

*les rhinocerotidés du miocène de lisbonne — systématique,  
écologie, paleobiogéographie, valeur stratigraphique*

M. T. ANTUNES \*  
L. GINSBURG \*\*

\* Centro de Estratigrafia e Paleobiologia, Universidade Nova de Lisboa, Quinta da Torre, 2825 Monte da Caparica.

\*\* Institut de Paléontologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8 rue de Buffon, 75005 Paris.

Ciências da Terra (UNL)	Lisboa	N.º 7	. pp. 17-98 figs. 1-31, 16 pl.	1983
-------------------------	--------	-------	-----------------------------------	------



## RESUMO E CONCLUSÕES

O estudo dos rinocerontes miocénicos da região de Lisboa permitiu obter os seguintes resultados:

1) São conhecidos apenas dois rinocerotídeos nas assentadas mais altas da divisão I da escala estratigráfica local (idade, Burdigaliano inferior): *Protaceratherium tagicus* (ROMAN) e *Diaceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL). No primeiro caso, trata-se de uma forma que evoluiu localmente a partir dos primeiros *Protaceratherium*, enquanto no segundo caso é fácil admitir que *D.* cf. *aurelianensis* deriva de uma forma mais antiga, representada em França, *D. agnense* do Aquitaniano, por sua vez descendente de *D. lemanense* do Estampiano.

2) Na divisão IVb (Burdigaliano), foram caracterizadas três formas, todas existentes no Orleaniano (escala estratigráfica continental) médio e superior de França: *Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG), *Diaceratherium aurelianensis* (descendente do *D.* cf. *aurelianensis* do nível precedente) e *Aceratherium platyodon* MERMIER.

3) Na divisão Va (Burdigaliano superior), *Prosantorhinus* cf. *germanicus* persiste sem modificações; *Aceratherium lumiarense* nov. sp. apresenta caracteres mais evolucionados que o *A. platyodon* do IVb, do qual é o descendente lógico.

4) Ainda na mesma época (Va) surge, por imigração, uma forma totalmente inédita para a Europa, mesmo ao nível do género: *Gaindatherium* (*Iberotherium*) *rexmanuelli* n. sp. Desconhecido nos jazigos contemporâneos da Europa de além-Pirenéus (França, Alemanha, etc.), parece ter atingido a Península Ibérica a partir da Índia (onde o género é conhecido) através do Arco alpino, então pouco deslocado e constituindo um arquipélago mais ou menos contínuo desde Zagros ao Maciço Bético. Animais robustos e susceptíveis de nadar, como os seus parentes próximos actuais *Rhinoceros unicornis* e *Eurhinoceros sondaicus*, seriam certamente capazes de atravessar braços de mar estreitos. É interessante notar que, na região de Lisboa, *G. (I.) rexmanuelli* substitui *Diaceratherium aurelianensis*; porém, este é substituído no resto da Europa, nomeadamente em França («sables de l'Orléanais» e bacia do Garonne), por *Brachypotherium brachypus*. Daí resulta claramente que as migrações de uns e outros são contemporâneas mas que as duas formas, algo diferentes do ponto de vista ecológico e originárias de regiões diversas, não utilizaram a mesma via migratória. Mais hipsodonte, portanto muito provavelmente melhor

adaptado à vida em ambiente mais seco, *Gaindatherium* deve ter seguido uma via mais meridional.

5) Na divisão Vb (Langhiano), assiste-se à duplicação do número de táxones de rinocerontes, devido à sobrevivência dos três que existiam no Va e à aparição de três outros. Destes, *Dicerorhinus sansaniensis* (LARTET), comum no Astaraciano (escala estratigráfica continental) de França e da Alemanha, deve provavelmente ter vindo da Europa. Por outro lado, *Chilotherium ibericus* ANTUNES e *Hispanotherium matriensis* (LARTET in PRADO), espécies desconhecidas na Europa fora da Península Ibérica, devem também ter utilizado a via constituída por uma sucessão de relevos emersos, correspondendo a ilhas, de uma a outra extremidade da Mesogeia. *Chilotherium* e *Hispanotherium*, com nítida tendência hipsodonte, tal como *Gaindatherium*, utilizaram a mesma via migratória; todos provinham do mesmo centro de dispersão, na Ásia, e deviam ter características próximas do ponto de vista ecológico. De resto, *Hispanotherium* é conhecido já em porções orientais do arquipélago alpino, na Anatólia e Cáucaso (bem como no Paquistão, Mongólia e China), enquanto *Chilotherium*, género essencialmente asiático, está representado em Itália. *Begertherium*, *Coementodon* e *Beliajevina* são sinónimos de *Hispanotherium*.

Durante o breve intervalo que corresponde à divisão Vb, coexistiram na parte vestibular da bacia do Tejo seis espécies de rinocerontes, pertencentes a outros tantos géneros. Esta anomalia ecológica é facilmente explicável atendendo à posição geográfica onde confluíam duas vias de migração, uma proveniente do Nordeste, outra do Sudeste. Tal coexistência não podia perdurar; de facto, a partir dos níveis subsequentes, correspondentes ao Serravaliano, os três imigrantes que haviam passado pelo Maciço Bético desapareceram. A modificação do clima no sentido do acréscimo de humidade — correlativo da transgressão do Serravaliano — não poderia ser propícia a tais formas, mais ou menos perdidas neste extremo de continente e melhor adaptadas a climas mais secos. Na Península Ibérica apenas subsistiam no Serravaliano formas comuns na bacia da Aquitânia: *Aceratherium* cf. *tetradactylum*, *Dicerorhinus* (*Lartetotherium*) *sansaniensis* e *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorrensis*.

6) Enfim, o estudo dos rinocerontes miocénicos de Lisboa permitiu reconhecer uma nova via de migração, a via médio-mesogeiana. Será interessante rever, à luz desta interpretação, os problemas da situação e da origem de outros mamíferos miocénicos da Península Ibérica, tais como o cervídeo *Palaeoplatyceros hispanicus* e os Glirídeos dos géneros *Praearmantomys* (*P. ginsburgi* e *P. crusafonti*) e *Armantomys* (*A. aragonensis*).

---

#### ABSTRACT AND CONCLUDING REMARKS

This paper concerns the study of miocene rhinoceros from the region of Lisbon in Tagus basin. The main results are as follows:

1) Only two forms have been recognized in division I (local stratigraphic scale), lower Burdigalian in age: *Protaceratherium tagicus* (ROMAN) and *Diaceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL). The first one is the result of a local evolution from a stock of the earliest *Protaceratherium*. *D.* cf. *aurelianensis* is easily linked to an earlier representative well known in the French Aquitanian, *D. aginense*, which is derived from the stampian *D. lemanense*.

2) In later Burdigalian beds, IVb division, three forms have been identified, all of which are common in the french middle and upper Orleanian: *Prosantorhinus* cf. *germanicus* (WANG), *Diaceratherium aurelianensis* (derived from the earlier *D.* cf. *aurelianensis*) and *Aceratherium platyodon* MERMIER.

3) In the upper Burdigalian Va, *P.* cf. *germanicus* still exists without any evolutionary changes; *Aceratherium lumiarense* nov. sp. is clearly advanced when compared with its logical ancestor *A. platyodon* from IVb.

4) In Va a new taxon is also present: *Gaindatherium* (*Iberotherium*) *rexmanueli* nov. sgen. nov. sp. This is new for Europe at genus level. These animals are so far unknown in contemporary localities in France, Germany, etc. and seem to be immigrants that might have reached Iberia through the Alpine arch (then a more or less continuous archipel from Zagros until Betic massif). Strong beasts, probably able to swim like their close extant relatives *Rhinoceros unicornis* and *Eurhinoceros sondaicus*, they certainly could swim across some narrow sea channels. It is noteworthy to stress that in Lisbon region *G. (I.) rexmanueli* substitutes *Diaceratherium aurelianensis*. This last species is substituted elsewhere in Europe, i. e. in France (sables de l'Orléanais and Garonne basin), by *Brachypotherium brachypus*.

It seems clear enough that both migrations are almost contemporaneous, but that these two immigrants (somewhat different in ecology and in origin) did not follow the same pathway. As *Gaindatherium* is more hypsodont and so probably better adapted to drier environments it may be assumed that it followed the southernmost one.

5) In the lower Langhian Vb, the number of rhinocerotid taxa is double of that of Va division: all three from the previous level were still in existence, but there were three new ones, including *Dicerorhinus sansaniensis* (LARTET), common in the Astaracian from France and Germany and probably arrived from the European platform. However the other ones, *Chilotherium ibericus* ANTUNES and *Hispanotherium matritensis* (LARTET in PRADO), are totally unknown in Europe except in Iberian peninsula. Both should have passed through a Mesogean pathway, an island arch across the Mediterranean. *Chilotherium* and *Hispanotherium*, which show (like *Gaindatherium*) a clear tendency towards hypsodony, all used the same way for migration since they came from the same dispersal center in Asia and had rather close ecological characters. *Hispanotherium* is now known in eastern parts of the Alpine arch: Anatolia and Caucasus, while *Chilotherium* has been found in Italy. *Begertherium*, *Coementodon* and *Beliajevina* are considered as junior synonyms for *Hispanotherium*.

During the quite short time span corresponding to Vb division six rhinocerotid species, belonging to six genera, coexisted. This ecological anomaly may be easily explained by the geographical situation of lower Tagus basin, which represented the end and confluence of two migration pathways, one from the Northeast and another from the Southeast. Such coexistence of six different rhinocerotids could not last long; indeed in the following levels, Serravallian in age, all three migrants that came through the Betic massif vanished. Changes in climate towards an increase in humidity, related to the Serravallian transgression might have been unfavourable to such forms somewhat lost in this terminal part of the continent and better adapted to less humid environments. During Serravallian times only some forms (also common in the basin of Aquitany) survived in Iberia: *Aceratherium* cf. *tetradactylum*, *Dicerorhinus* (*Lartetotherium*) *sansaniensis* and *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorreensis*.

6) In conclusion, the study of the Miocene Rhinocerotidae of Lisbon allowed us to recognize the middle Mesogean as a new and hitherto unexpected migration way for land mammals. Taking this in account it would be interesting to reexamine the place and origin of other Iberian Miocene mammals like the Cervid *Palaeoplatyceros hispanicus* or the Glirids *Praearmantomys* (*P. ginsburgi* and *P. crusafonti*) and *Armantomys* (*A. aragonensis*).

## INTRODUCTION

Parmi les faunes de mammifères miocènes provenant des couches continentales intercalées dans la série essentiellement marine de la basse vallée du Tage, les Rhinocerotidés occupent une place importante. En effet, le nombre assez considérable d'échantillons récoltés, la variété des formes représentées, les renseignements qu'ils donnent tant du point de vue chronologique que paléogéographique en sont la preuve.

La présence de Rhinocerotidés fossiles a été reconnue depuis le siècle dernier d'après quelques pièces recueillies à Horta das Tripas — entre l'actuel Liceu Camões et l'Avenida Fontes Pereira de Melo —, et soumises par Carlos Ribeiro, Directeur de la «Comissão dos Trabalhos Geológicos de Portugal» au jugement de Boule, Professeur au Muséum de Paris, et de Depéret, Professeur à Lyon (COTTER, 1903-1904). Plus tard, d'autres contributions ont été apportées en particulier par ROMAN (1907), ZBYSZEWSKI (1949), VIRET (*in* ANTUNES, VIRET et ZBYSZEWSKI, 1972), et ANTUNES (1972). Toutefois, aucune étude d'ensemble n'avait été entreprise.

Pendant longtemps l'étude des Rhinocerotidés a été considérée comme ingrate en raison de la monotonie de la morphologie dentaire et de l'importance des variations individuelles. Des études récentes (en particulier HEISSIG, 1969) ont montré que la variabilité à l'intérieur de l'espèce était moins importante qu'on ne le pensait, et donc que l'on pouvait se fier à plus de caractères anatomiques comme fil directeur dans les déterminations et dans l'établissement des phylogénies. Le moment est donc arrivé de présenter cette étude qui a été précédée par une note préliminaire (GINSBURG et ANTUNES, 1979). Nous suivrons, dans la description, l'ordre stratigraphique en considérant successivement les divisions I, IVb, Va et Vb établies par COTTER (1903-1904), dont l'âge a été discuté (ANTUNES *et al.*, 1973).

Il est avéré que les Rhinocerotidés ont une valeur stratigraphique certaine et permettent des corrélations à distance. Liés à des habitats assez stricts, leur répartition dans le temps et dans l'espace reflète les fluctuations

des conditions paléocéologiques et paléogéographiques qui peuvent, en particulier, être mises en évidence par des phénomènes de migration (ANTUNES, 1979). Ainsi, l'arrivée soudaine de plusieurs Rhinocerotidés à affinités nettement asiatiques jusqu'à présent inconnus dans des niveaux du même âge au Nord des Pyrénées ne peut pas être interprétée que par des différences de milieu. Au cours de cette étude, nous envisagerons ces différents points de vue qui donnent des aperçus nouveaux non seulement sur le Miocène de la région de Lisbonne mais d'une manière générale sur la portion la plus occidentale du continent eurasiatique.

## SYSTÉMATIQUE

### A — DIVISION I, ÉPISODE RÉGRESSIF R<sub>1</sub> (AGE: BURDIGALIEN INFÉRIEUR)

Genre *Protaceratherium* ABEL 1910

#### Remarques préliminaires

Abel a établi le genre *Protaceratherium* sur le *Rhinoceros minutus* de Cuvier. Le type de l'espèce, provenant du hameau de Saint-Laurent sur la commune de Moissac (Tarn), consiste en trois dents supérieures gauches (P<sup>4</sup>, M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>) figurées par CUVIER (1822, t. II, pl. 94), OSBORN (1900) et ABEL (1910). Cuvier figurait aussi, provenant de la même trouvaille, une portion de mandibule gauche, une incisive supérieure de petite taille et quelques ossements. Mais il y a aussi dans le matériel original, conservé au Muséum de Paris, une P<sup>2</sup> gauche et une P<sup>4</sup> droite qui proviennent manifestement du même sujet que les dents supérieures figurées. Il faut les adjoindre au matériel type. L'âge de ces pièces a été débattu. DE BONIS (1973), à l'aide d'arguments circonstanciés, les attribue à l'Aquitainien. Les dents sont très usées et il n'est pas aisé d'en dégager les caractères diagnostiques. OSBORN, en 1900, les assimila à celles de *Pleuroceros*, forme à deux cornes symétriques voisine des *Dicerathe-*



rium américains, et les nomma en conséquence *Dicera-therium minutum*. Plus tard et indépendamment, HEISSIG (1972) et DE BONIS (1973) ont rejeté cette association et rapproché les dents de l'espèce de Cuvier à différentes pièces d'âge aquitain attribuées par Roman et Astre à *Ceratorhinus tagicus*. Ce sont (cf. DE BONIS, 1973) les pièces du petit Rhinocéros de Selles-sur-Cher, de Pechbonnieu (ASTRE, 1925) et surtout le squelette complet de Budenheim étudié par ROMAN en 1924.

Nous avons réexaminé le matériel type du *minutum* de Cuvier et confirmons le diagnostic de nos récents prédécesseurs. En effet, les prémolaires supérieures, P<sup>2</sup> et P<sup>4</sup>, du type de *minutum* montrent un cingulum lingual continu et, sur la P<sup>4</sup>, un renflement au niveau du crochet qui correspond, sur cette dent très usée, à la base de l'arc d'ivoire formé par la jonction du crochet et de la crista, exactement comme sur les pièces correspondantes de Budenheim et de Selles-sur-Cher. Les caractères des molaires (présence d'un crochet et parastyle aigu) ne sont pas distinctifs et se retrouvent tant sur les pièces de *Pleuroceros* que celles de Budenheim et Selles-sur-Cher. En définitive, nous attribuerons à *Protaceratherium minutum* non seulement les pièces de Budenheim et de Selles-sur-Cher, mais aussi le maxillaire d'Ulm figuré par ROMAN (1911, fig. 20), un palais subcomplet provenant de l'Aquitainien supérieur de la Chaux, dans le canton de Vaux en Suisse et un maxillaire de l'Aquitainien supérieur de Nicot dans le Tarn-et-Garonne. Les dents de Pechbonnieu et de Cintegabelle signalées par ASTRE (1925, 1933) dans les couches datées comme Stampien terminal par M. RICHARD (1948) mais qui sont peut-être un peu plus récentes, appartiennent à la même espèce. On doit y ajouter enfin un lot de pièces assez notables des faluns de la Touraine et de l'Anjou qui sont remaniées dans le falun helvétien mais proviennent de sables sous-jacents d'âge Burdigalien inférieur ou moyen. L'espèce atteint certainement le Burdigalien moyen, car les fouilles d'Artenay ont livré il y a quelques années un Mc III de petite taille, grêle et allongé qui correspond exactement à celui du squelette de Budenheim.

*Protaceratherium minutum* est bien un Acérathère. Ses nasaux fins, allongés, lisses et dépourvus de toute rugosité ou protubérance, ses prémolaires supérieures subcarées et munies d'un fort cingulum lingual, ses extrémités allongées et étroites, l'absence d'un quatrième doigt et la forme subcarée de son astragale l'attestent de manière évidente.

#### *Protaceratherium tagicum* (ROMAN 1907)

(Pl. I, fig. 1)

- 1907 *Rhinoceros* (*Ceratorhinus?*) *tagicus* nov. sp.; ROMAN, p. 42, pl. III, fig. 1.  
 1911 *Ceratorhinus tagicus* Roman; ROMAN, p. 70.  
 1949 *Ceratorhinus tagicus* Roman; ZBYSZEWSKI, p. 7.  
 1960 *Dicerorhinus tagicus* Roman; ANTUNES, p. 258, tableau. C  
 1969 *Dicerorhinus tagicus* (Roman); ANTUNES, quadro I.  
 1971 *Dicerorhinus tagicus* (Roman); ANTUNES, est. II.  
 1972 *Brachypodella tagica* (Roman); HEISSIG, p. 69-70.  
 1973 *Dicerorhinus tagicus* Roman; ANTUNES et al., p. 2313.  
 1979 *Prosantorhinus tagicus* (Roman); GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Les pièces types de l'espèce, provenant du gisement de Hortas das Tripas et étudiées par Roman, demeurent les seules connues dans le bassin de Lisbonne. Ce sont aussi les seules connues de l'espèce. En effet, toutes les pièces du reste de l'Europe attribuées par Roman à *tagicus* se sont avérées appartenir à une espèce voisine, *Protaceratherium minutum*. Le genre ne comprend que ces deux espèces.

Les caractères génériques, visibles sur les deux formes, sont, pour les prémolaires supérieures: contour occlusal subcarré de P<sup>2</sup> et P<sup>3</sup>, présence d'un cingulum lingual, protocône et hypocône reliés en général par un pont, présence d'une crista, jonction fréquente de cette crista et du crochet, prolifération de digitations multiples au niveau du crochet; sur P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>, le protocône est plus développé que l'hypocône. Sur les molaires supérieures: constrictions linguales des deux tubercules internes de M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>, crochet fin et allongé sur M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup>, plus court sur M<sup>3</sup>.

*P. tagicum* se distingue de *P. minutum* par sa plus petite taille générale, sa P<sup>4</sup> plus courte et l'effacement du cingulum lingual au niveau du protocône de P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>.

#### Rapports et différences

Roman avait, on l'a vu, attribué à *C. tagicus* le squelette de Budenheim, les pièces de Selles-sur-Cher et d'Ulm. Heissig a rétabli à ces pièces extra-ibériques leur statut taxonomique de *Protaceratherium minutum* mais place le *tagicus* dans son genre nouveau *Prosantorhinus* (= *Brachypodella*). Pour étayer sa détermination, il s'appuie sur la forme de la paroi externe des dents jugales, la présence d'un cingulum externe, la forme très acérée du parastyle des molaires, la constriction de l'hypocône (hypoconusfurche), la différence de largeur entre les prémolaires, la taille minime des prémolaires par rapport aux molaires et la forte sculpture horizontale de l'émail. Ces caractères se trouveraient chez *Prosantorhinus germanicus* et sur l'espèce de Lisbonne. Les caractères qui séparent les deux formes (fort cingulum lingual, crêtes transversales parallèles ou faiblement convergentes, pont entre hypocône et protocône aux prémolaires de *tagicus* et taille plus petite) sont interprétées par Heissig comme primitifs et pouvant bien se trouver chez une forme ancestrale. Ce raisonnement se tient mais il est plus logique de rapprocher le *tagicus* de formes du même âge et présentant les mêmes caractéristiques. La plupart des traits cités par Heissig comme communs entre *P. germanicus* et *tagicus* se retrouvent aussi chez *Protaceratherium minutum*. Ce sont en particulier tous les signes trouvés sur les molaires, ainsi que la complication du dessin des prémolaires, et même les proportions entre la longueur des molaires et des prémolaires. De plus, *P. minutum* et les pièces de Lisbonne présentent en commun une crista aux prémolaires, élément qui n'existe pas chez les *Prosantorhinus*. Cette crista est une néoformation, un caractère apomorphe qu'il est difficile de voir apparaître dans deux lignées différentes pour disparaître dans l'une

au moment de l'extinction de l'autre lignée. A l'appui de cette manière de voir, nous signalerons que le Burdigalien supérieur de Baigneaux-en-Beauce nous a livré de très nombreux restes d'une forme de *Prosantorhinus* plus ancienne et plus petite que le *Prosantorhinus douvillei* de Beaugency, et que cette forme ne se présente sur aucun point comme intermédiaire entre le *tagicus* et les *Prosantorhinus* plus récents. Il n'y a en particulier jamais de trace même de crista sur les prémolaires supérieures pourtant nombreuses et souvent à l'état de germe. Nous rapporterons donc l'espèce de Lisbonne au genre *Protaceratherium*.

Le genre *Protaceratherium* apparaît avec *P. minutum* pour la première fois dans les gisements de Pechbonnieu et de Cintegabelle, qui ont été placés par M. Richard dans le Stampien terminal mais sont sans doute à rajeunir légèrement. Il se poursuit dans l'Aquitainien inférieur de Paulhiac, l'Aquitainien supérieur de Laugnac et le Burdigalien inférieur et moyen (Artenay). Les pièces du Burdigalien basal d'Horta das Tripas correspondent à une espèce voisine, ayant vraisemblablement évolué un peu différemment par endémisme. Il est cependant logique de l'enraciner, jusqu'à plus ample information, dans ou près des formes les plus anciennes de *Protaceratherium* d'Europe, c'est-à-dire celles de Cintegabelle et de Pechbonnieu.

Genre *Diaceratherium* DIETRICH 1931

#### Remarques préliminaires.

Longtemps l'espèce *aurelianensis* a été rangée sans réserve dans le genre *Brachypotherium*, et considérée comme l'ancêtre de l'espèce plus récente et plus progressive *B. brachypus*. La principale différence se trouve dans les molaires inférieures. Chez *aurelianensis*, la muraille externe des molaires et des deux dernières prémolaires ( $P_3$  et  $P_4$ ) présente un sillon subvertical profond entre les deux lophides, lesquels sont par ailleurs à peu près également développés, le postérieur (hypolophide) n'étant que légèrement plus long que l'antérieur (métalophide); de plus les deux branches de l'hypolophide sont sensiblement perpendiculaires. Au contraire, chez *B. brachypus*, le sillon externe des molaires et des deux dernières prémolaires inférieures est moins profond, plus ouvert, tandis que l'hypolophide des molaires est beaucoup plus long par rapport au métalophide et que ses deux branches sont beaucoup plus largement ouvertes; parfois même cet hypolophide présente la forme d'un simple croissant. De plus, chez *B. brachypus*, la hauteur de la muraille interne de  $P_3$ - $P_4$ - $M_1$ , entre le collet et le fond de la vallée postérieure, est beaucoup plus haute que chez *aurelianensis*. Or, si l'on suit les animaux selon un ordre stratigraphique, on constate que les caractères ci-dessus cités de *aurelianensis* (sillon externe très marqué sur les prémolaires postérieures et les molaires, hypolophide moins développé et en équerre sur les molaires, faible hauteur de la muraille interne des prémolaires et de

la première molaire) se retrouvent de manière inchangée non seulement sur les formes typiques du Burdigalien («*B.*» *aurelianensis* d'Artenay, de Neuville-aux-Bois et de Chilleurs-aux-Bois) mais aussi sur ses ancêtres directs, «*B.*» *aginsensis* de l'Aquitainien et «*B.*» *lemanense* du Stampien. D'autre part, le sillon externe large et peu profond de  $P_3$  à  $M_3$ , l'hypolophide en arc de cercle des molaires et la hauteur de la muraille interne de  $P_3$  à  $M_1$  s'observe identiquement sur les pièces du Burdigalien supérieur de Baigneaux-en-Beauce, La Romieu, celles du Langhien de Pontlevoy-Thenay (fin de l'Orléanien) et celles plus récentes de l'Astaracien de Simorre et La Grive Saint-Alban.

On n'observe donc aucun intermédiaire morphologique entre les dents de type *aurelianensis* et les dents de type *brachypus*, alors que les gisements considérés s'étalent sur l'Oligocène supérieur et tout le Miocène inférieur et moyen. Si les deux espèces dériveraient l'une de l'autre, on aurait donc un saut évolutif brutal entre le niveau d'Artenay et celui de Baigneaux-en-Beauce, saut évolutif ni amorcé ni suivi par une quelconque évolution. Un tel phénomène est extrêmement improbable, d'autant qu'entre les deux niveaux stratigraphiques considérés, aucun changement tant soit peu notable dans les conditions écologiques et climatiques n'est connu, pouvant provoquer un tel saut évolutif. Il apparaît donc, sur ces seules données, qu'il est plus logique de considérer les deux formes de *Brachypotherium* comme non reliées phylogénétiquement et de voir en *B. brachypus* un immigrant.

Ce point de vue vient de nous être confirmé par la coexistence, dans un gisement récemment découvert, des deux espèces: *aurelianensis* et *brachypus*. Ce gisement, découvert à l'occasion de l'ouverture du chantier de la ligne de l'Aérotrain à Chevilly au Nord d'Orléans (GINSBURG, 1980), a livré, au milieu d'une faune commune aux niveaux d'Artenay et de Baigneaux-en-Beauce, quelques éléments caractéristiques de la faune de Baigneaux, à savoir les migrants *Deinotherium cuvieri*, *Dorcatherium guntianum* et *D. crassum*, tandis que le migrant *Bunolistriodon lockharti* manque et que le castoridé *Steneofiber depereti depereti*. Le gisement de l'Aérotrain apparaît donc comme d'âge intermédiaire entre Artenay et Baigneaux, c'est-à-dire à l'époque où *Br. brachypus* relaie «*Br.*» *aurelianensis*. Or le gisement a livré quelques dents que l'on a pu déterminer avec certitude:  $P_3$ - $P_4$  en connexion et deux  $M_3$  isolées. Les deux premières pièces appartiennent sans conteste à *Br. brachypus* malgré quelques différences au niveau du paraconide. Par contre, les  $M_3$  sont presque superposables à certains échantillons de «*Br.*» *aurelianensis* d'Artenay et de Neuville-aux-Bois. Il est remarquable qu'aucune des pièces ne présentent une morphologie intermédiaire entre les deux espèces, mais se placent sans ambiguïté dans l'une ou l'autre. Les deux espèces coexistent donc. Force nous est donc de considérer le *B. brachypus* comme un immigrant appartenant à un rameau différent de celui qui a mené à *aurelianensis*. Ils correspondent donc à deux genres diffé-



rents. *B. brachypus* étant l'espèce-type de *Brachypotherium* ROGER 1904, c'est *aurelianensis* qu'il faut placer dans un autre genre. On pourrait penser à *Brachydiceratherium* créé par LAVOCAT en 1951 pour l'espèce *lemanense* qui appartient au même rameau mais DIETRICH a décrit en 1931, sous le nom de *Diaceratherium tomerdingensis* n. gen. n. sp. un lot homogène de dents provenant d'une fente karstique de l'Aquitainien de la Souabe et appartenant manifestement au même genre que l'espèce *aurelianensis*. *Diaceratherium* a donc priorité sur *Brachydiceratherium*.

*Diaceratherium* cf. *aurelianensis* (NOUEL 1866)

(Pl. I, fig. 2 à 4)

- 1907 *Rhinoceros (Teleoceras)* sp. ROMAN, p. 44, pl. III, fig. 2-3.  
 1949 *Brachypotherium (Teleoceras)* cf. *aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, pl. 13, pl. I, fig. 1 et 7.  
 1960 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, p. 258, tableau.  
 1969 *Brachypotherium aurelianense* (Nouel), ANTUNES, quadro I.  
 1979 *Brachydiceratherium* cf. *aurelianensis* (Nouel), GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Les rares pièces de la division I du Miocène de Lisbonne (une D<sup>3</sup> droite et une M<sup>2</sup> gauche incomplètes, ainsi qu'une M<sup>3</sup> droite, vierge, mutilée, non figurée précédemment) étudiées par Roman et Zbyszewski se rangent facilement près de *Diaceratherium aurelianensis*. Ces pièces sont compatibles (vu le faible degré d'usure de la M<sup>2</sup> il est normal que la M<sup>3</sup>, qui perce après, soit encore vierge) et pourraient bien avoir appartenu à un même sujet. Seule remarque, la pauvreté du matériel ne nous a pas permis de bien distinguer nos pièces de l'espèce plus ancienne *Diaceratherium aginense*, les différences spécifiques étant surtout inscrites sur les prémolaires (cf. REPELIN, 1917). Cependant la muraille externe plus plate de notre M<sup>2</sup> de Lisbonne semble être un caractère partagé avec *D. aurelianensis*. C'est pourquoi nous désignerons nos pièces sous le nom de *D.* cf. *aurelianensis*. La taille un peu plus faible que celle de *D. aurelianensis* typique correspond bien à ce qu'on peut attendre d'un intermédiaire entre la forme orléanaise et celle de l'Agenais.

B — DIVISION IVb, ÉPISODE RÉGRESSIF R<sub>2</sub>  
 (ÂGE: BURDIGALIEN MOYEN)

Genre *Prosantorhinus* HEISSIG 1974

Le type de l'espèce est le *Dicerorhinus germanicus* Wang, que Heissig a séparé du genre *Dicerorhinus* GLOGER 1841, pour le placer dans un genre nouveau, *Brachypodella* HEISSIG 1972. Ce dernier nom étant préemployé pour un Gastéropode, Heissig l'a remplacé ultérieurement par *Prosantorhinus*. Appartiennent à cette espèce l'espèce type du Vindobonien supérieur (?) de Georgensmund (*P. germanicus*) et l'espèce du Langhien

(= Helvétien contemporain des dépôts des faluns de la Touraine = Orléanien supérieur) de Beaugency: *P. douvillei*. Comme on l'a vu, des pièces plus anciennes proviennent du «Burdigalien supérieur» de Baigneaux-en-Beauce.

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

(Pl. II, fig. 1 à 3)

- Syn.: pars 1949 *Diceratherium* cf. *douvillei* Osborn, ZBYSZEWSKI, p. 24-25, pl. I, fig. 2; pl. II, fig. 14; pl. III, fig. 19.  
 1953 *Diceratherium* cfr. *douvillei*, in BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 12.  
 1979 *Prosantorhinus douvillei* (Osborn), GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Nous modifions aujourd'hui les déterminations faites par Zbyszewski et nous mêmes des pièces de Quinta da Noiva (une M<sup>2</sup> droite et hémimandibule droite avec D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub>) et de Quinta do Narigão (calcaneum gauche) rapportées à *douvillei*. Nous les avons notamment comparées avec le type de l'espèce et le matériel inédit et très riche provenant de Baigneaux-en-Beauce.

Genre *Diaceratherium* DIETRICH 1931

*Diaceratherium aurelianensis* (NOUEL 1866)

(Pl. II, fig. 4 à 8; Pl. III, fig. 1 à 10; fig. 1 à 6 du texte)

- Syn.: 1949 *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, p. 14 à 23; pl. I, fig. 6, 8, 10, 12; pl. I, fig. 5?; pl. I, fig. 4?; pl. III, fig. 16, 17 (Va?), 18, 20, 21, 23, 24?; pl. II, fig. 15; pl. IV; pl. V, fig. 31, 33, 34, 35.  
 1953 *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianensis*, BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 12.  
 1960 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, p. 258, tableau.  
 1969 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, quadro I.  
 1979 *Brachydiceratherium aurelianensis* (Nouel), GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

C'est de loin l'espèce la plus abondamment représentée au IVb tant par des restes dentaires qu'ostéologiques. Elle est bien caractérisée par sa taille excédant nettement celle de *Prosantorhinus* cf. *germanicus*, ses prémolaires supérieures (P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup>) très larges et à vallée interne d'orientation presque transversale, ses molaires inférieures à sillon externe accusé et ses métapodes courts et trapus.

Pour les dents supérieures nous disposons en particulier d'un palais de Quinta do Narigão montrant la série complète des dents jugales du côté gauche.

Ces dents sont simples. Sur les prémolaires supérieures (P<sup>2</sup> à P<sup>4</sup>) le crochet est plutôt faible, la vallée est très transversale par rapport à d'autres Rhinocérotydés, le cingulum interne à peine marqué ou inexistant; elles sont très allongées transversalement. Sur les molaires, fort volumineuses, brachyodontes, à vallée large et simple, le crochet et l'antécrochet sont bien développés et la muraille externe relativement aplatie. Il y a du ciment sur la muraille externe.



Les molaires inférieures sont bien moins nombreuses en collection mais caractéristiques; elles possèdent un fort sillon externe entre les deux lophides, et le lophide postérieur montre un profil occlusal bien arrondi.

La majorité de ces dents, en particulier les dents supérieures, sont de taille un peu moindre que celles du *Diaceratherium aurelianensis* des Sables de l'Orléanais (Chilleurs-aux-Bois, Neuville-aux-Bois, Artenay).

Le squelette post-crânien est représenté par quelques os longs et un nombre assez important d'os de la main et du pied. Un humérus gauche presque complet figuré par ZBYSZEWSKI (1949, pl. IV, fig. 8) montre la torsion caractéristique de la crête deltoïdienne, une tête articulaire proximale peu saillante, un épicondyle très large, et l'axe de l'articulation du coude (radio-humérale) incliné vers l'extérieur. Une extrémité distale de cubitus figurée par ZBYSZEWSKI (id., pl. V, fig. 31), correspond aussi par la taille et la forme à *D. aurelianensis*.

Trois scaphoïdes, de taille légèrement inférieure à ceux d'Artenay, semblent devoir être rapportés à la même espèce malgré quelques différences morphologiques. La surface d'articulation avec le trapèze peut manquer, et la surface supérieure pour l'articulation du radius est un peu échancrée à la partie postéro-interne; mais les proportions générales sont les mêmes, en particulier l'os est large et bas comme il est à attendre pour un animal à pieds courts. Ils sont même plus bas que le scaphoïde de *Diaceratherium aginense* de l'Aquitainien de Laugnac (DE BONIS, 1973, p. 129, fig. 27), ce qui va dans le sens de l'évolution admise pour les Brachyothères.

Le pyramidal est un os étroit et allongé antéro-postérieurement. Sa hauteur est plus faible que chez *Aceratherium*. La face antérieure est oblique, orientée antéro-externement. La surface articulaire pour le cubitus en forme de large selle est allongée antéro-postérieurement et déborde amplement sur la face extérieure dont elle occupe environ la moitié, de sorte que la tubérosité externe est réduite en hauteur. La surface d'articulation pour l'unciforme est grossièrement triangulaire et très peu concave. Tous ces caractères se retrouvent sur les pyramidaux du *D. aurelianensis* d'Artenay.

Les métacarpiens II (fig. 1 du texte), III (fig. 2 et 3a, b du texte) et IV (fig. 4 et 5a, b, c du texte), sont courts et trapus. Les proportions, les surfaces articulaires et la force des tubérosités d'insertion des ligaments sur les faces antérieures et latérales sont identiques sur les métapodes correspondants d'Artenay.

L'astragale (fig. 6a, b du texte) est un os très bas et très étalé dans le sens latéral. La poulie articulaire supérieure pour le tibia est peu ensellée, les surfaces articulaires distales (pour le naviculaire et le cuboïde) sont bien allongées transversalement sur la face postérieure; la surface calcanéenne postérieure est en forme de S

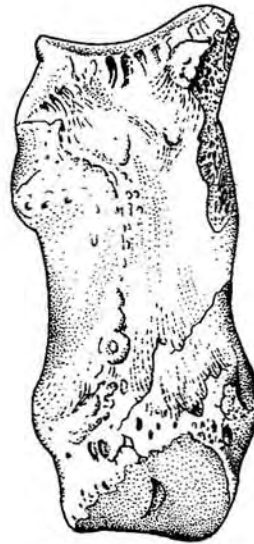


Fig. 1 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc II gauche, vue de face. Vale Pequeno, Burdigalien IVb. N.º 55. Échelle,  $\times 2/3$

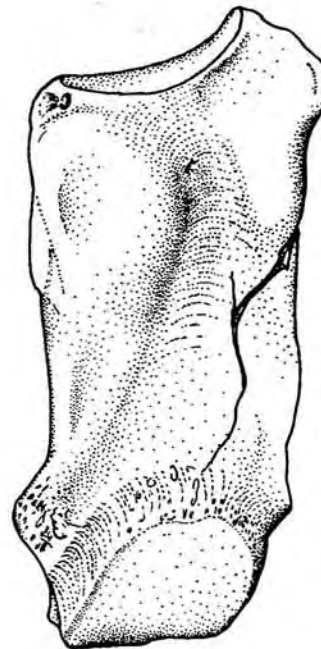


Fig. 2 — *Diaceratherium aurelianensis*: Mc III gauche, vue de face. Vale Pequeno, Burdigalien IVb. N.º 51. Échelle,  $\times 2/3$

(double courbe), concave à l'arrière et prolongée par une faible convexité antérieure exactement comme sur l'astragale de *D. aurelianensis* d'Artenay. De même, la surface calcanéenne interne est en forme d'ellipse très allongée transversalement. L'allongement transversal, le faible enlèvement de la surface proximale et les proportions des surfaces articulaires avec le calcanéum sont les mêmes que sur le *D. aurelianensis* d'Artenay, le *B. brachypus* de Baigneaux et des niveaux supérieurs (Pontlevoy, Simorre, La Grive). Par contre, l'astragale du *Diaceratherium* plus ancien de Laugnac est nettement différent par la persistance de caractères moins évolués (allongement trans-

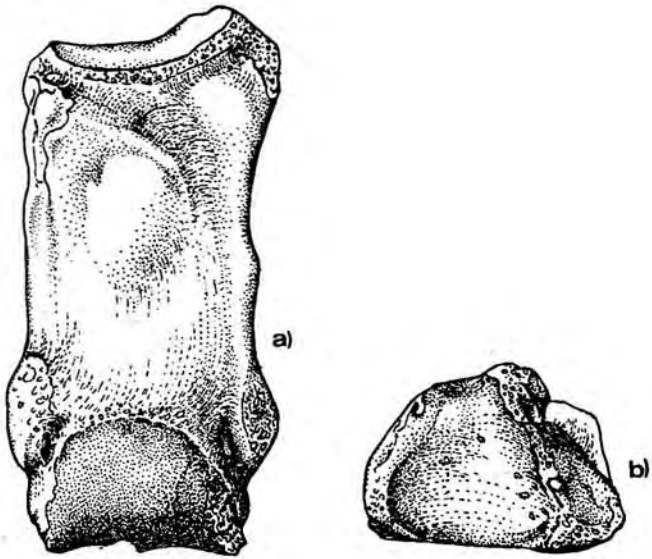


Fig. 3 — *Diceratherium aurelianensis*: Mc III gauche. vues de face (a) et supérieure (b). Quinta do Narigão, Burdigalien IVb. N.º 52. Échelle.  $\times 2/3$



Fig. 4 — *Diceratherium aurelianensis*: Mc IV droit, vue de face. Vale Pequeno. N.º 48. Échelle.  $\times 2/3$

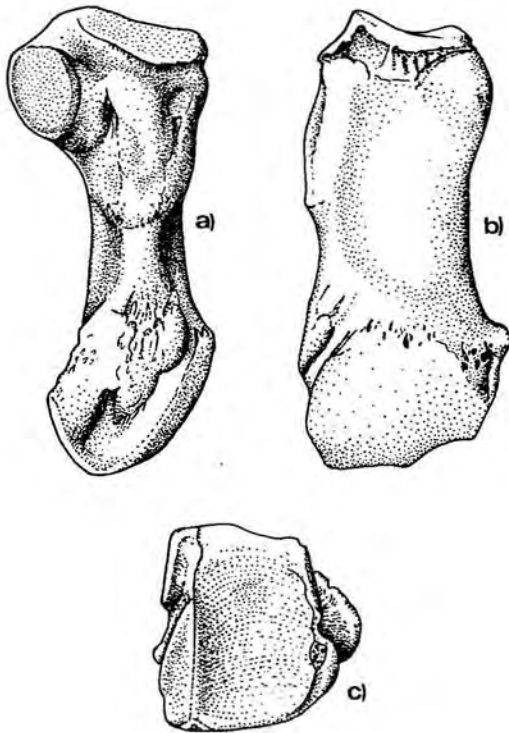


Fig. 5 — *Diceratherium aurelianensis*: Mc IV gauche, vues médiale (a), de face (b) et supérieure (c). Quinta do Trindade, Pote d'Água, Burdigalien IVb. N.º 49. Échelle.  $\times 2/3$

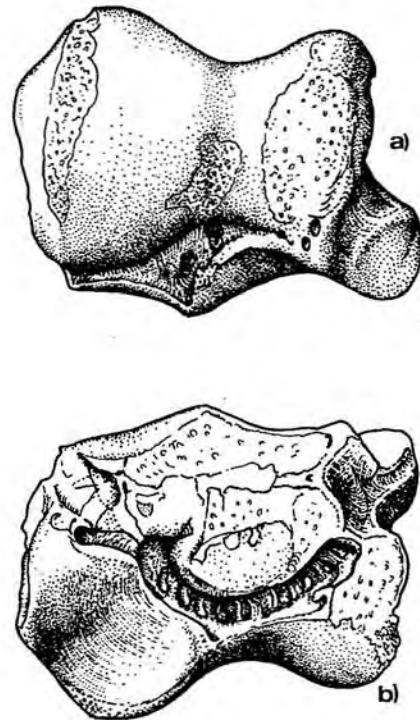


Fig. 6 — *Diceratherium aurelianensis*: astragale droit, vues antérieure (a) et postérieure (b). Quinta da Noiva, Burdigalien IVb. Échelle.  $\times 2/3$

versal moindre, enlèvement de la poulie proximale plus accusé et surfaces articulaires calcanéennes plus rondes.

Les métatarsiens représentés dans nos collections (Mt II et Mt IV) ont, comme les métacarpiens, les mêmes proportions et caractéristiques que leurs homologues de *D. aurelianensis* d'Artenay. Les surfaces articulaires proximales latérales et distales ont la même forme, et les surfaces d'insertion ligamentaires sont aussi développées.

Au point de vue dimensionnel, il est à remarquer que la quasi totalité du matériel, tant dentaire qu'ostéologique, est d'une taille légèrement inférieure au matériel correspondant de *D. aurelianensis* d'Artenay et de Neuville-aux-Bois. Quelques pièces cependant (deux M<sup>II</sup> supérieures, quelques molaires inférieures et un Mc III) atteignent la taille des pièces d'Artenay. Il s'agit bien de la même espèce.

Genre *Aceratherium* KAUP, 1832

*Aceratherium platyodon* MERMIER 1895

(Pl. III, fig. 11 à 13; pl. IV, fig. 1; fig. 7 du texte)

Syn.: pars 1949 *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, p. 17, pl. II, fig. 13.

1969 *Aceratherium platyodon* Mermier, ANTUNES, quadro I.

1979 *Aceratherium platyodon* Mermier, GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

Dans le même niveau IVb, cette forme est beaucoup plus pauvrement représentée que l'espèce précédemment décrite, *Diaceratherium aurelianensis*. Les matériaux accumulés jusqu'à la publication du mémoire de ZBYSZEWSKI (1949) ne renfermaient aucune pièce pouvant être rapportée avec certitude à un *Aceratherium*. Depuis, parmi les nouvelles récoltes, quelques pièces caractéristiques attestent la présence de ce genre.

Il faut considérer d'abord une P<sup>3</sup> gauche complète de Quinta do Narigão et un germe de P<sup>3</sup> gauche, dépourvu de son ectolophe, de Quinta da Carrapata. Sur ces deux pièces le bourrelet interne est fort, les deux lophes internes sont très obliques et la crista rejoint le crochet, même sur la dent très fraîche.

La denture mandibulaire est représentée par une série P<sub>3</sub>-M<sub>3</sub> gauche usée, de Vale Pequeno, ainsi que par un fragment de mandibule de Quinta do Narigão portant la série P<sub>2</sub>-P<sub>4</sub> et montrant les alvéoles de P<sub>1</sub> et d'une incisive. Enfin, une P<sub>4</sub> droite isolée de Quinta da Noiva rapportée par ZBYSZEWSKI (loc. cit.) à *Diaceratherium aurelianensis* (pl. II, fig. 13).

L'incisive, comme on peut juger par son alvéole, était très grosse.

La P<sub>1</sub> était courte et uniradiculée. Les autres prémolaires (P<sub>2</sub> à P<sub>4</sub>) sont hautes et munies d'un cingulum externe assez lâche mais net. P<sub>2</sub> est très étroite, les lophides de P<sub>2</sub> sont anguleux ainsi que les lophides antérieurs de P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>. Tous ces caractères se retrouvent sur le type d'*Aceratherium platyodon*.

Les molaires sont plus épaisses, leur protolophide est plus long et le cingulum labial est réduit mais toujours présent.

Les os sont également caractéristiques. Un pyramidal gauche de Quinta da Carrapata ne saurait être confondu avec celui de *D. aurelianensis*; il est beaucoup plus haut, plus court antéro-postérieurement, la face antérieure est plus développée et orientée moins obliquement, tandis que la surface articulaire avec le cubitus descend relativement moins bas du côté externe, la tubérosité antéro-externe étant beaucoup plus développée. Enfin, la surface articulaire distale (avec l'unciforme) est creusée en forme de gouttière profonde à axe transversal. Tous ces caractères se retrouvent sur le pyramidal d'*Aceratherium paulhiacensis* de l'Aquitainien (DE BONIS, 1973, p. 141, fig. 36-3), ainsi que sur celui de l'*Aceratherium tetradactylum* de Sansan.

Trois astragales (un droit et un gauche de Quinta da Carrapata, un droit de Quinta de Santa Luzia — fig. 7a, b du texte) par leur profil antérieur subcarré, le



Fig. 7 — *Aceratherium platyodon*: astragale droit, vues distale (a) et plantaire (b). Areeiro de Santa Luzia, au N de Quinta do Narigão; Burdigalien IVb. N.° 11. Échelle.  $\times 2/3$

fort ensellement de la poulie articulaire et le développement antéro-postérieur de la surface d'articulation pour le naviculaire appartiennent sans conteste au genre *Aceratherium*. Sur la face plantaire, la surface d'articulation postérieure avec le calcaneum est un peu plus creuse et plus étalée transversalement que chez les Brachypothères tandis que la surface calcanéenne interne est au contraire plus ramassée et de forme presque ronde.

Un seul métatarsien nous est parvenu. C'est un Mt II gauche provenant de Quinta da Carrapata. Cet os est grêle et très allongé, la surface d'articulation proximale (avec le mésocunéiforme) est étroite, triangulaire et en forme de gouttière à axe dorso-plantaire. Sur la face externe l'articulation avec l'ectocunéiforme est assurée par deux surfaces articulaires arrondies situées proximement, l'une en avant et l'autre à l'arrière; la partie distale de ces deux surfaces s'articule avec le Mt III. Les proportions sont aussi les mêmes que chez *Aceratherium paulhiacensis* et *Aceratherium tetradactylum*.

### C — DIVISION Va<sub>2</sub>, ÉPISODE RÉGRESSIF R<sub>3</sub> (AGE: BURDIGALIEN SUPÉRIEUR)

Genre *Prosantorhinus* HEISSIG 1974

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

(Pl. IV, fig. 2-3)

Syn.: 1949 *Diceratherium* cf. *douvillei* Osborn, ZBYSZEWSKI, pl. I, fig. 3.

1979 *Prosantorhinus douvillei* Osborn, GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

L'espèce est représentée par deux spécimens des sables manganésifères de Quinta des Pedreiras. Une P<sup>3</sup>



supérieure gauche, figurée par ZBYSZEWSKI (1949, pl. I fig. 3) est beaucoup plus large que sur la pièce type de *P. douvillei* et s'accorde avec les pièces inédites de *P. germanicus* de Baigneux-en-Beauce. La pièce provient de Quinta des Pedreiras où sont représentés les deux niveaux IVb et Va. ZBYSZEWSKI a placé cette dent dans le IVb, ainsi d'ailleurs qu'un certain nombre d'autres pièces. Mais sa patine noirâtre très caractéristique indique de manière incontestable qu'elle provient du niveau manganésifère. Ce niveau, appartenant à la division Va, a livré d'ailleurs la presque totalité des vertébrés fossiles à ce gisement. Une P<sup>4</sup> gauche à médianus bien transversal et à cingulum très faible doit appartenir à la même espèce.

#### Genre *Aceratherium* KAUP 1832

##### *Aceratherium lumiarense* nov. sp.

(Pl. IV, fig. 4; pl. V, fig. 1-7; fig. 8-11 du texte)

Syn.: 1969 *Aceratherium platyodon* Mermier, ANTUNES, quadro I.  
1979 *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon*, GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

**Diagnosis:** espèce voisine mais plus évoluée et légèrement plus grande que *Aceratherium platyodon*, avec prémolaires supérieures plus molarisées: P<sup>3-4</sup> à bord lingual moins arrondi, hypocône plus développé transversalement, devenu presque aussi allongé que le protocône; molaires à crochet plus développé et apparition d'un renforcement cingulaire à l'arrière de M<sup>3</sup>.

**Holotypus:** maxillaire droit avec P<sup>1</sup>-M<sup>3</sup> (n.° 86). Pl. IV, fig. 4.

**Locus typicus:** sablière de Quinta des Pedreiras, près de Lumiar, à Lisbonne.

**Stratum typicum:** sables Va<sub>2</sub> du Néogène lisbonnais.

**Derivatio nominis:** Lumiar, ancien village compris aujourd'hui dans la ville de Lisbonne et sur le territoire duquel se trouvait la sablière de Quinta das Pedreiras.

La très belle série supérieure avec toutes les dents jugales dont nous faisons le type de l'espèce, une série P<sup>2</sup>-P<sup>4</sup> en connexion, quelques prémolaires isolées, ainsi que deux pyramidaux et un Mc II droit sont attribuables sans aucune restriction au genre *Aceratherium*. Elles proviennent toutes de Quinta das Pedreiras, à l'exception d'une P<sup>2</sup> droite de Quinta do Pombeiro.

La P<sup>1</sup> est petite, allongée et triangulaire; la P<sup>2</sup> est de profil occlusal subcarré; P<sup>3</sup> et surtout P<sup>4</sup> sont plus larges. Sur P<sup>2</sup>, P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> existent un fort bourrelet interne, une vallée médiane très oblique, tandis que la crista et le crochet tendent à se réunir. Les molaires supérieures sont simples et volumineuses, à vallées assez larges, sur M<sup>3</sup> en particulier, et le crochet est plutôt faible.

Une hémimandibule gauche avec P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> assez usées a été rapportée à *Aceratherium* en raison de l'importance de ses prémolaires (longueur P<sub>3</sub>-P<sub>4</sub> égale à M<sub>1</sub>-M<sub>2</sub>), et de restes du bourrelet labial sur P<sub>3</sub>, P<sub>4</sub> et M<sub>1</sub>. Ce bourrelet est réduit à des stries verticales sur la face labiale du lophide antérieur.

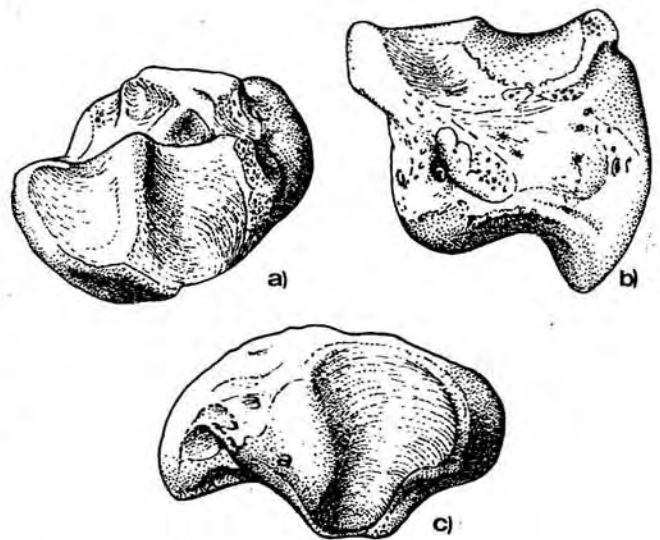


Fig. 8 — *Aceratherium lumiarense*: scaphoïde gauche, faces inférieure (a), postérieure (b) et supérieure (c). Quinta da Barbacena, Chelas, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 70. Échelle, × 2/3

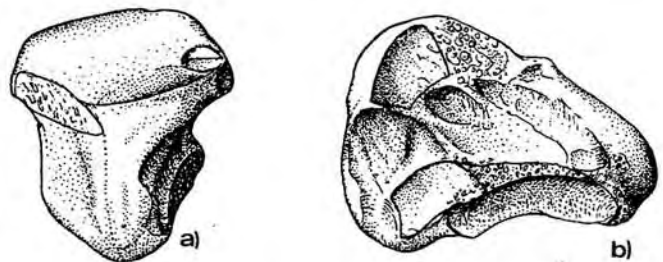


Fig. 9 — *Aceratherium lumiarense*: semilunaire droit, faces antérieure (a) et médiale (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 75. Échelle, × 2/3

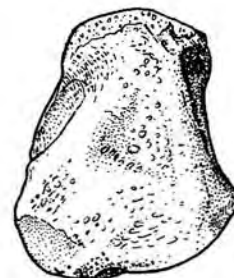


Fig. 10 — *Aceratherium lumiarense*: pyramidal droit, face antérieure. Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.° 78. Échelle, × 2/3

Une P<sub>3</sub> inférieure isolée, à l'état de germe, montre les mêmes caractéristiques que son homologue du niveau IVb mais le bourrelet labial est un peu plus faible et la taille légèrement plus grande.

Nous possédons deux scaphoïdes, un complet (fig. 8a, b, c du texte) et l'autre subcomplet. Ils sont beaucoup plus hauts, plus courts et plus étroits que chez *Diaceratherium* et *Brachypotherium*. Ils ressemblent bien davantage à celui d'*Aceratherium paulhiacensis* figuré par DE BONIS (1973, p. 141, fig. 36-1), qui est cependant encore plus élevé. La pointe de la tubérosité proximo-



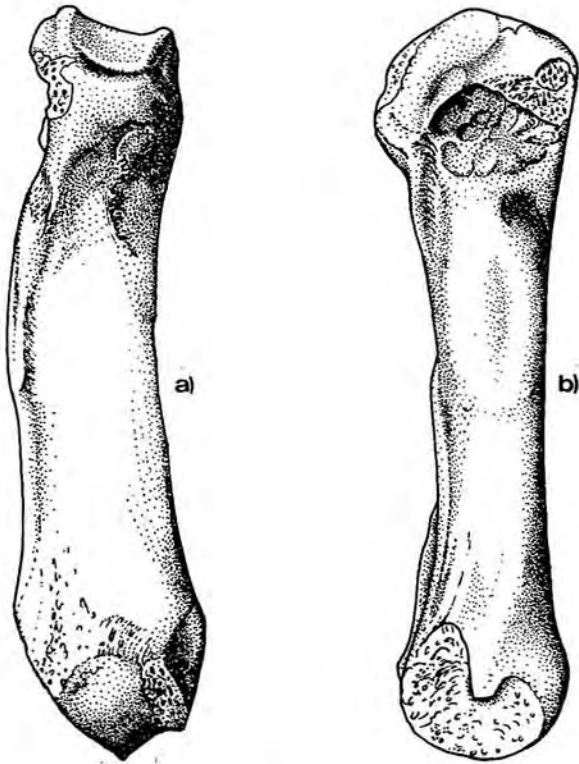


Fig. 11 — *Aceratherium lumiarense*: Mc II droit, vues de face (a) et latérale externe (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>, N.º 74. Échelle, × 2/3

interne est forte comme chez ce dernier et à l'encontre de *Diaceratherium*. Les deux exemplaires ont une tubérosité postérieure assez différente; nous n'avons pas assez d'éléments de comparaison pour juger de la valeur systématique de ce caractère.

Un semi-lunaire droit (fig. 9a, b du texte) de Quinta das Pedreiras, par sa taille et la forme de son articulation avec le magnum décrit ci-dessous, semble pouvoir appartenir à la même espèce.

Deux pyramidaux (un gauche et un droit — fig. 10 du texte) sont presque semblables à celui décrit du même genre dans le IVb. Le corps de l'os est très élevé, la surface articulaire proximale assez courte dans le sens antéro-postérieur, la surface articulaire distale en forme de gouttière profonde allongée transversalement, tandis que la tubérosité distalo-externe, bien développée, est importante et dessine grossièrement une forme de pyramide.

Il semble que l'on puisse rapporter à la même espèce un magnum droit qui s'articule parfaitement avec le Mc II ci-dessous décrit; il est aussi voisin du point de vue morphologique de celui d'*Aceratherium paulhiacensis* figuré par DE BONIS (1973, p. 142, fig. 37-4). La face antérieure, en particulier, est haute, et la surface pour le semilunaire bombée et non creusée en gouttière. La face articulaire pour le Mc III est large en arrière comme en avant, ainsi qu'il convient à une tête proximale de Mc III assez large en arrière (voir fig. 38-le, p. 143 in DE BONIS). Le magnum de *Diaceratherium* est bien différent avec en particulier une face antérieure beaucoup moins haute (cf. REPELIN, 1917, pl. XIII, fig. 2).

Le Mc II (fig. 11 du texte) est un os grêle et très allongé, fortement dissymétrique (il devait s'écarter assez nettement de Mc III, comme l'indique la nette torsion vers l'intérieur de la moitié distale de la diaphyse), la surface articulaire proximale pour le trapézoïde est étroite, légèrement excavée dans le sens latéral et fortement bombée dans le sens antéro-postérieur. La surface articulaire avec le magnum est en forme de large croissant.

Deux ectocunéiformes assez allongés dans le sens dorso-plantaire sont attribuables à *Aceratherium*. Un astragale et un metatarsien III rapportés à la même espèce seront considérés à propos des rhinocerotidés du Langhien Vb.

### Rapports et différences

Les pièces d'*Aceratherium* du Va de Lisbonne constituent un ensemble homogène qui se distingue nettement des formes plus anciennes du Burdigalien inférieur ou Orléanien inférieur et plus récentes de l'Astaracien. Comme nous l'avons indiqué dans la diagnose, *Ac. platyodon* est plus primitif: les prémolaires P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> ont chez ce dernier un contour lingual bien arrondi et l'hypocône est nettement plus petit que le protocône, tandis que le parastyle est moins individualisé sur la face labiale; alors que sur *Ac. lumiarense*, le contour de ces prémolaires est plus rectangulaire et l'hypocône est plus développé. De même sur les molaires d'*Ac. lumiarense* apparaît un crochet qui n'existe pas sur *Ac. platyodon*, et la M<sup>3</sup> voit le développement d'un cingulum postérieur qui donne à cette dent un contour occlusal moins triangulaire. Autre différence: sur les dernières prémolaires, la crista et le crochet, qui se rejoignaient sur *Ac. platyodon*, ne se rejoignent plus sur *Ac. lumiarense*. Enfin *Ac. platyodon* est un peu plus petit.

Par contre *Ac. fahlbuschi* est plus évolué. Les prémolaires supérieures de cette espèce sont plus molarisées, avec un hypocône aussi développé transversalement que le protocône, donnant un contour occlusal presque carré (cf. HEISSIG, 1972, pl.3); sur les mêmes prémolaires, le pont qui reliait, vers l'extrémité linguale de la vallée centrale, le protocône à l'hypocône chez *Ac. platyodon* et *Ac. lumiarense* a ici disparu, comme d'ailleurs chez *Ac. tetradactylum*.

Les comparaisons avec *Ac. mirallesi* sont difficiles car cette forme est très pauvrement représentée; les dents supérieures en particulier sont inconnues, et les dents jugales inférieures, autant qu'on puisse juger par les figures, ne se distinguent morphologiquement d'aucune de celles des autres espèces d'*Aceratherium*. Mais il s'agit certainement d'une forme différente de celle du Va de Lisbonne car les métapodes ont des proportions bien différentes; le Mt III d'*Ac. mirallesi* (cf. CRUSAFONT *et al.*, 1955, fig. 37 et pl. IV, fig. 3), le seul métapode qu'on puisse comparer directement, est beaucoup plus trapu et court que sur l'animal de Lisbonne.

Enfin, *Ac. tetradactylum* montre sur  $P^{3-4}$  un hypocône aussi important que le protocône, un contour interne beaucoup plus carré, tandis que, tant sur les dernières prémolaires que sur les molaires, la crista et le crochet se rejoignent.

En conséquence, l'*Aceratherium* du Va de Lisbonne est une espèce nettement caractérisée. Au point de vue du niveau évolutif, elle se place entre *Ac. platyodon*, plus ancien et plus primitif (avec  $P^{3-4}$  à contour interne plus rond et hypocône encore faible) et *Ac. fahlbuschi*, plus récent et plus évolué (avec  $P^{3-4}$  plus carrées, à hypocône aussi développé que le protocône). *Ac. tetradactylum* semble appartenir à un autre rameau du même genre.

Une forme d'âge sensiblement identique, l'*Aceratherium* de La Romieu (cf. VIRET et ROMAN, 1934, pl. VIII et pl. IX, fig. 1-7) semble bien appartenir à la même espèce: on note en effet les mêmes différences qu'avec *Ac. platyodon*: sur les prémolaires  $P^{2-3-4}$  de La Romieu le contour interne est presque carré, l'hypocône est bien développé, la crista ne rejoint pas le crochet et le parastyle est plus individualisé; sur les molaires supérieures un crochet est bien développé ainsi qu'un cingulum postérieur sur  $M^3$ . Cette forme ne peut être assimilée à *Ac. fahlbuschi* car les prémolaires supérieures sont trop larges transversalement, l'hypocône est encore trop court par rapport au protocône et ces deux tubercules sont encore joints par un pont très net, comme sur la forme de Lisbonne.

Genre *Gaïndatherium* COLBERT 1934

Sous-genre *Iberotherium* nov.

*Diagnosis* du sous-genre: celle de l'espèce.

*Derivatio nominis*: de Iberia, ancien nom de la Péninsule Ibérique.

*Gaïndatherium (Iberotherium) rexmanuelli* nov. sp.

(Pl. VI, fig. 1-12; pl. VII, fig. 1-9; pl. VIII, fig. 1; fig. 12-20 du texte)

Syn: 1949 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ZBYSZEWSKI, pl. I, fig. 9 et 11, pl. III, fig. 17.

1972 *Hispanotherium* (une forme un peu différente de *Hispanotherium matritense* Prado), ANTUNES, p. 18.

1972 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES, pl. II, fig. 7.

(pars) 1973 *Brachypotherium aurelianense* Nouel, ANTUNES et al., p. 2315.

1979 *Gaïndatherium* nov. sp., GINSBURG et ANTUNES, p. 493.

*Holotypus*: fragment de maxillaire droit avec  $P^1$ - $P^2$ - $P^3$  (n.° 112).

*Locus typicus*: Quinta das Pedreiras, Lumiar, banlieue Nord de Lisbonne, Portugal. Coordonnées d'après quadricule principale kilométrique UTM, fuseau 29, ellipsoïde international, datum européen: 29S MC 868911 Carta Militar de Portugal 1:25 000, feuille 417 — Loures.

*Stratum typicum*: sables grossiers jaunâtres ou noirâtres, manganésifères (à pyrolusite) fluviales; couche 7 de la coupe décrite par ZBYSZEWSKI, 1949, p. 10; formation,

«Argilas, Areias com *Ostrea crassissima* e molassos calcários com *Placuna miocenica*» (division Va<sub>2</sub>, Helvétien inférieur selon les cartes géologiques et d'après la classification stratigraphique de J. C. BERKELEY COTTER).

*Aetas*: Burdigalien supérieur (avant apparition des *Orbulina*). Orléanien supérieur d'après la classification biostratigraphique continentale (Round Table, Madrid, 1976).

*Derivatio nominis*: En honneur de Dom Manuel I (né en 1469, roi du Portugal et des Algarves de 1495 à 1521) qui fut le premier à notre connaissance à avoir eu un Rhinocéros indien en Europe, expédié comme un cadeau par Modofar, sultan de Cambaye et Gujarat. La nouvelle fit sensation et a été communiquée ailleurs en Europe, notamment par une lettre datée Mai 1515 adressée par Valentim Fernandes à son frère, commerçant à Nuremberg (où habitait Albrecht Dürer). Cet animal servit aux divertissements de la cour et dut assez attirer l'attention pour qu'il fut dessiné par des artistes. Une esquisse (envoyée peut-être par Valentim Fernandes) en parvint à Dürer, qui s'en servit pour composer sa célèbre gravure, sans avoir vu la bête. Cette dernière eut un destin tragique; offerte au Pape Léon X, elle s'est noyée lors du naufrage du navire qui la transportait en Italie, en 1516.

*Diagnosis*: Rhinocerotidé d'assez grande taille, à légère tendance hypsodonte; dents jugales supérieures à muraille externe assez plate; prémolaires supérieures dépourvues de cingulum lingual et munies d'un parastyle très important, mince, aigu, allongé, bien séparé du paracône;  $P^2$ ,  $P^3$  (et peut-être  $P^4$ ) à vallée transversale tendant à se refermer lingualemment par convergence du protolophe et de l'hypolophe; crochet important sur les dents jugales, divisé en plusieurs digitations de  $P^2$  à  $M^1$  et peut-être  $M^2$ ; sur la face labiale de  $P^2$  à  $P^4$  nervure importante au niveau du paracône et du métacône;  $M^1$  et  $M^2$  à parastyle aigu et allongé; molaires supérieures à antécrochet large à la base et disparaissant au sommet;  $M^1$  à crochet important formé de plusieurs digitations;  $M^2$  à crochet plus simple, plus étroit et plus allongé;  $M^3$  à profil occlusal subtriangulaire; dents jugales inférieures assez massives sans cingulum labial, à sillon externe très prononcé, à profil occlusal assez anguleux; absence de  $P_1$ ;  $P_3$  et  $P_4$  (et sans doute aussi  $P_2$ ) à paralophide réduit; par rapport à la longueur de la série des molaires, la longueur de la série des prémolaires est nettement moindre que chez *Aceratherium*; importante présence de ciment dans les médianus des dents supérieures ainsi qu'aux molaires inférieures. Métapodes courts et larges.

## Description

L'incisive supérieure n'est représentée que par un exemplaire unique dont l'appartenance à cette forme paraît logique en raison de sa taille jointe à l'abondance dans le même gisement de Quinta das Pedreiras d'autres pièces lui appartenant. C'est une dent assez petite dont la couronne déborde largement en avant la racine.



La P<sup>1</sup> est allongée, triangulaire, à parastyle très fort; le protocône est bien développé et relié à l'hypocône; un petit crochet est individualisé, et la postfossette bien développée.

P<sup>2</sup> est subcarrée avec un fort prolongement du parastyle en avant, l'hypocône et le protocône sont sensiblement de même taille (voir en particulier en vue linguale), et reliés lingualement l'un à l'autre. Le crochet est divisé en quatre petites digitations, tous les medisinus sont remplis par du ciment ainsi qu'une partie de la postfossette et la base de la face labiale.

P<sup>3</sup> est plus large que P<sup>2</sup>; en vue linguale le protocône est plus important que l'hypocône. Les autres caractéristiques sont analogues à celles de P<sup>2</sup>: importance du parastyle, nervurations de la face labiale au niveau du paracône et du métacône, digitations du crochet, présence du ciment aux mêmes endroits.

La P<sup>4</sup> n'est représentée que par un seul exemplaire très usé. Elle est encore plus large que la P<sup>3</sup>; en vue linguale le protocône est nettement plus important que l'hypocône; sur la face labiale, on distingue bien la base des nervures qui marquent l'emplacement du paracône et du métacône. Le ciment existe sur la face labiale ainsi que sur la face linguale entre l'hypocône et le protocône.

La M<sup>1</sup> est une dent plus longue que large. Le parastyle est moins important que sur les prémolaires mais cependant encore bien individualisé, aigu, aminci et prolongé en avant. Le bord postérieur de la face labiale est courbe. Le crochet est formé de deux parties: a) en arrière une petite digitation partant de la base de l'hypolophe et qui est un vrai crochet; b) un peu plus en avant une autre digitation plus forte, dédoublée à son extrémité et qui part nettement de l'ectolophe; par ce caractère il semble qu'il s'agisse d'une crista. Sur les dents usées le petit crochet postérieur s'efface avant le crochet antérieur. Le ciment remplit largement, comme sur les prémolaires, le medisinus, la postfossette et la base de la face labiale.

La M<sup>2</sup> a des proportions peu différentes de la M<sup>1</sup>. Le parastyle est aussi important et, vu en face labiale, le bord postérieur de la face externe est rectiligne. Le crochet forme une longue et large apophyse à axe longitudinal. Le ciment semble avoir été déposé aux mêmes emplacements que sur M<sup>1</sup>. Malheureusement tous nos échantillons provenant de récoltes anciennes ont été trop dégagés et il n'en reste plus que quelques traces au fond des dépressions.

La M<sup>3</sup> est une dent triangulaire. Quoique plus faiblement individualisé que sur les autres dents jugales, le parastyle reste assez aigu et aminci. Le medisinus est très large, l'antécrochet individualisé vers la base et le crochet vers le sommet; sur une dent assez usée, il a même entièrement disparu. Le ciment occupait au moins une partie du medisinus.

Les trois dernières dents lactéales supérieures nous sont connues, surtout grâce à une très belle portion de maxillaire de Quinta das Pedreiras portant D<sup>2</sup>, D<sup>3</sup>, D<sup>4</sup>, M<sup>1</sup> et le germe dégagé de P<sup>3</sup>. D<sup>2</sup> et D<sup>3</sup>, pour des dents de lait, étonnent par leur largeur et leur profil occlusal subcarré.

Comme sur les prémolaires définitives le parastyle est très individualisé. Le paracône est très fort sur au moins D<sup>2</sup> et D<sup>4</sup> où il détermine un fort relief sur la face labiale; sur la même face, la nervure correspondant au métacône est plus faiblement marquée.

D<sup>2</sup> est subcarrée.

D<sup>3</sup> est plus allongée, le paracône et le métacône ont la même importance, le crochet est fort, allongé, et présente un début de digitation; il existe aussi une petite crista.

La D<sup>4</sup> présente les mêmes caractéristiques mais est beaucoup plus allongée. Du ciment est visible dans les vallées et sur la face labiale de D<sup>3</sup> et D<sup>4</sup>.

Les dents jugales inférieures sont simples, à tendance hypsodonte, dépourvues de bourrelet, régulièrement croissantes en taille de P<sub>2</sub> à M<sub>2</sub>, M<sub>3</sub> étant plus longue mais plus étroite que M<sub>2</sub>. Le sillon externe est profond, plus vertical sur les dents antérieures que sur les dents postérieures. Il n'y a pas de cingulum labial.

Un fragment d'hémimandibule droite (n.° 103; pl. VII. fig. 5a, b, c) porte les deux premières dents jugales et la barre antérieure. En avant de cette barre l'alvéole pour une incisive est trop petite pour correspondre à une dent définitive. Par ailleurs, les deux dents conservées ont une morphologie très particulière et une radiographie nous a montré que les deux racines de la plus grosse sont très écartées et amincies en profondeur, laissant nettement entre elles l'espace pour un germe dentaire. La réunion de tous ces caractères nous a convaincus qu'il s'agissait de dents lactéales. La D<sub>1</sub> est allongée, la face externe est fortement bombée, le protoconide culmine au centre de la dent; en avant un repli correspond à un paraconide réduit; légèrement en arrière du protoconide se trouve un petit métaconide tandis qu'une longue crête descend vers l'arrière jusqu'à un léger épaississement qui correspond à l'hypoconide. La D<sub>2</sub> est allongée et en forme de W. le paraconide est bifide, le protoconide plus ou moins central, et le métaconide légèrement décalé vers l'arrière par rapport à ces derniers; le talonide est formé par un croissant externe dont l'épaississement maximal correspond à l'hypoconide et qui s'incurve jusqu'à l'angle postéro-lingual de la dent, où il forme un pointement réduit correspondant à l'entoconide.

Les os des membres sont courts et trapus, et de ce fait offrent des ressemblances certaines avec *Diaceratherium*, *Brachypotherium* et *Chilotherium*. Cependant l'absence de restes dentaires caractérisés de *Brachypotherium* jointe à la fréquence du *Gaindatherium* dans les mêmes gisements (essentiellement Quinta das Pedreiras), nous ont poussés à faire le rapprochement avec ce dernier genre. L'examen détaillé de ce matériel osseux confirme sa séparation d'avec les *Brachypothères*.

Le membre antérieur est seulement représenté par quelques carpiens et par deux métapodes, un Mc II droit et un Mc IV gauche de jeune.

Trois exemplaires incomplets représentent le scaphoïde (fig. 12a, b du texte). Bien qu'il manque toute la partie interne, on peut voir qu'il s'agit d'un os bas et allongé transversalement, à proportions beaucoup plus proches de *Diaceratherium* que d'*Aceratherium*.

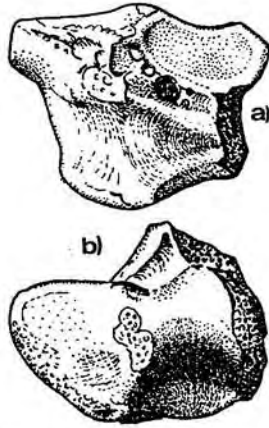


Fig. 12 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: scaphoïde gauche incomplet, vues antérieure (a) et inférieure (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 67. Échelle, × 2/3



Fig. 13 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: trapezoïde droit, vue antérieure. Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 69. Échelle, × 2/3

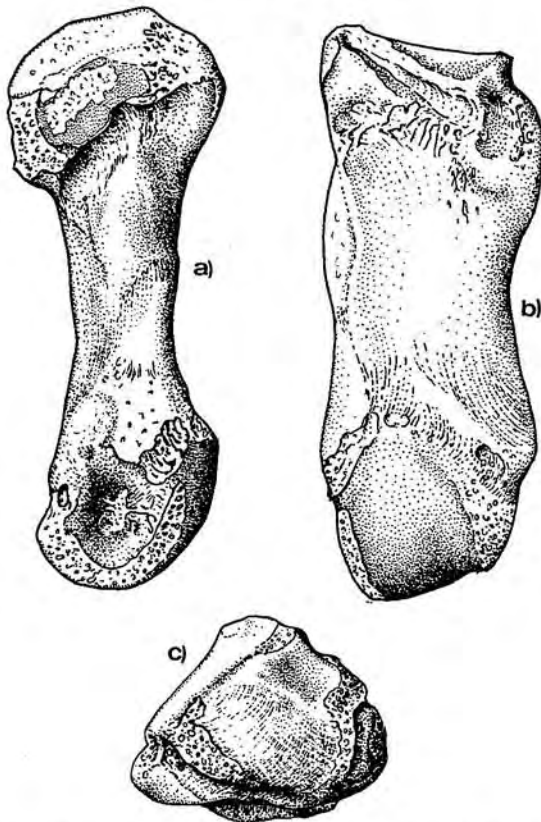


Fig. 14 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: Mc II droit, vues latérale externe (a), de face (b) et supérieure (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 116. Échelle, × 2/3

Un trapézoïde droit (fig. 13 du texte) de Quinta das Pedreiras semble bien avoir appartenu au même sujet que l'un des scaphoïdes précités. C'est un os court et plus bas que chez *Aceratherium tetradactylum*. Sa surface d'articulation avec le scaphoïde est plus enclavée que chez

*Diaceratherium aurelianensis*. Sa surface avec Mc II est au contraire un peu plus aplatie.

Le Mc II (fig. 14a, b, c du texte) semble avoir appartenu au même sujet que le trapézoïde précédent. C'est un os complet, légèrement plus long à diamètre égal que ceux de *D. aurelianensis* mais beaucoup plus trapu que celui de *Chilotherium anderssoni* (cf. RINGSTROM, 1924, pl. IX, fig. 1).

Sur le Mc IV, l'extrémité distale n'a pas été conservée. La diaphyse se termine non par une cassure mais par une surface de conjugaison, indiquant que l'os a appartenu à un individu juvénile. Malgré cela, on voit que ce métapode était en proportion légèrement plus long que chez *D. aurelianensis*.

Nous sommes mieux documentés sur le membre postérieur. Un fémur gauche et un tibia droit complets, ainsi que des os du tarse et des métatarsiens nous donnent une bonne idée du train postérieur.

Le fémur (fig. 15a, b, c, d du texte) est un os robuste, un peu plus large proximale que distale. Les insertions musculaires sont accusées. Par rapport à *Diace-*

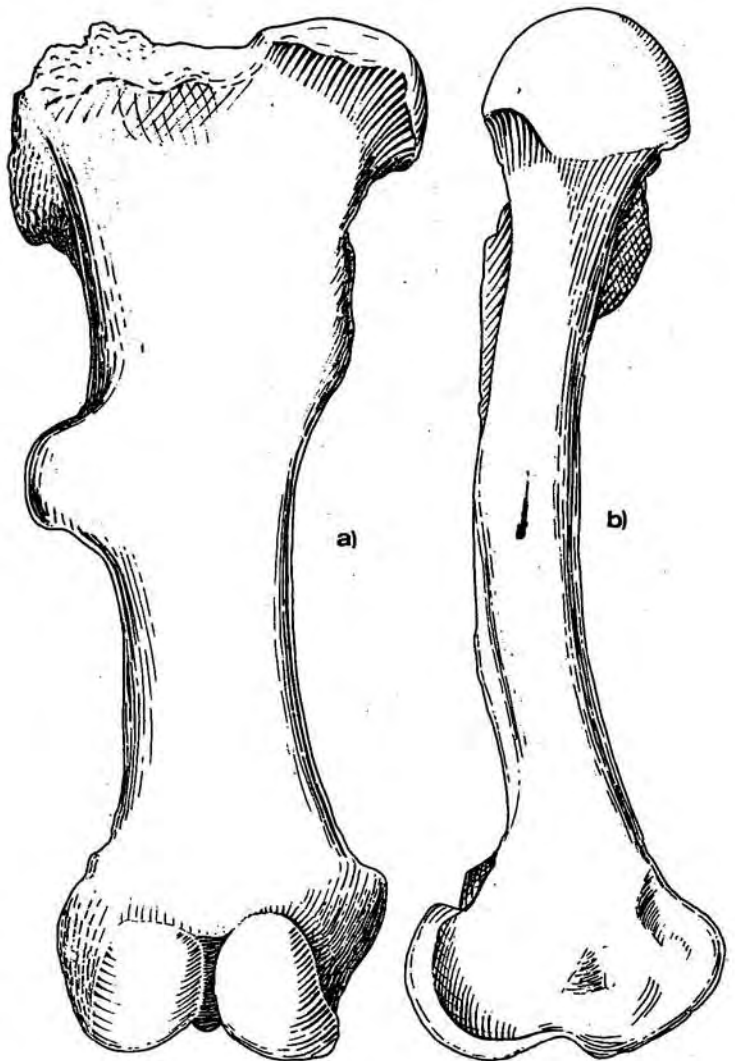


Fig. 15 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: fémur gauche, vues de face (a) et externe (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 111. Échelle, × 1/2



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

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

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

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

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

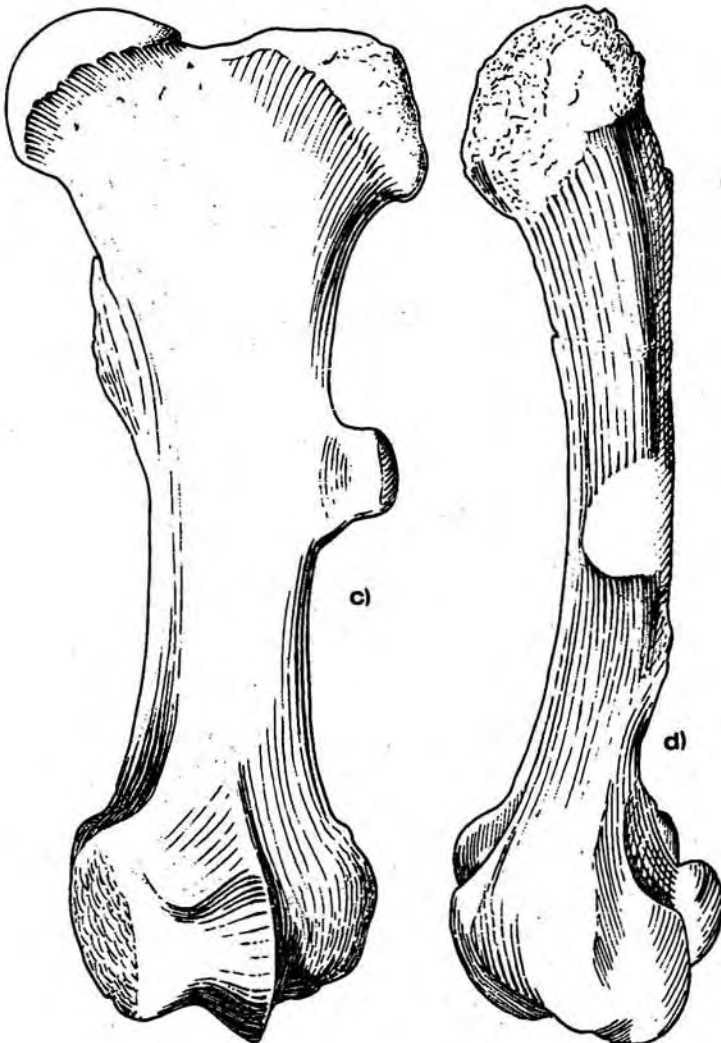


Fig. 15 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: fémur gauche, vues postérieure (c) et interne (d). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 111. Échelle, × 1/2

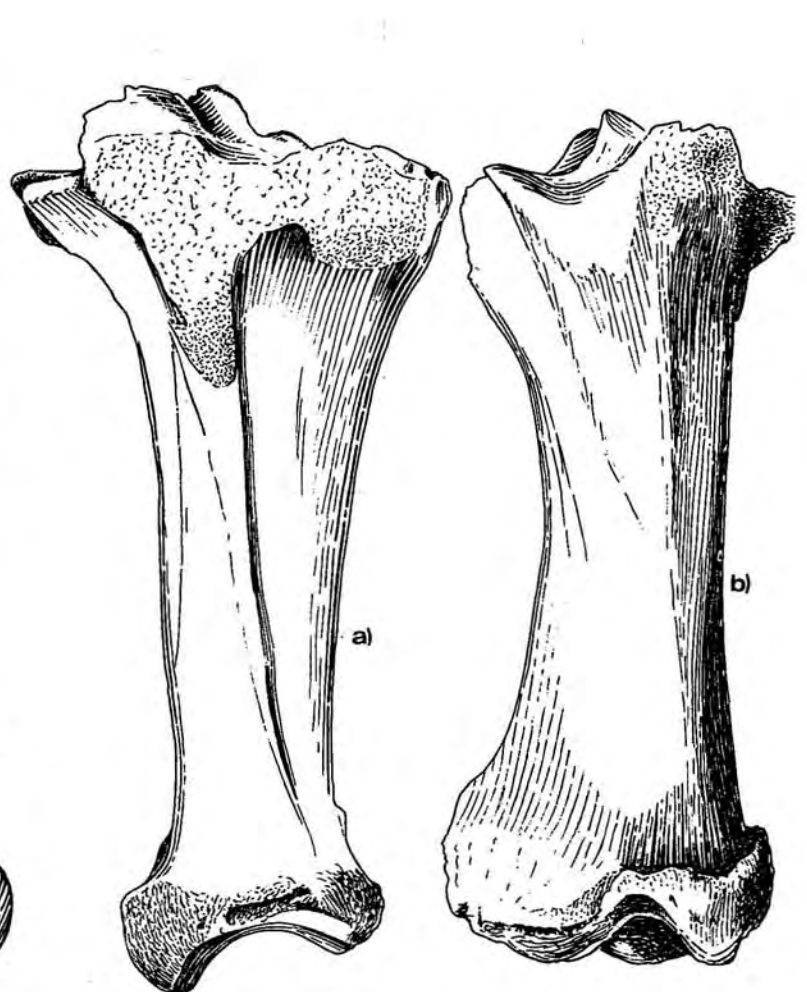


Fig. 16 — *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*: tibia droit, vues externe (a) et de face (b). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 117. Échelle, × 1/2

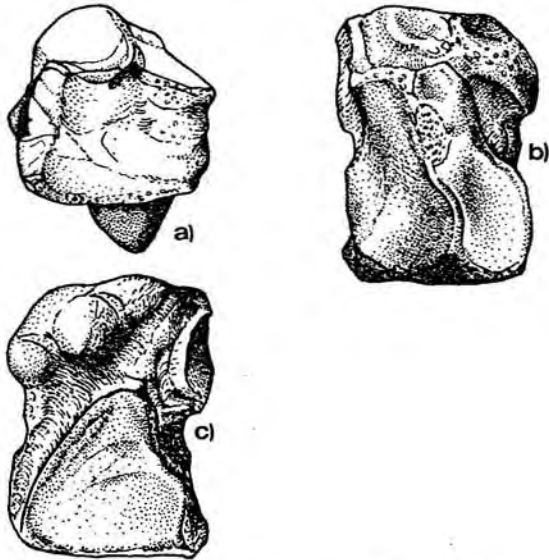


Fig. 17 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanueli*: cuboïde gauche, vues de face (a), proximale (b) et distale (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 118. Échelle. × 2/3

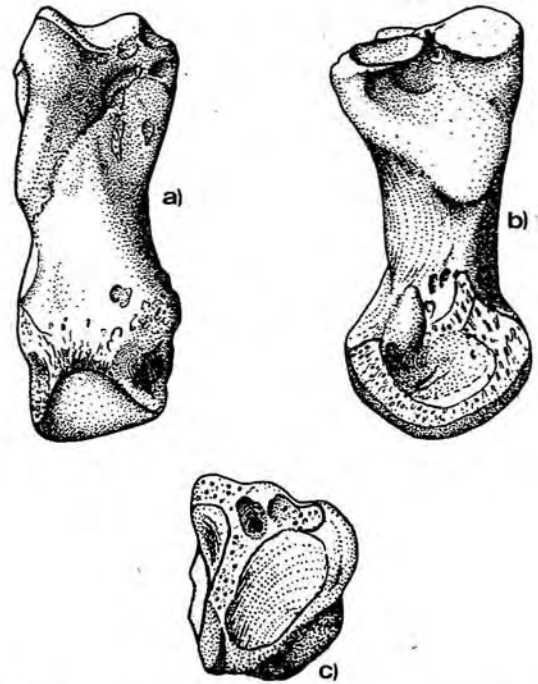


Fig. 18 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanueli*: Mt II droit, vues de face (a), latérale externe (b) et supérieure (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 123. Échelle, × 2/3

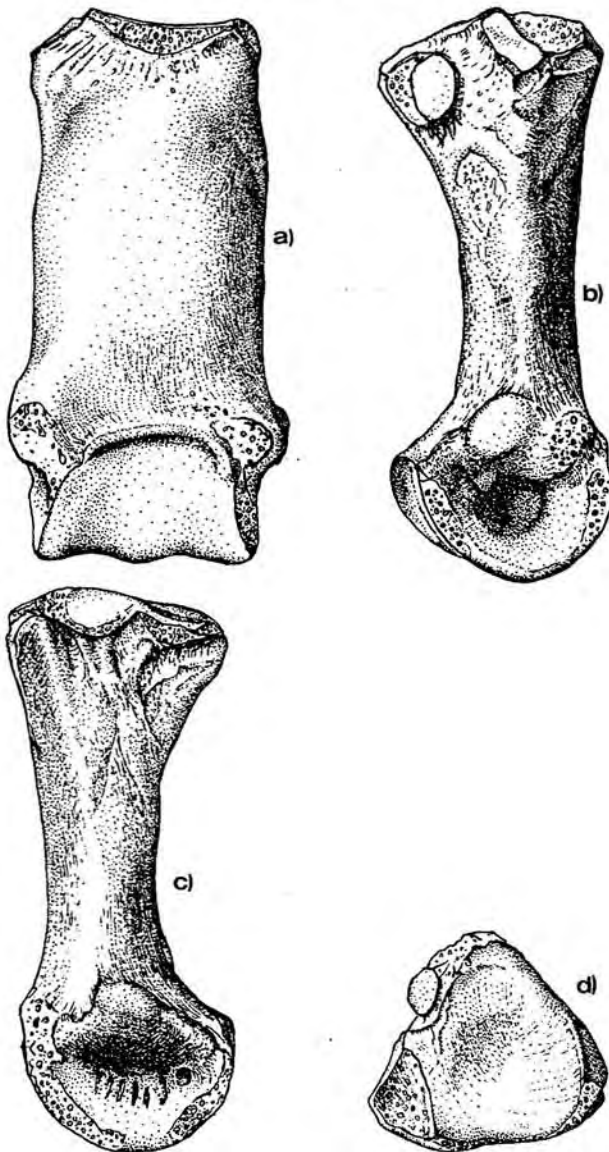


Fig. 19 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanueli*: Mt III droit, vues de face (a), latérale externe (b), latérale interne (c) et supérieure (d). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 122. Échelle. × 2/3

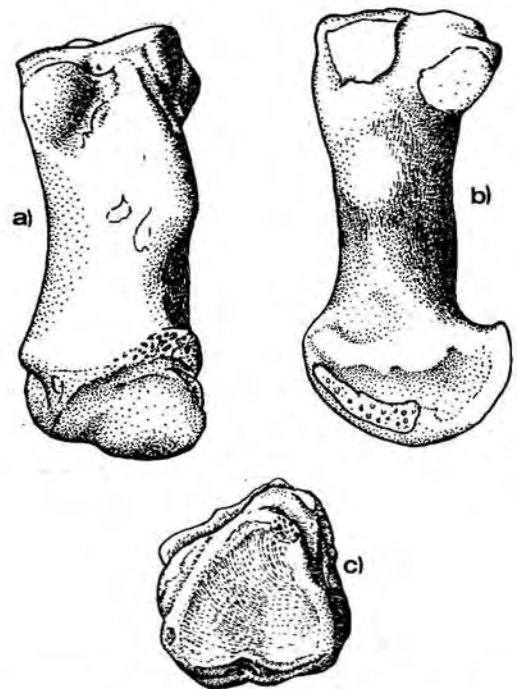


Fig. 20 — *Gaidatherium (Iberotherium) rexmanueli*: Mt IV droit, vues de face (a), latérale interne (b) et supérieure (c). Quinta das Pedreiras, Burdigalien supérieur Va<sub>2</sub>. N.º 124. Échelle, × 2/3

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

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

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

### Rapports et différences

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Genre *Dicerorhinus* GLOGER 1841

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

*Ceratorhinus* GRAY 1867.

Sous-genre *Lartetotherium* GINSBURG 1974

*Dicerorhinus* (*Lartetotherium*) *sansaniensis*  
(LARTET 1851)

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

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

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

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

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

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



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

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

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

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

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

#### Genre *Prosantorhinus* HEISSIG 1974

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

(Pl. IX, fig. 1-2)

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

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

#### Genre *Aceratherium* KAUP 1832

*Aceratherium lumiarense* nob.

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

- Syn.: 1953 *Brachypotherium brachypus* (Lartet), BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, p. 16 (?).  
 1960 *Aceratherium platyodon* Mermier, ANTUNES, tableau.  
 1969 *Aceratherium tetradactylum* (Lartet), ANTUNES, quadro I.  
 1972 ?*Dicerorhinus* cf. *sansaniensis* (Lartet), ANTUNES, pl. II, fig. 9 (pièces à attribution douteuse).  
 1979 *Aceratherium* nov. sp. aff. *platyodon*, GINSBURG et ANTUNES, p. 494.

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

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

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

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

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

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

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

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



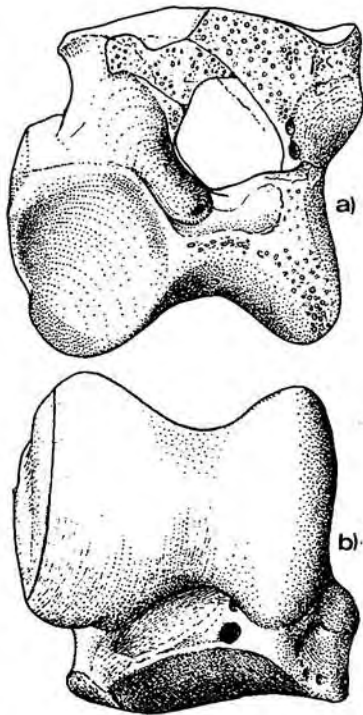


Fig. 21 — *Aceratherium lumiarense*: astragale droit, vues postérieure (a) et antérieure (b). Courelas do Covão, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 128. Échelle,  $\times 2/3$

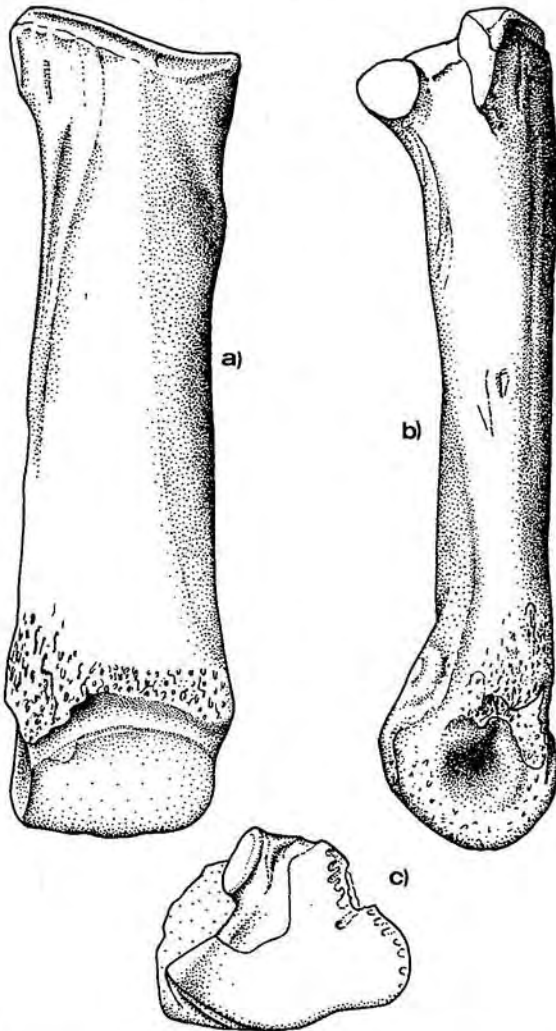


Fig. 22 — *Aceratherium lumiarense*: Mt III droit, vues de face (a), latérale externe (b) et supérieure (c). Quinta da Silvéria, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 161. Échelle,  $\times 2/3$

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

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

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

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

#### Genre *Gaindatherium* COLBERT 1934

##### *Gaindatherium (Iberotherium) rexmanueli*

##### *zbyziewskii* nov. sp.

(Pl. X, fig. 1-2)

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

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

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

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

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

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

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

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

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

#### Genre *Chilotherium* RINGSTROM 1924

##### *Chilotherium ibericus* ANTUNES 1972

(Pl. XVI, fig. 2)

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

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

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

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

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

Genre *Hispanotherium* VILLALTA et CRUSAFONT 1947

Espèce type *Rhinoceros matritensis* LARTET in PRADO 1864

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

*Coementodon* HEISSIG 1972, p. 50.

*Beliajevina* HEISSIG 1974, p. 23.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

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

### Matériel de Lisbonne (Vb)

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

Les dents jugales sont hautes et fortement remplies de ciment.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

### Matériel dentaire de Quintanelas

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

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

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

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

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

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

### Squelette post-cranien

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

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

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

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

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

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

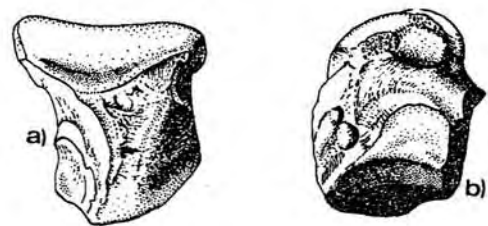


Fig. 23 — *Hispanotherium matritensis*: semilunaire gauche incomplet, faces antérieure (a) et externe (b). Courelas do Covão, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 225. Échelle,  $\times 2/3$

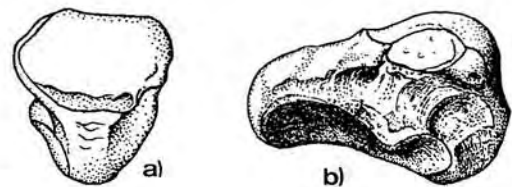


Fig. 24 — *Hispanotherium matritensis*: semilunaire gauche, faces antérieure (a) et latérale (b). Courelas do Covão, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 226. Échelle,  $\times 2/3$



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

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

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

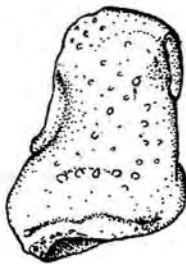


Fig. 25 — *Hispanotherium matritensis*: pyramidal gauche, face antérieure. Quinta das Flamengas, Chelas, Langhien Vb. N.º 227. Échelle.  $\times 2/3$

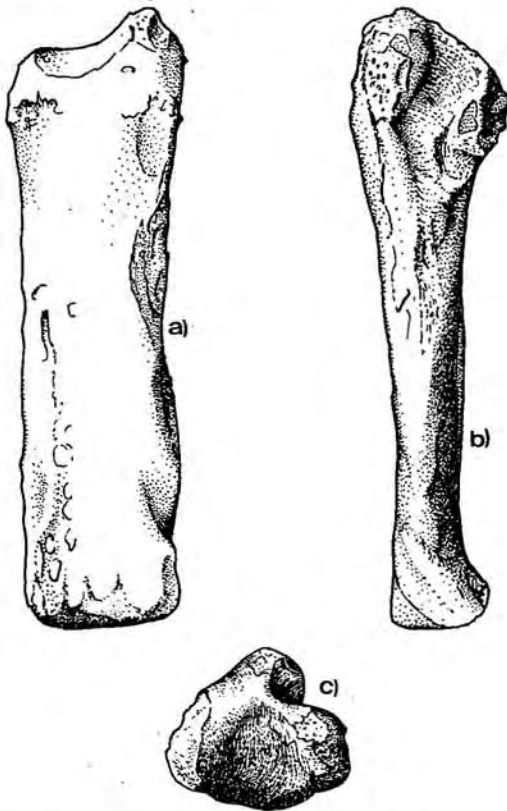


Fig. 26 — *Hispanotherium matritensis*: Mc III gauche un peu incomplet à l'extrémité distale, vues de face (a), latérale externe (b) et supérieure (c). Olival da Suzana, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 230. Échelle,  $\times 2/3$

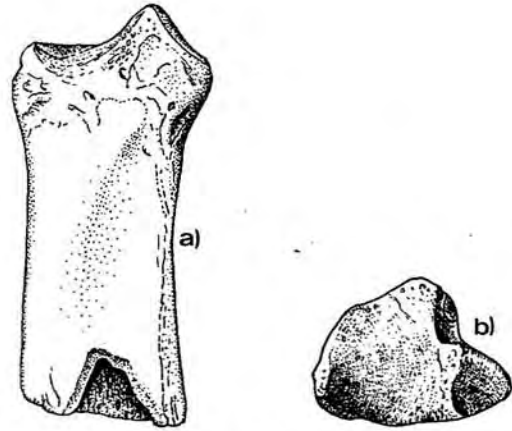


Fig. 27 — *Hispanotherium matritensis*: Mc III gauche incomplet. vues de face (a) et supérieure (b). Quinta Grande, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 233. Échelle,  $\times 2/3$

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

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

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

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

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

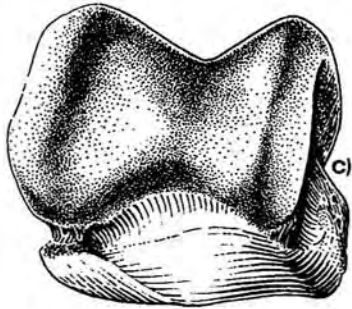
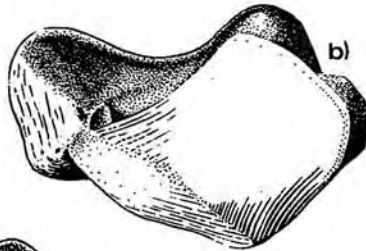
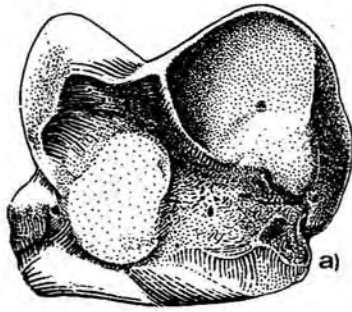


Fig. 28 — *Hispanotherium matritensis*: astragale droit, reconstitution composite basée sur les spécimens n.ºs 244 (Olival da Suzana) et 249 (Quinta da Farinheira), vues postérieure (a), distale (b) et antérieure (c). Langhien Vb. Échelle,  $\times 2/3$

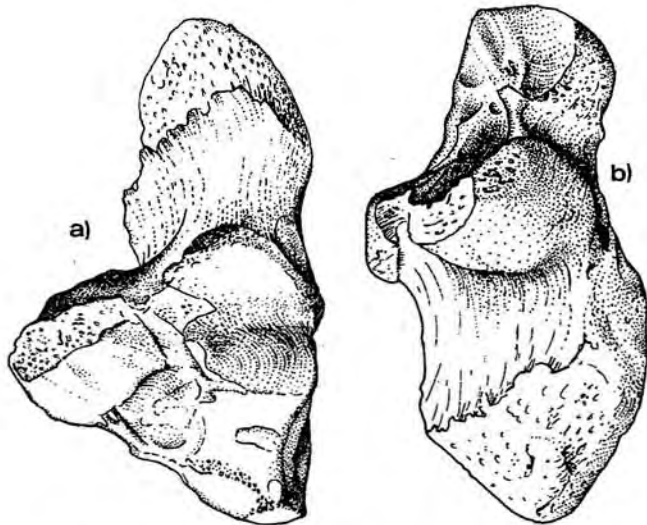


Fig. 29 — *Hispanotherium matritensis*: calcanéum gauche, vues de face (antérieure) (a) et latérale interne (b). Quinta da Farinheira, Chelas, Langhien Vb. N.º 252. Échelle,  $\times 2/3$

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

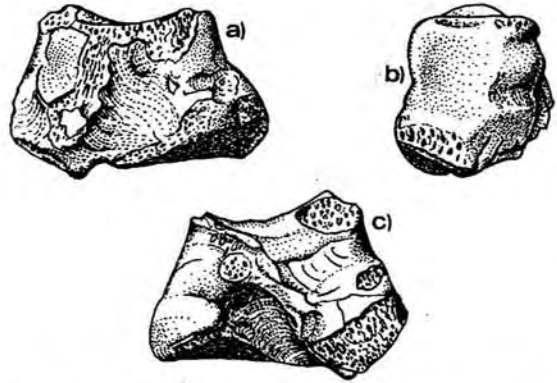


Fig. 30 — *Hispanotherium matritensis*: cuboïde gauche, vues de la face interne (médiale) (a), antérieure (b) et latérale (c). Quinta da Farinheira, au N de Chelas, Langhien Vb. N.º 255. Échelle,  $\times 2/3$

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

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

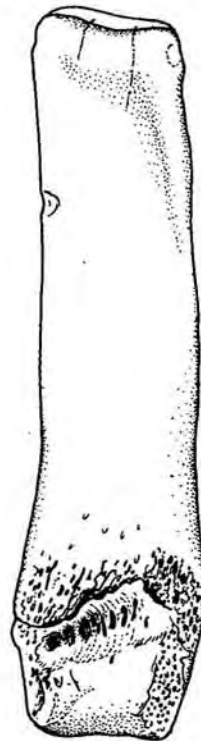


Fig. 31 — *Hispanotherium matritensis*: Mt III droit, vue de face. Quinta da Raposa, Charneca do Lumiar, Langhien Vb. N.º 259. Échelle,  $\times 2/3$

#### Rapports et différences

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## Résultats généraux

### 1) Composition des faunes:

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



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

*Division I* (Burdigalien inférieur)

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

*Division IVb* (Burdigalien moyen)

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

*Division Va* (Burdigalien supérieur)

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

*Division Vb* (Langhien)

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

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

2) *Systématique:*

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

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

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

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

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

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

3) *Evolution faunistique:*

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

a) *Faunes autochtones*

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

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

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

#### b) Faunes immigrées

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

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

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

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

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

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

#### 4) Voies de migration

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

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

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

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



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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



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

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

## RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

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

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

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

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

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

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

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

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

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

## BIBLIOGRAPHIE

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

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