

Aegyrcitherium beonensis n. g. n. sp., nouvel élasmothère
(Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène
(MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France).
Position phylogénétique au sein des Elasmotheriini

Aegyrcitherium beonensis n. g. n. sp., a new elasmotherine Rhinocerotid
(Mammalia) from the Lower Miocene (MN 4b) of Montréal-du-Gers
(Gers, France). Phylogenetic relationships within Elasmotheriini

Par

Pierre-Olivier Antoine, Toulouse (France)

Avec 4 figures et 2 tableaux dans le texte

ANTOINE, P.-O. (1997): *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., nouvel élasmothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène (MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France). Position phylogénétique au sein des Elasmotheriini. [*Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., a new elasmotherine Rhinocerotid (Mammalia) from the Lower Miocene (MN 4b) of Montréal-du-Gers (Gers, France). Phylogenetic relationships within Elasmotheriini]. - N. Jb. Geol. Paläont., Abh., 204: 399-414; Stuttgart.

Abstract: *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. is described, owing to cranial, dental and postcranial elements. This new species is more derived than *Caementodon* and *Hispanotherium*, the most primitive taxa, which are contemporaneous. It belongs to the "*Begertherium-Beliajevina-Iranotherium mongoliense*" group, less derived than the "*Iranotherium-Elasmotherium*" clade (Upper Miocene-Pleistocene). *A. beonensis* is the second elasmotherine species defined in western Europe.

Zusammenfassung: *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. wird auf der Basis von Schädel-, Gebiß- und Extremitätenbau beschrieben. *A. beonensis* ist mehr abgeleitet als die zwei anderen in Untermiozän bekannten Elasmotherier, *Caementodon* und *Hispanotherium*, und steht den Arten des eurasiatischen mittleren Miozäns (*Begertherium*, *Beliajevina caucasica*, *Iranotherium mongoliense*) näher. Dennoch ist es eindeutig weniger abgeleitet als diejenigen der Gruppe „*Iranotherium morgani-Elasmotherium*“ (Obermiozän, Pliozän). Nach *H. matritense* ist *A. beonensis* der zweite in Europa nachgewiesene Elasmotherier.

Résumé: *Aegycitherium beonensis* n. g. n. sp. est décrit, à partir de restes crâniens, dentaires et postcrâniens. Il est plus dérivé que ses contemporains, *Caementodon* et *Hispanotherium*, et proche des taxons du Miocène moyen eurasiatique (*Begertherium*, *Beliajevina*, *Iranotherium mongoliense*). Par contre, il est nettement moins dérivé que ceux du clade "*Iranotherium morgani-Elasmotherium*" (Miocène supérieur-Pléistocène). Il s'agit de la deuxième espèce d'élasmothère citée en Europe occidentale, après *H. matritense*.

1. Introduction

Le gisement miocène à vertébrés de Montréal-du-Gers (CROUZEL et al. 1988), au coeur du Bassin d'Aquitaine (Fig. 1), est sensiblement contemporain du gisement classique de La Romieu, et attribué à la biozone MN4 (DE BRUIJN et al. 1992, DURANTHON et al. 1995).

Près de la moitié des 15000 pièces récoltées dans le gisement appartiennent aux 6 espèces de Rhinocerotidae présentes: *Brachypotherium brachypus*, *Prosantorhinus germanicus*, *Protaceratherium minutum* (ANTOINE & DURANTHON, sous presse), *Plesiaceratherium mirallesi*, "*Aceratherium*" sp. et un élasmothère nouveau, décrit ici.

Selon HEISSIG (1989), les Elasmotheriini sont le groupe-frère des Rhinocerotini (groupe auquel appartiennent les rhinocéros actuels). Plus d'une quinzaine d'espèces sont connues du Miocène inférieur au Pléistocène, essentiellement en Europe centrale et en Asie. Les plus dérivées sont les *Elasmotherium* pléistocènes, à la taille et à la corne frontale gigantesques.

Une seule forme était jusqu'alors connue en Europe occidentale, *Hispanotherium matritense* (LARTET in PRADO 1864), du Miocène inférieur espagnol (CERDEÑO 1989) et portugais (ANTUNES & GINSBURG 1983). Une prémolaire, découverte en France (dans les faluns d'Anjou) et attribuée à *H. matritense* (GINSBURG et al. 1987) infirme l'endémisme ibérique de cette espèce.

En 1989, un crâne déformé d'élasmothère, avec les 2 séries dentaires, mais sans nasaux, a été mis au jour à Montréal-du-Gers. Depuis, près de 300 pièces (crâniennes, dentaires et postcrâniennes) appartenant à une quinzaine d'individus, dont au moins 5 juvéniles, ont pu être attribuées à cette forme. Ces restes, contemporains de l'acmé d'*H. matritense* en Ibérie, en diffèrent néanmoins assez nettement. Il restait donc à établir une comparaison avec les autres élasmothères connus, afin de préciser ses affinités.

Systematique

Ordre Perissodactyla OWEN, 1848

Famille Rhinocerotidae GRAY, 1821

Sous-famille Rhinocerotinae GRAY, 1821

Tribu Elasmotheriini (GILL, 1872)

Genre *Aegycitherium* n. g.

Diagnose: celle de l'espèce-type, seule espèce du genre.

Espèce-type: *Aegycitherium beonensis* nov. sp.

Derivatio nominis: Du Latin Aegyrcius, signifiant Gers. Il s'agit du département français où a été découvert le gisement de Montréal-du-Gers.

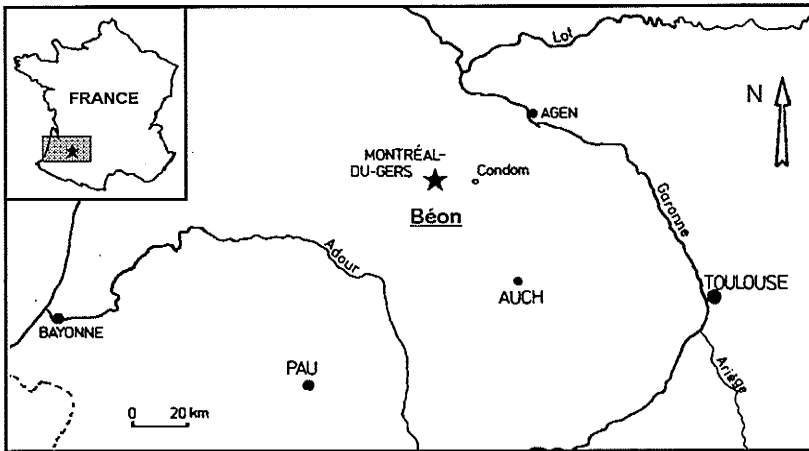


Fig. 1. Localisation du gisement orléanien (MN 4) de Montréal-du-Gers (Gers, France).

Fig. 1. Situation map of the Montréal-du-Gers (Gers, France) orleanian site (MN 4).

Aegycitherium beonensis n. sp.

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

Holotype: Crâne, avec dP1-/M3/ gauches et P4-/M3/ droites (Béon 1989).

Paratype: Hémimandibule droite, avec alvéoles I/1 et I/2 et P2-M/3 (Béon E2 518).

Derivatio nominis: Du nom du Lieu-dit Béon, où a été découvert le gisement de Montréal-du-Gers, en 1987.

Stratum typicum: Miocène inférieur (Burdigalien, Orléanien, biozone MN 4).

Locus typicus: Lieu-dit Béon, Montréal-du-Gers (Gers, France).

Liste du matériel crânien, dentaire: (frt = fragment; g = gauche; d = droit(e); juv = juvénile)

– crâne (Béon 1989, holotype).

– I1/g (Béon 91 F3 779); I1/d (Béon 92 F3 842); dP1/g (Béon F2); dP1/d (Béon 91 G4 94 bis); P2/d (Béon 93 G3 1313); P3/g (Béon 91 F2 909); P3/d (Béon 89 F2 810); P4/d (Béon 91 G2 866); P4/d (Béon 1991); M1/g (Béon F2 626); M1/d (Béon 91 887); M1/d (Béon 91 G4 98, frt); M2/g (Béon 89 F2 778); M2/g (Béon SN 2615); M3/g (Béon F2 952); M3/d (Béon SN1955); M> (Béon 91 G4 98, frt).

– hémimandibule droite, avec P2-M/3 (Béon E2 518, paratype); Béon F2 820 (hémimandibule gauche, avec P2-M/3); I/2g (Béon 89 E2 819); I/2g (Béon F2 99); I/2g (Béon SN 2619); I/2g (Béon 91 G4 145); I/2d (Béon 91 G4 36); I/2d (Béon 89 F3 786); P/2g (Béon 91 G4); P/2g (Béon F3 196); P/2g (Béon 91 G4 163); P/2d (Béon 91 F3 783); P/3d (Béon SN 2620); P/4d (Béon F2 522, frt); P/4d (Béon 91 G4 97, frt); M/1g (Béon G4 120, frt); M/1g (Béon SN 2616, frt); M/1d (Béon 89 F2 730); M/1-2g (Béon SN 2620, frt); M/2g (Béon G4 120); M/2g (Béon SN 2617, frt); M/2d (Béon F2 942, frt); M/3g (Béon 91 G4 120); M/3g (Béon SN 2618); M/3d (Béon 92); M<g (Béon 93 F3 967, frt).

– mandibule, avec dP/1-dP/4g et dP/1-dP/4d (Béon 89 F2 107); hémimandibule droite, avec I/1g et I/1d, I/2g et I/2d en saillie, dP/1-dP/4 et M/1 (Béon 1991); mandibule gauche (frt), avec dP/2-dP/3 (Béon SN 2623); dP/3g (Béon 91 F3 728, frt); dP/3g (Béon 1987, frt); dP/3d (Béon 91 F3 689, frt).

Liste des éléments diagnostiques du squelette postcrânien

– humérus d (Béon F2 81, juv, frt); humérus g (Béon 92, frt); humérus d (Béon SN 2509, frt); humérus g (Béon 92 F3 731, juv, frt); radius g (Béon F2 21b, juv); radius g (Béon 1991 G2 905-910, frt); radius d (Béon G2, frt); radius g (Béon SN 35, frt); ulna d (Béon F2 139, juv, frt); ulna d (Béon F3 SN1, juv, frt); ulna g (Béon G2 905, frt); ulna d (Béon 93); scaphoïde g (Béon F2 81, juv); scaphoïde d (Béon F2 48, juv); scaphoïde g (Béon 251, juv); scaphoïde d (Béon 1991); scaphoïde d (Béon 1991); scaphoïde d (Béon 92 E3 928); semi-lunaire g (Béon F2 123, juv); semi-lunaire d (Béon F2 108, juv); semi-lunaire d (Béon 686); semi-lunaire d (Béon 1991 E2 834); semi-lunaire d (Béon 1991)

Tout le matériel appartient aux collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse et provient de Montréal-du-Gers.

2. Description du matériel

2.1 Crâne (holotype) (Fig. 2.1)

Le crâne (Fig. 2.1) est écrasé transversalement et plusieurs faces sont très mal conservées. De plus, la majeure partie des os nasaux manque. Il est donc difficile d'appréhender sa morphologie originelle. Toutefois, nous pouvons noter les caractéristiques suivantes: Le crâne est allongé, de mêmes proportions que celui d'*Iranotherium morgani* (MECQUENEM 1908), et nettement moins dolichocéphale que *Ningxiatherium longirhinus* CHEN 1977. L'arcade zygomatique est haute, comme chez *N. longirhinus* et "*Iranotherium*" *mongoliense* (OSBORN 1924), mais beaucoup moins que chez *I. morgani*. Frontal et pariétal sont très concaves, et l'occipital est haut et étroit. La crête occipitale est rectiligne. L'incision nasale semble de faible profondeur, tout comme chez *Begertherium tekkayai* (HEISSIG 1974) (FORTELIUS, 1990), *B. borissiakii* BELIAJEVA 1971, "*I. mongoliense* (BELIAJEVA, 1971) et *I. morgani*.

Fig. 2. *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. 2.1 - Crâne (Béon 1989, holotype). Vue latérale montrant la série molaire droite et la série prémolaire gauche. 2.2 - Hémimandibule droite (Béon E2 518, paratype), avec P/2-M/3 et alvéoles de I/1 et I/2. Vue latérale externe. 2.3 - Idem, vue occlusale. 2.4 - Mandibule juvénile (Béon 1991), détail de la région symphysaire en vue latérale droite, montrant les deux I/1 et I/2 droite.

Fig. 2. *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. 2.1 - Skull (Béon 1989, holotype). Right lateral view showing right molars and left premolars. 2.2 - Right hemimandible (Béon E2 518, paratype), with P/2-M/3 and I/1-I/2 alveoles. Right lateral view. 2.3 - The same, occlusal view. 2.4 - Juvenile mandible (Béon 1991), detail of the symphyse, lateral view showing both I/1 and right I/2.

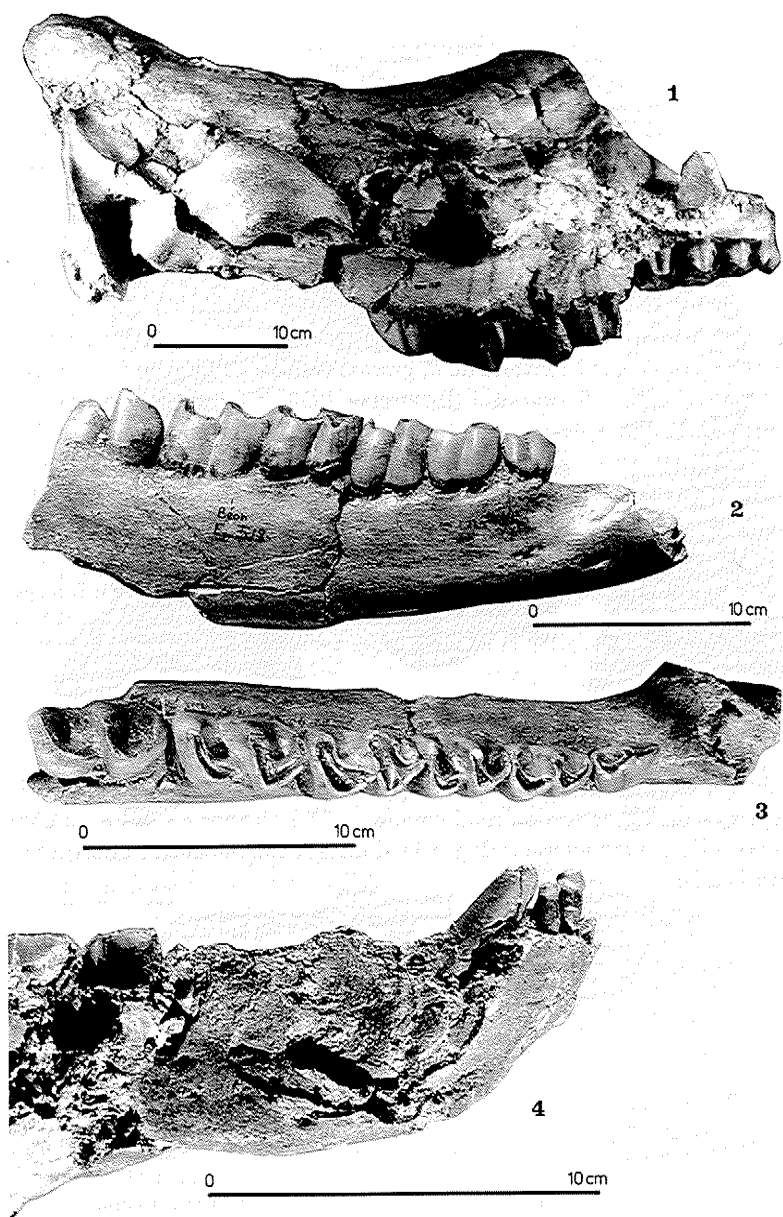


Fig. 2 (Voir légende p. 402)

Dimensions: La plupart des mesures, en mm, ont été effectuées selon le protocole de GUERIN (1980, p. 47), auquel les nombres gras et entre crochets se rapportent, le cas échéant. [5] Largeur minimale de l'arrière-crâne: (83); [13] Distance de l'arrière de M3 au condyle: (230); [15] Largeur du chignon: (97); [17] Distance minimale des 2 crêtes fronto-pariétales latérales: (<49); [23] Hauteur de la face occipitale: (152); [26] Hauteur du crâne au dessus de P4-M1: (165); [27] Hauteur du crâne au dessus de M3: (160); [31] Diamètre transversal du trou occipital: (30); [32] Diamètre transversal (extérieur des condyles): (126); Hauteur max. arrière du crâne: (200); Hauteur max. de l'os jugal: 75; Longueur max. du crâne déformé: 564; Longueur estimée avant déformation: 500 à 510.

2.2 Mandibule (Fig. 2.2, Fig. 2.3 et Fig. 2.4)

Sur la pièce Béon E2 518 (Fig. 2.2 et Fig. 2.3), le diastème est court, comme chez *H. matritense*, et à l'inverse de *B. grimmii* (HEISSIG 1976), de *B. borissiakii* (BELIAJEVA 1971) ou *B. caucasica* (BORISSIAK 1938). Ce trait n'est pas signalé comme sujet à dimorphisme sexuel ou à fortes variations chez les rhinocéros actuels (GUERIN 1980). On peut donc penser qu'il en était de même chez les rhinocéros fossiles. La base de la branche horizontale est bien convexe, et le foramen mentale est situé à l'aplomb du milieu du diastème. La symphyse est courte et forme un angle d'environ 35° avec l'horizontale.

Dimensions de la mandibule Béon E2 518 (en mm): L rangée dentaire: 231; L rangée prémolaires: 91; L rangée molaire: 140; L diastème: (34); Hauteurs du corpus mandibulae (voir dans GUERIN, 1980, p.47): H min (diastème): 53; A l'avant de P/2: 57; de P/3: 66; de P/4: 66; de M/1: (72).

2.3 Incisives (Fig. 2.4 et Fig. 3.1)

Les deux I1/ connues sont peu usées, de taille moyenne, avec un émail épais. La racine est de section semi-circulaire. La couronne est basse, en cône déjeté vers l'avant et l'intérieur (Fig. 3.1). Il n'y a aucun indice de l'existence de I2/ sur le crâne.

Fig. 3. *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp, denture supérieure. 3.1 - Première incisive supérieure gauche (Béon 91 F3 779), vue latérale. 3.2 - Série prémolaires gauche (dP1/, P2/, P3/ et P4/) de l'holotype (crâne Béon 1989). 3.3 - Série P4/-M1/-M2/ droite de l'holotype (crâne Béon 1989). 3.4 - Deuxième molaire supérieure gauche (Béon SN 2615), vue occlusale. 3.5 - Troisième molaire supérieure droite (Béon SN 1955), vue occlusale.

Fig. 3. *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. upper dentition. 3.1 - Left first upper incisor (Béon 91 F3 779), lateral view. 3.2 - Left premolars (dP1/, P2/, P3/ and P4/), skull Béon 1989 (holotype). 3.3 - Right P4/-M1/-M2/, skull Béon 1989 (holotype). 3.4 - Left second upper molar (Béon SN 2615), occlusal view. 3.5 - Right third upper molar (Béon SN 1955), occlusal view.

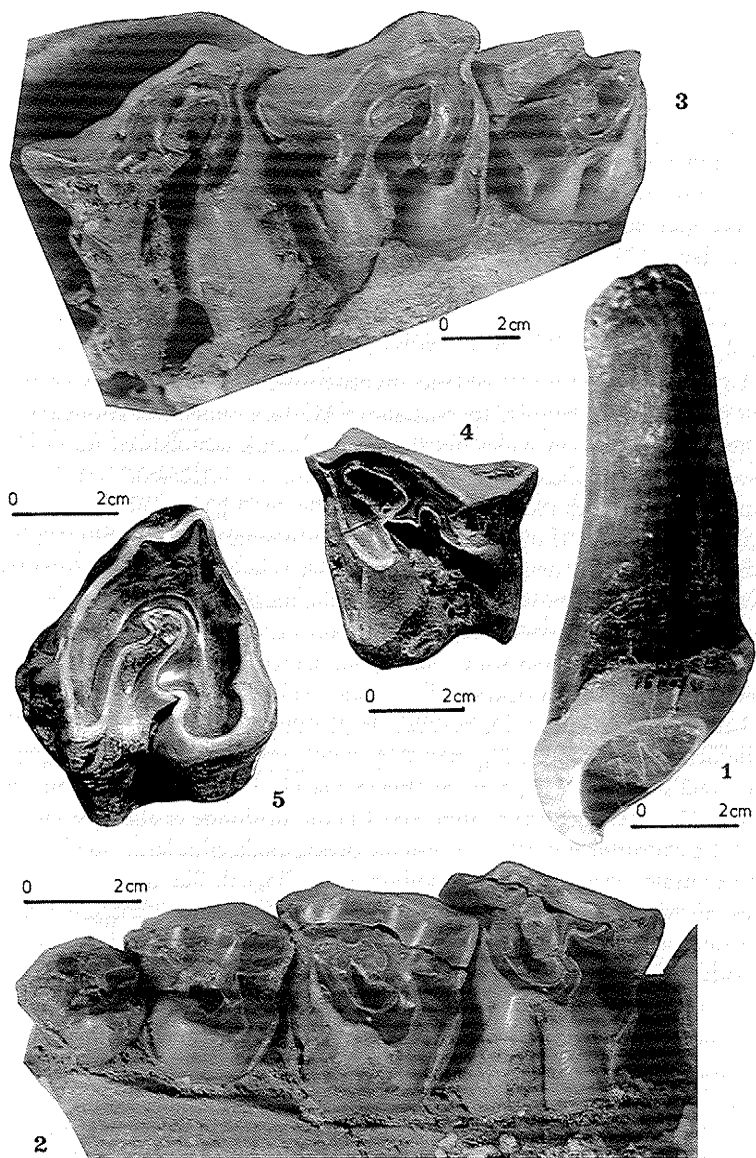


Fig. 3 (Voir légende p. 404)

Les deux I/1 (d et g) sont en place sur la mandibule juvénile Béon 1991 (Fig. 2.4), et l'alvéole de I/1 est visible sur la mandibule Béon E2 518 (Fig. 2.2 et Fig. 2.3). Ce sont de petites dents globuleuses, avec une racine subcylindrique.

Les I/2 sont bien représentées (Fig. 2.4), avec 6 exemplaires et l'alvéole de la mandibule Béon E2 518. La racine est conique, légèrement courbe et sa section est ovoïde (partie renflée vers le bas et l'extérieur, partie interne très pincée). Les couronnes des I/2 sont parallèles, d'après la mandibule Béon E2 518 (Fig. 2.3).

2.4 Dents jugales supérieures (Fig. 3.2 à Fig. 3.5)

La série dentaire est à tendance hypsodonte. La hauteur de la couronne croît régulièrement de dP1/ (persistante) à M3/. Le ciment est abondant (sauf sur les dents usées, où seules des traces subsistent), remplissant les vallées et tapissant les ectolophes. La série des prémolaires est fortement raccourcie par rapport à la série des molaires; la face linguale des 3 prémolaires (et de dP1/) est très comprimée. Il n'y a pas de cingulum lingual (sauf sur dP1/). L'ectolophe est ridulé, avec de forts parastyle et métastyle, mais pas de mésostyle. Le sillon du parastyle est très profond. Un cingulum postérieur bas épouse la morphologie de la postfossette, ne l'obturant pas totalement et s'affaiblissant de P2/ à M3/. Les racines sont courtes, puissantes, fusionnées et coalescentes, et s'inscrivent dans un prisme convergeant vers leur base.

Les prémolaires sont dépourvues de protolophe: chez dP1/ et P2/, il est totalement absent (Fig. 3.2); chez P3/ et P4/, il s'étrangle puis s'interrompt bien avant d'atteindre le paracône (Fig. 3.2 et Fig 3.3). Sur P2/, c'est une véritable vallée antérieure qui s'ouvre vers l'avant, profonde et allongée sagittalement. La couronne des dP1/ est presque pentagonale, plus large que longue en vue occlusale, avec un faible cingulum antérolingual. Sur toutes les prémolaires, protocône et hypocône coalescents forment une véritable muraille linguale. Sur P3/, et surtout P4/, un sillon lingual (absent sur P2/) permet cependant de distinguer les 2 cuspidés (un bouton lingual y est parfois présent). Les postfossettes sont très larges sur P2/-P4/. Le crochet est faiblement développé, non digité et orienté sagittalement, et s'affirme de P2/ à P4/. En vue linguale, l'hypocône est aussi puissant que le protocône; le paracône est très puissant. Sur P4/, le protolophe et le métalophe sont entaillés par deux strictionnements qui isolent le protocône et l'hypocône. La même disposition, ébauchée, est visible sur P3/. Au niveau du crochet, le métalophe de P4/ présente également une forte strictionnement, isolant l'hypocône. Un cingulum antérieur est présent sur P2/-P4/.

Sur M1/, un cingulum labial discontinu est visible. Le cingulum postérieur est interrompu côté lingual: la postfossette est ouverte vers l'arrière et l'intérieur, préfigurant la morphologie de M2/. Il n'y a pas de crista, mais un crochet très développé, non digité et orienté sagittalement. Protocône et

hypocône sont nettement isolés, à l'inverse des prémolaires. L'antécrochet très puissant isole fortement le protocône du protolophe. L'hypocône est entaillé à sa base par une constriction antérolinguale. Le métalophe est orienté postérolingualement et bien plus étroit que le protolophe. L'ectométalophe est très développé, très long et recourbé vers l'extérieur et l'arrière. *Le métastyle*

Le crochet est spatulé ou simple sur la M2/ (Fig. 3.4). Le métalophe, extrêmement réduit, est orienté vers l'intérieur et l'arrière. Le protocône est isolé du protolophe par de fortes constriction antérieure et postérieure, qui lui confèrent une forme de trèfle. Un sillon est visible à la base linguale du protocône. L'antécrochet est très net. Le cingulum antérieur est puissant mais réduit transversalement. Par contre, le cingulum postérieur a presque disparu: seules 2 pointes subsistent. Le parastyle est fort, de même ordre que sur M1/; le paracône est très saillant et le sillon du parastyle très profond. La crista est faiblement développée. Le métalophe est presque discontinu à cause d'une constriction labiale. L'hypocône (en forme de cône évasé) est beaucoup moins puissant que le protocône.

Sur les M3/ (Béon F2 952, Béon SN 1955, usées), le cingulum postérieur est réduit à quelques excroissances du côté lingual (Fig. 3.5). Le protocône est beaucoup plus puissant que le métacône, et en forme de trèfle. L'antécrochet est très développé. Le crochet, simple, est orienté sagittalement et très proche du paracône. Deux sillons entaillent la base de l'ectolophe et encadrent le métacône.

Les dimensions de la denture supérieure d'*A. beonensis* (Tab. 1) sont bien supérieures à celles observées chez *Caementodon* sp., *C. oettingenae* (HEISSIG 1972), *H. matritense* (CERDEÑO, 1989 & 1992) et *Tesselodon fangxianensis* YAN 1979, mais comparables à celles de *Begertherium*, *Beliajevina caucasica* (BORISSIAK 1935) et *I. mongoliense*.

Tableau 1. Dimensions de la denture du crâne holotype d'*Aegycitherium beonensis* n. g. n. sp. (Béon 1989).

Table 1. Dental measurements of *Aegycitherium beonensis* n. g. n. sp. skull (Holotype, Béon 1989).

| (mm) | dP1/g | P2/g | P3/g | P4/g | P4/d | M1/g | M1/d | M2/g | M2/d | M3/g | M3/d |
|----------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| L ext. | (21) | 29 | 34 | 40 | (37) | - | 50 | 56 | 57 | 56 | - |
| L int. | 15 | 22 | 26 | (30) | 31 | (40) | 40 | - | 44 | - | (56) |
| I ant. | 15 | 30 | 41 | 46 | - | - | 51 | - | 56 | - | (53) |
| I post. | 25 | 34 | 42 | 45 | 44 | - | 48 | - | 48 | - | - |
| H | 20 | 26 | 32 | 42 | - | - | 38 | 53 | 53 | 50 | (50) |

2.5 Dents jugales inférieures (Fig. 2.2 et Fig. 2.3)

La denture inférieure (Figs. 2.2, 2.3) présente toutes les caractéristiques des six élasmothères du Miocène inférieur et moyen où elle est connue (*H. matritense*, *C.oettingenae*, *B. grimmi*, *B. tekkayai*, *B. borissiaki* et *B. caucasica*): la série prémolaire est courte par rapport à la série molaire; la P/2 n'a pas de paraconide en éperon; le sillon de l'ectolophide est profond et anguleux; le trigonide est anguleux et en dièdre aigu; le débouché lingual des talonides est profond et en forme de V; il n'y a ni cingulum lingual ni cingulum labial, mais de faibles cingula antérieur et postérieur.

Sur les P/3 et P/4 des deux mandibules préservées (Béon E2 518 et Béon F2 820), le métaconide est faiblement isolé du métalophide par une constriction.

Chez *A. beonensis*, le sillon de l'ectolophide des dents inférieures se poursuit jusqu'à la base de la couronne, sans s'atténuer ni disparaître. Ce trait est inconnu chez *C. oettingenae*, *H. matritense*, mais parfois visible chez *Begertherium tekkayai* et *B. grimmi*.

Par contre, la vallée postérieure de P/2 est ouverte, contrairement à *B. tekkayai* (FORTELIUS 1990), l'entoconide de P/3 et de P/4 n'est pas isolé comme chez *H. matritense* (CRUSAFONT & VILLALTA 1947, ANTUNES & GINSBURG 1983).

Les dimensions de la mandibule et de la denture inférieure (Tab. 2) d'*A. beonensis* permettent, après comparaison, d'obtenir, pour les élasmothères, une distribution identique à celle de la denture supérieure, à savoir deux groupes: [*Caementodon*, *Hispanotherium* et *Tesselodon*] et [*Aegyrcitherium*, *Begertherium*, *Beliajevina* et *I. mongoliense*], de dimensions nettement supérieures.

Tableau 2. Dimensions de la denture inférieure de *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. (hémimandibule Béon E2 518).

Table 2. Measurements of *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp. lower dentition (mandible Béon E2 518).

| (mm) | P/2 | P/3 | P/4 | M/1 | M/2 | M/3 |
|----------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| L | 27 | 33 | 35 | 45 | 49 | 49 |
| I ant. | 16 | 20 | 24 | 27 | 28 | 29 |
| I post. | 18 | 22 | 26 | 29 | 29 | 27 |

2.6 Dentition de lait

La dentition supérieure de lait n'est connue que par quelques fragments très incomplets, qui ne seront pas décrits ici (la dP1/, persistante, est décrite avec les prémolaires supérieures). La dentition lactéale inférieure est, elle, bien représentée: La dP/1 est biradiculée, non régressée; la dP/2 possède un protoconide bifide, comme sur les dP/3 des autres Rhinocerotidae; le métaconide des dP/3 et dP/4 est isolé. On observe tous ces caractères chez *H. matritense* (CERDEÑO 1989), *B. grimmi* (HEISSIG 1976), *B. borissiakii* (BELIAJEVA 1971). Par contre, comme chez *Begertherium*, les entoconides des dP/3 et dP/4 ne sont pas isolés, au contraire d'*H. matritense* (CERDEÑO 1989, ANTUNES & GINSBURG 1983).

2.8 Eléments du squelette (Fig. 4.1 à Fig. 4.3)

Plus de 200 éléments du squelette, le plus souvent en connexion, et appartenant à un minimum de 12 individus (dont 5 juvéniles), ont pu être découverts. Ils feront l'objet d'une étude ultérieure détaillée. Certaines particularités (visibles chez les juvéniles comme chez les adultes) peuvent cependant déjà être soulignées, comme la présence constante sur le scaphoïde d'un 3ème contact (postérieur) avec le semi-lunaire (Fig. 4.1), celle d'une cicatrice très nette sur la trochlée de l'humérus (Fig. 4.2), ou encore la jonction des deux facettes proximales radius-ulna (Fig. 4.3).

Tous ces traits distinguent la forme de Montréal-du-Gers des autres élasmothères dont les éléments du squelette sont connus (*C.oettingenae*, *B. grimmi*, *H. matritense*, *B. caucasica*) (HEISSIG 1972, 1976, CERDEÑO 1989, BORISSIAK 1938). En effet, chez ces taxons, seules 2 articulations existent entre scaphoïde et semi-lunaire, toute trace de cicatrice trochléenne est absente et deux facettes articulaires proximales (une médiale et une latérale, plus étendue) entre radius et cubitus sont présentes.

Le reste du squelette postcrânien (morphologie, structures et proportions) rapproche d'un point de vue cladistique *A. beonensis* de *B. grimmi*, et, dans une moindre mesure, de *B. caucasica* et de *H. matritense*.

3. Affinités

Aegyrcitherium beonensis est une espèce plus évoluée (tant au niveau dentaire que postcrânien) que *Caementodon oettingenae* du Pakistan (le plus primitif des Elasmotheriini) et que *H. matritense*, d'Ibérie.

Dans l'état actuel des connaissances, *A. beonensis* ne se rapproche pas plus du genre *Begertherium* (*B. borissiakii*, *B. grimmi* et *B. tekkayai*) que des espèces *Beliajevina caucasica* ou "*Iranotherium*" *mongoliense*. Pour cette raison, elle est rapportée à un genre nouveau, *Aegyrcitherium*.

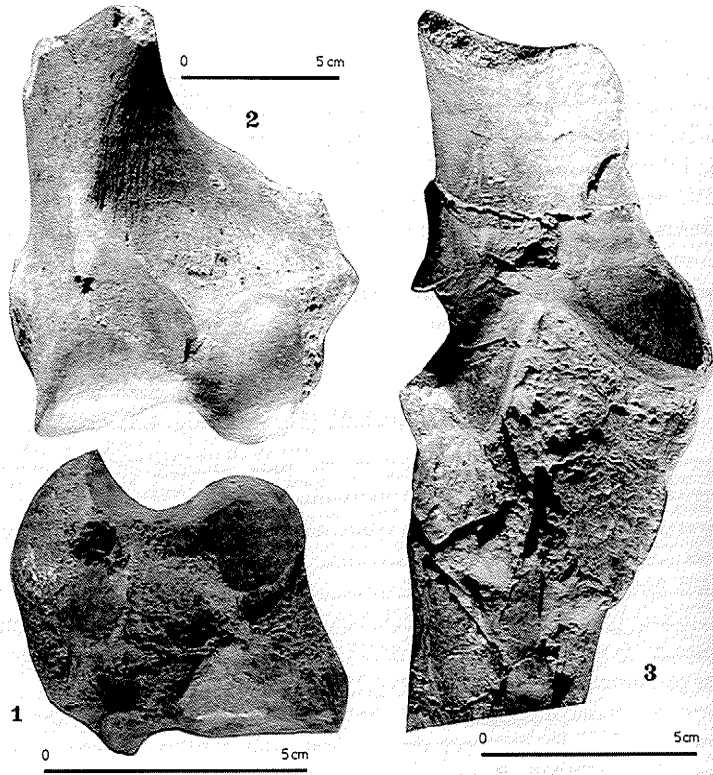


Fig. 4. *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., éléments diagnostiques du squelette post-crânien. 4.1 - Scapuloïde droit (Béon 1991), vue latérale présentant la troisième surface articulaire (postérieure) avec le semi-lunaire. 4.2 - Humérus gauche (Béon 1992), extrémité distale, vue antérieure montrant la présence d'une cicatrice trochléenne. 4.3 - Ulna droite (Béon 1993), détail de l'extrémité proximale, en vue antérieure montrant la fusion des facettes ulna-radius.

Fig. 4. *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., diagnostic postcranial bones. 4.1 - Right radial (Béon 1991), lateral view showing the third (posterior) articulation with ulnar. 4-2 - Left humerus (Béon 1992), distal extremity, anterior view showing the anterior trochlean scar. 4.3 - Right ulna (Béon 1993), detail of the proximal end, anterior view showing the fusion of proximal facets with radius.

Ce genre, avec les taxons cités plus haut, est en revanche aisément distingué du clade formé par les espèces *T. fangxianensis* (YAN, 1979), *I. morgani* (MECQUENEM, 1908), *K. bishopi* AGUIRRE & GUERIN 1974, *N. longirhinus* CHEN 1977, *S. lagrelii* RINGSTRÖM 1923, *E. sibiricum* FISCHER 1808 (BRANDT, 1878) et *E. caucasicum* BORISSIAK 1914, qui partagent des caractères dérivés

très particuliers (aussi bien dentaires que crâniens): denture franchement hypsodonte et à très forts replis d'émail, présence d'une crista sur P3/, division du protocône sur P4/-M2/, développement d'une "cristella" sur M2/.

Les dimensions dentaires et postcrâniennes, bien supérieures à celles de *C. oettingenae* (HEISSIG 1972), *T. fangxianensis* (YAN, 1979) et *H. matritense* (CERDEÑO 1989), correspondent à celles observées chez *B. caucasica*, *B. grimmi*, *B. tekkayai*, *K. bishopi* et *I. mongoliense* (BORISSIAK 1938, HEISSIG 1974 & 1976, AGUIRRE & GUERIN, 1974, OSBORN 1924). Elles sont par contre nettement inférieures à celles de *N. longirhinus*, *S. lagrelii*, *E. sibiricum* et *E. caasicum* (CHEN 1977, RINGSTRÖM 1924, BRANDT 1878, BORISSIAK, 1914).

En outre, comparée aux P3/ et P4/ d'*A. beonensis* (Tab. 1), la P3-4/ usée des Faluns de l'Anjou, attribuée à *H. matritense* (GINSBURG et al. 1987), est de très petites dimensions, possède un protolophe continu, une postfossette très étroite, un profond sillon sur l'ectolophe, et une face linguale très différente. Il ne peut donc s'agir du même taxon.

Toutes les espèces d'élasmothères considérées comme valides par FORTÉLIUS & HEISSIG (1989) peuvent effectivement être distinguées les unes des autres sur la base de caractères dentaires, crâniens et postcrâniens. Les espèces des genres *Begertherium*, *Beliajevina*, *Caementodon*, ne sont donc pas synonymes d'*Hispanotherium matritense*, contrairement à l'opinion de certains auteurs (ANTUNES & GINSBURG 1983, CERDEÑO 1989).

4. Conclusion

Aegyrcitherium beonensis n. g. n. sp. est un nouvel élasmothère miocène, pour l'instant connu dans le seul gisement de Montréal-du-Gers. Il est caractérisé par plusieurs autapomorphies, trois dentaires et trois postcrâniennes, qui le distinguent de tous les autres Elasmotheriini, et en particulier de son contemporain *H. matritense*, le seul élasmothère connu jusqu'alors en Europe occidentale. En outre, aucune synapomorphie (*H. matritense*-*A. beonensis*) n'a été trouvée.

Il s'agit d'un élasmothère dérivé en regard de sa position stratigraphique (Miocène inférieur, MN 4), ce qui renforce l'idée selon laquelle la dispersion et la diversification des élasmothères se sont produites au Miocène inférieur plutôt qu'au Miocène moyen. En effet, les taxons moins dérivés qu'*A. beonensis* (*Caementodon*, *Hispanotherium*) existaient nécessairement avant les dépôts de Montréal-du-Gers (MN 4), mais rien ne permet d'affirmer qu'ils étaient les seuls. Il est en effet légitime de penser que des membres du groupe "*Beliajevina*-*Begertherium*-*Iranotherium mongoliense*", plus dérivés que *C. oettingenae* et *H. matritense*, et auquel appartient *A. beonensis*, étaient déjà apparus à la fin du Miocène inférieur, même si les archives paléontologiques n'en ont pas livré trace pour l'instant.

A. beonensis shows more affinities with the middle and upper Miocene species *Begotherium borissiaki*, *B. grimmii*, *B. tekkayai*, *Beliajevina caucasica* and *Iranotherium mongoliense* (BELIAJEVA, 1971; HEISSIG, 1974 & 1976; FORTELIUS, 1990; BORISSIAK, 1938; OSBORN, 1924), but is not closer to one than to others. Therefore the new genus *Aegyrcitherium* is introduced, only comprising the type-species, *A. beonensis*.

A. beonensis represents the second elasmotherine species described in Western Europe, with the well known *Hispanotherium matritense*, from the lower Miocene (MN 4-5) of Spain (CERDEÑO, 1989), Portugal (ANTUNES & GINSBURG, 1983), and France (GINSBURG et al., 1987). The Elasmotherine group seems to appear in Lower Asiatic Miocene (Pakistan?), and, immediately, shows a great diversity and a wide geographical distribution, from Pakistan to Iberia: the most of the eleven elasmotherine taxa described by FORTELIUS & HEISSIG (1989), which are valid, are known from lower and middle Miocene.

The phylogenetic study of the whole Elasmotherine group, outlined by the same authors (ibid.), must be undertaken to improve in the understanding of their evolutionary and dispersal trends, from the lower Miocene to the upper Pleistocene, in Eurasia and Africa.

Bibliographie

- AGUIRRE, E. & GUERIN, C. (1974): Première découverte d'un *Iranotheriinae* (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique: *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kenya). – *Estud. Geol.*, Madrid, 30, 3: 229-233.
- ANTOINE, P. O. & DURANTHON, F. (sous presse): Découverte de *Protaceratherium minutum* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le gisement orléanien (MN 4) de Montréal-du-Gers (Gers). – *Ann. Paléont.*; Paris.
- ANTUNES, M. T. & GINSBURG, L. (1983): Les rhinocérotidés du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. – *Ciencias da Terra (UNL)*, Lisboa, 7: 17-98.
- BELIAJEVA, E. I. (1971): Über einige Nashörner, Familie Rhinocerotidae, aus den Neogen der Westlichen Mongolei (U.R.S.S.). – *Fauna Mesozoja i Kajnozozja zapadnoj Mongolii*, Moscou, 3: 78-97 [en Russe].
- BORISSIAK, A. A. (1914): Sur la dentition d'*Elasmotherium caasicum* n. sp. – *Bull. Acad. Imp. Sci. St-Petersbourg*, Série VI.
- (1938): A new *Dicerorhinus* from the Middle Miocene of North Caucasus. – *Trav. Inst. Pal. Acad. Sc. U.R.S.S.*, Moscou, VIII, liv. 2: 7-62; Moscou.
- BRANDT, J. F. (1878): Mittheilung über die Gattung *Elasmotherium*, besonders den Schädelbau derselben. – *Mém. Acad. Imp. Sc., St. Petersburg*, (VII),. XXXVI.
- CERDEÑO, E. (1989): Revisión de la Sistemática de los Rinocerontes del Neogeno de España. – Thèse de Doctorat, Ed. Univ. Complutense, Madrid, 429 p.
- CERDEÑO, E. (1992): New remains of the rhinocerotid *Hispanotherium matritense* at La Retama site: Tagus Basin, Cuenca, Spain. – *Géobios*, Lyon, n°25, fasc. 5: 671-679.
- CHEN, G. (1977): A new genus of *Iranotheriinae* of Ningxia. – *Vert. PalAsiatica*, XV, n°2: 143 - 147 [en Chinois].
- CROUZEL, F., DURANTHON, F. & GINSBURG, L. (1988): Découverte d'un riche gisement à petits et grands mammifères d'âge Orléanien dans le département du Gers (France). – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, 307, (II): 101-104.
- CRUSAFONT, M. & VILLALTA, J. F. (1947): Sobre un interesante rinoceronte (*Hispanotherium* nov. gen.) del Mioceno del Valle del Manzanares. Nota preliminar. – *Las Ciencias*, Madrid, 12: 869-883.

A la suite du travail de FORTELIUS & HEISSIG (1989), une étude phylogénétique globale des Elasmotheriini est en cours, ce qui permettra de mieux comprendre les modalités de l'évolution et de la dispersion de ce groupe fossile.

Remerciements

L'auteur tient à remercier F. DURANTHON, du Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, et P. TASSY, du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, pour leur aide et leurs conseils avisés, mais aussi Mlle C. SUDRE, Conservateur-en-chef, et tout le personnel du Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, J.-L. WELCOMME, Mlle V. BARRIEL et L. GINSBURG du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, Mlle M. WERMELINGER de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse et M. E. P. J. HEIZMANN, du Staatliches Museum für Naturkunde de Stuttgart.

Enfin, Mlle M. DUCAUD et G. BÉZERRA de Montréal-du-Gers, la Société Renault Toulouse Etats-Unis et tous les fouilleurs du gisement de Montréal-du-Gers peuvent également trouver ici l'expression de toute sa gratitude: sans eux, *Aegyrcitherium* n'existerait pas.

Abridged English Version

The lower Miocene (MN 4) site, Montréal-du-Gers (CROUZEL et al., 1988; DE BRUIJN, et al., 1990; DURANTHON et al., 1995), in Southwest of France, has yielded about 7000 remains distinguishing six Rhinocerotid species: *Brachypotherium brachypus*, *Prosantorhinus germanicus*, *Protaceratherium minutum*, *Plesiaceratherium mirallesi*, "*Aceratherium*" sp., and a new Elasmotherine species, *Aegyrcitherium beonensis* n. g. n. sp., here described.

At Montréal-du-Gers, about 300 dental and postcranial remains, and a skull (without nasal bones) have been identified, showing dental and postcranial synapomorphies within the Elasmotherine group: reduction of the premolar series, presence of cement, high-crowned teeth, inner wall on upper premolars (proto- and hypocone joined), enamel folds on upper teeth, absence of lingual and labial cingula, acute trigonides on lower teeth.

A. beonensis, which is a medium size Rhinocerotid (*Rhinoceros sondaicus*-like), can be defined by several autapomorphies: the discontinuity of protocone on P3/ and P4/, and its complete absence on P2/ (Fig. 3.2, Fig. 3.3), the presence of a constriction isolating the hypocone on P4/, of united proximal facets between radius and ulna (Fig. 4.3), and the presence of a scar on the anterior border of the humeral trochlea (Fig. 4.2). Furthermore, the radial and intermediate bones show a third (posterior) articular facet, contrary to the other elasmotheres (Fig. 4.1).

This new species is more derived than *Caementodon oettingenae* (HEISSIG, 1972) and *H. matritense* (CERDEÑO, 1989), the two primitive and smaller species: the lower border of corpus mandibulae is more convex, there is no more inner groove on P2/, the protocone of M3/ is really "trefoil-shape" (FORTELIUS, 1990), and the buccal fold doesn't shallow towards the base, on lower cheek teeth. *A. beonensis* can also easily be distinguished from the eurasiatic "*Iranotherium morgani*-Elasmotherium clade", comprising really derived and generally greater taxa [*Tesselodon fangxianensis*, *I. morgani*, *Kenyatherium bishopi*, *Ningxiatherium longirhinus*, *Sinootherium lagrelii*, *Elasmotherium sibiricum* and *E. caucasicum*] (YAN, 1979; MECQUENEM, 1908; AGUIRRE & GUERIN, 1974; CHEN, 1977; RINGSTRÖM, 1924; BRANDT, 1878), known from Upper Miocene to Pleistocene.

- DE BRUIJN, H., DAAMS, R., DAXNER-HÖCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J. (1992): Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisenburg 1990. – *Newsl. Stratigr.* 26 (2/3): 65-118; Berlin, Stuttgart.
- DURANTHON, F., MOYA SOLA, S., ASTIBIA, H. & KÖHLER, M. (1995): *Ampelomeryx ginsburgi* nov. gen. nov. sp. (Artiodactyla, Cervoidea) et la famille des Palaeomerycidae. – *C. R. Acad. Sci., Paris*, 321, (II a): 339-346.
- FORTELIUS, M. & HEISSIG, K. (1989): The phylogenetic relationships of the Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mamm.). – *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol., München*, 29: 227-233.
- FORTELIUS, M. (1990): Rhinocerotidae from Pasalar, middle Miocene of Anatolia (Turkey). – *J. Human Evol.*, 19: 489-508.
- GINSBURG, L., MAUBERT, F. & ANTUNES, M. T. (1987): Découverte d'*Hispanotherium* et de *Gaindatherium* (Rhinocerotidae, Mammalia) dans le Miocène de France. – *Bull. Mus. nat. Hist. natur., Paris*, (4), 9, section C, n°3: 303-311.
- GUERIN, C. (1980): Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieure en Europe occidentale. Fasc. 1. – *Doc. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, n°79: 1-426.
- HEISSIG, K. (1972): Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. – *Abh. Bayer. Akad. Wissen. Math.-naturw. Kl., München*, 152: 1-112.
- ,– (1974): Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. – *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol.*, 14: 21-35; München.
- ,– (1976): Rhinocerotidae (Mammalia) aus der *Anchitherium*-Fauna Anatoliens. – *Geol. Jb., Hannover*, B, 19: 3-121.
- ,– (1989): 21. The Rhinocerotidae. –In: *The Evolution of Perissodactyls*. PROTHERO, D. R. & SCHÖCH, R. M. (Eds.): 399-417; New York (Oxford Univ. Press).
- MECQUENEM, R. DE (1908): Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. – *Ann. Hist. natur., Paris*, 1: 60-73.
- OSBORN, H. F. (1924): *Serridentinus* and *Baluchitherium*, Loh Formation, Mongolia. – *Amer. Mus. Novit.*, New York, 148: 1-5.
- RINGSTRÖM, T. J. (1924): Nashörner der *Hipparion*-Fauna Nord-Chinas. – *Geol. Surv. China, Peking*, (C), Vol. X, Fasc. 4: 156 p., 12 pl.
- YAN, D. (1979): Einige der Fossilen Miozänen Säugetiere des Kreis von Fangxian in der Provinz Hupei. – *Vert. PalAsiatica*, XVII, n°3: 189-199, 1 Pl. h.t.

Revidiertes Manuskript bei der Tübinger Schriftleitung eingegangen am 2. Januar 1997.
Zum Druck angenommen am 20. Januar 1997.

Anschrift des Verfassers:

PIERRE-OLIVIER ANTOINE, Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, 35, Allées Jules Guesde, F-31000 Toulouse.