoelodonta 314, 318, 320, 327, 329
Procoelodonta 12, 51, 53-55, 293, 305, 306, 308, 312, 317
Procoelodonta (*Begertherium*) 12, 55, 306, 312, 314
Procoelodonta (*Begertherium*) *borissiaki* 55, 56, 306, 312, 314, 316
Procoelodonta borissiaki 318, 329
Procoelodonta (*Pasalarhinus*) 12, 57, 306, 312, 314
Procoelodonta (*Pasalarhinus*) *tekkayai* 57, 306, 308, 312, 314, 316
Procoelodonta (*Procoelodonta*) 12, 53, 306, 312, 314
Procoelodonta (*Procoelodonta*) *mongoliense* 53, 306, 308, 312, 314, 316
Procoelodonta mongoliense 12, 25, 53, 78, 86, 96, 97, 156-158, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 341, 244, 260, 261, 267-270, 272-274, 276, 280-282, 284, 298, 301, 303, 305, 318, 329
Procoelodonta tekkayai 317, 329
Prosantorhinus 23, 37, 38
Prosantorhinus douvillei 28, 29, 34, 37, 86, 99, 108, 114, 129, 134, 142, 170, 171, 174, 180, 184, 185, 190-194, 197, 198, 200, 201, 204-207, 209-212, 214, 216, 217, 219-223, 227-230, 232, 234, 236, 237, 239, 246, 247, 250, 253, 256, 258, 267, 269-272, 274, 276, 277, 294, 298, 300, 301
Protaceratherium 22, 34
Protaceratherium albigense 22
Protaceratherium minutum 22, 34, 35, 87, 120, 216, 217, 233-238, 243, 244, 250, 253, 257-259, 264, 266-269, 271, 272, 274-276, 278, 280, 282, 283, 286, 298-301, 315
 Province gréco-irano-afghane 329, 331
 Province Nord-asiatique 329, 330, 332
 Province Orientale 329
 Province Paléarctique 23, 41
 Province Pro-orientale 329
 Province Sino-mongole 328
 Puente de Toledo 59-61
Punjabitherium 288
 Pyrénées 328

Q

Quinta da Conceição 60
 Quinta da Farinheira 60
 Quinta da Musgueira 60
 Quinta da Raposa 60
 Quinta da Silvéria 60
 Quinta Grande 60
 Quintanelas 60, 61, 123

R

Rangifer 42
 Rhin (bords du)
Rhinoceros 24, 69, 72, 79, 239, 248, 249, 257, 258, 263, 269, 270, 273, 275, 276, 279, 287, 288, 295, 296
Rhinoceros caucasicus 68
Rhinoceros matritensis 25, 59-61
Rhinoceros morgani 25, 49, 51-53, 307
Rhinoceros sansaniensis 61
Rhinoceros schleiermacheri 51, 52
Rhinoceros simorrensis 61
Rhinoceros sondaicus 13, 24, 33, 89-92, 94, 97, 106, 110, 115, 120, 133, 134, 140, 150, 152, 175, 216, 217, 234, 236, 237, 239, 248, 249, 267, 269, 271, 272, 274, 276, 277, 287, 298, 300, 301
Rhinoceros unicornis 24, 33, 81, 95, 114, 139, 182, 185, 195, 202, 209, 216, 217, 234, 236, 237, 239, 249-251, 257, 260, 264, 267, 269, 271, 272, 274, 276, 277, 287, 298, 300, 301
Rhinoceros var. *tichorhinus* 51, 52
Rhinoceros (non *tichorhinus*) 51
 Rhinoceroti 21
 Rhinocerotida 19
 Rhinocerotidae 9, 11-13, 18-22, 25, 32-34, 53, 55, 70, 73, 139, 234, 235, 238, 242, 247, 248, 253, 278, 279, 287, 292, 293, 300, 301, 306, 309, 324, 333
 Rhinocerotina 9, 11, 12, 20-22, 33, 36, 234, 238, 239, 245, 247-249, 251-253, 256-258, 261-265, 270, 272, 276-279, 285, 287, 288, 294-297, 300, 301, 326, 333
 Rhinocerotinae 9, 11, 19-23, 33, 35, 76, 234, 235, 238, 239, 243, 244, 255, 259, 262, 263, 266-268, 270, 272, 273, 276-280, 282, 283, 286, 293-297, 299-301, 305, 315
 Rhinocerotini 9, 11, 12, 19-21, 33, 36, 75, 238, 239, 245, 252, 253, 263, 273, 276, 279, 280, 286-289, 291-295, 300-303, 319
 Rhinoceroidea 11, 15, 17-19, 21, 31, 287, 288, 309, 333
 Rhinotapiromorpha 18
 Rift oriental 71
Ronzotherium 22, 32
Ronzotherium filholi 11, 22, 30, 32, 90, 119, 121, 128, 133, 147, 157, 167-170, 207, 210, 215-217, 221, 227, 228, 234, 236-238, 242, 243, 259, 267, 269, 271, 272, 274-278, 280-282, 284, 286, 287, 292, 297-301, 304, 307
Ronzotherium romani 22
Ronzotherium velaunum 22
 Rostov-sur-le-Don 46
 Rouffignac (grotte de) 25, 45, 47, 332
 Russie 24, 25, 40-43, 45, 331, 334

S

Sabugo 60, 61
 Samara 46
 Samos 329
 Sanmen Gorge 44
 Sansan 38, 68, 317, 318
 Saratov 42
 Sarepta 40, 42, 43, 46, 80, 82, 84, 85, 88, 96, 100, 101, 104, 105, 107, 109, 111, 116, 117, 119, 120, 124, 127-131, 133, 135, 139-141, 163, 170

Schizotherium 326
 Selles-sur-Cher 34
 Semipalatinsk 46
 Serdobsk 42
Serridentinus gobiensis 56
Serridentinus mongoliense 318
Serridentinus tologojensis 56
 Sethi Nagri 67
 Severnoye 46
 Shaanxi 72, 73, 331
 Shanxi 44, 48-51, 176
Shennongtherium hypsodontus 75
 Sibérie 24, 36, 41, 42, 334
 Sibérie méridionale 41
 Sicile 45, 46, 331
 Simorre 38
 « *Sinorhinus* » *brancoi* 23
Sinootherium 12, 25, 47-49, 51, 53, 61, 265, 288, 305, 307, 313, 314
Sinootherium lagrelii 12, 25, 47-50, 53, 61, 80, 124, 127, 139, 141, 143, 146, 148, 156, 161, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 241, 251, 261-265, 267-270, 272, 274-276, 280-282, 284, 285, 289-293, 296, 298, 301, 303, 305, 307, 308, 313, 314, 316, 318, 320, 321, 329
Sinootherium simplum 49-51, 321
Sinootherium sp. 48, 50, 76, 321, 330, 331
 ? *Sinootherium* sp. 47
 Sofça 65
 Sofça (1) 65
 Sofça (4) 65
 Sofça (5) 65
 Sofça (6) 65
 Sofça (7) 65
 Sofça (8) 65
 Songhor 326
 Soura 42
 Souriko 46
 Sous-continent indien 325, 326, 328, 332
 South Dakota
 Stavropol (Atruba) 42
Stephanorhinus 20, 36, 288, 293, 295, 296
 Stéréocère de Gall 40
Stereoceros 43
Stereoceros galli 25, 43
Stereoceros typus seu Galli 39
Stereoceros typus vel Galli 39
Subhyracodon 22, 324
 Sud-ouest de la France
 Suisse 22, 315
 Sumatra 24
 Sumatra (rhinocéros de) 34
 Syngyl 42
 Szekszord 45, 46, 331
 Szolnok 45

T

Taman 43, 44, 47, 196, 331
 Tapiridea 17, 18, 31
 Tapiroidea 15, 17, 18, 31
 Tapiromorpha 18
Tapirus 31, 233
Tapirus sp. 215
Tapirus terrestris 11, 30, 31, 79, 85, 88, 90, 97, 102, 106, 108-110, 112, 116, 132, 133, 135, 151, 164, 170, 173, 181, 183, 187, 216-218, 224, 233, 234, 236-238, 250, 256, 259, 267, 269, 271, 272, 274-278, 280-282, 284, 286, 287, 292, 297-299, 301
 Tarazona de Aragón 60
 Tarn 128
 Tchagra-Irgiz 46
 Tchécoslovaquie 68
 Tchernoiarka 46
 Tchiebenika 46
 Tchistopol 46
Teleoceras 23, 28, 37, 38, 134
Teleoceras fatehjangense 75
Teleoceras fossiger 29, 37, 116, 141, 170, 179, 191, 194, 216, 217, 234, 236, 237, 239, 240, 246, 247, 249-254, 257, 260-262, 264, 266, 267, 269, 271, 272, 274, 276, 277, 298, 300, 301
 Teleocerati 21
Teleoceratina 9, 11, 22, 37, 234, 238, 239, 245, 246, 249, 252, 253, 257, 258, 263, 265, 269, 273, 275-279, 300, 301, 326
 Teleoceratinae
 Teleoceratini 19, 20, 76, 293
Teletaceras 22
Teletaceras radinskyi 134, 142
 Terek-Malka 46
Tesselodon 61, 66, 69, 70, 288, 304
Tesselodon fangxianensis 25, 61, 69, 289-291, 304
 « *Tesselodon* » *fangxianense* 11, 70, 140, 143, 145-147, 149, 159, 216, 217, 233, 234, 236, 237, 254, 255, 257, 259, 267, 270, 272-276, 280-282, 284, 285, 291, 292, 299, 301, 303, 305
 Tethytheria 17
 Thenay 63, 64, 138
 Tik et Nakaz 46
 Titanotheriomorpha 17, 18
 Tobol 46
 Toledo 60
 Tolnok (Szolnok ?) 45
 Tongxin 54, 72, 73, 83, 318
 Torralba V 60
 Torre da Musgueira 60
 Torrijos 60
 Tourgaï 46
 Trioniadini 19, 32
Trionias 22, 32
Trionias osborni 11, 30, 32, 83, 85, 89, 91, 98, 111, 126, 128-131, 157, 216, 217, 233, 234, 236-238, 242, 250, 259, 267, 269-272, 274, 276-278, 280-282, 284, 286, 287, 292, 297-301
Trionias taylori 134
Trionias wellsi 137, 150
 Tsagan Nor, Öbör Hangxy 44, 45, 331
 Tunggur / Tung-gur 51, 56, 72, 73
 Turgut (Formation) 57, 65
 Turquie 57, 64, 329

T'ai-chia-kou (Localité 30) 48, 124, 127, 139, 141, 143, 148, 156
 Tachkent 41, 42, 331
 Tage (vallée du) 59

U

Udjung Kulong 24
 Ukraine 42
 Ulan Tologoj 56
 Ungulata 18
 Union soviétique (ancienne) 331, 332
 Uzbekistan 41 (cf. Ouzbékistan)

V

Valdemoros 1A 60
 Versailles (rhinocéros de) 33, 95
 Villafeliche 2A 60
 Villebramar 31, 119, 121, 167-169, 207, 210, 215, 221, 227, 228
 Voie médio-mésogéenne 328
 Voie médio-téthysienne 328
 Voie nord-téthysienne 328
 Voie sud-téthysienne 328
 Volga 42, 45
 Vorochilovgrad 46

W

Wangji 50, 51
 West Fork (Corral Draw) 89, 126

Wolf Camp Quarry 73, 78, 80, 98, 144, 147, 149, 153-155, 160,
 161, 176
 Wyoming 38, 100

X

Xiqintherium xuniyensis 76, 321

Y

Yakoutie 334
 Yaylacilar 65, 199
 Yaylacilar (2) 65
 Yeni Eskihisar 65, 66, 231
 Yeni Eskihisar (2) 65

Z

Zaragoza 60
 Zhongning 50, 51, 78-80, 82, 90, 91, 154, 155, 160-162
 Zivra 65
Zygalophodon gobiensis 56
Zygalophodon gromovae 56