

## Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire)

par LÉONARD GINSBURG, JACQUES HUIN et JEAN-PIERRE LOCHER

**Résumé.** — Les sables continentaux d'âge Miocène inférieur (MN 3 de l'échelle biostratigraphique continentale européenne) contiennent *Protaceratherium minutum* (Cuvier) et *Brachypotherium* (*Diaceratherium*) *aurelianensis* (Nouel).

**Abstract.** — The Rhinocerotids of the continental sands of Les Beilleaux at Savigné-sur-Lathan, in the Loire valley, are *Protaceratherium minutum* (Cuvier) and *Brachypotherium* (*Diaceratherium*) *aurelianensis* (Nouel).

L. GINSBURG, *Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*  
J. HUIN : 25, rue Alfred de Vigny, 37000 Tours.  
J.-P. LOCHER, 1, rue G. Planté, 37100 Tours.

---

Les sables continentaux des Beilleaux, sur la commune de Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire) ont livré une faune de Vertébrés terrestres découverte par COLLIER et HUIN (1979), et exploitée par COLLIER, HUIN et LOCHER. Les deux premiers auteurs ont donné une première étude des micromammifères (*op. cit.*). Depuis les Carnivores ont fait l'objet d'un second travail (GINSBURG, HUIN et LOCHER, 1981). L'examen de ces Carnivores a permis de placer avec précision le gisement dans l'échelle stratigraphique : situé à l'intérieur de la zone MN 3 de l'échelle biostratigraphique du Néogène continental européen, le gisement des Beilleaux est très légèrement plus ancien que celui de Wintershof-West qui, par sa richesse et les études précises dont il a été l'objet, a été choisi comme gisement de référence pour cette zone (FAHLBUSCH, 1976 ; GINSBURG, 1975).

Comme dans l'article sur les Carnivores, les pièces portant le sigle BEI appartiennent à la collection J. HUIN, celles marquées Bbx à la collection LOCHER.

Pour les mesures, l'obliquité des bords de la muraille externe des dents jugales supérieures rend difficile l'utilisation de la mesure de la longueur maximale de cette muraille. Selon le degré d'usure, la longueur mesurée varie énormément. Aussi, nous avons jugé préférable de prendre pour longueur de ces dents celle des racines externes au niveau du collet. Les dents jugales inférieures seront mesurées de la même manière. Nous suivons en cela HEISSIG (1969). Pour les largeurs, nous prendrons la plus grande dimension de la couronne au niveau des racines antérieures pour les dents supérieures, et au niveau des racines postérieures pour les dents inférieures.

Les Rhinocérotydés sont habituellement considérés comme un groupe d'approche difficile. La forte variabilité individuelle, plaquée sur une morphologie dentaire très monotone, a longtemps entravé la mise en évidence des véritables caractères distinctifs entre les différents genres. Au cours des quinze dernières années, des recherches sur le terrain ont permis de récolter des matériaux nombreux, en même temps que des études nouvelles étaient entreprises (HEISSIG, 1969, 1972 ; DE BONIS, 1973), dégagées des idées anciennes d'OSBORN (1900) et de ROMAN (1911, 1924). Des caractères diagnostics ont pu être mis en évidence pour de nombreux genres et les phylogénies actuellement sont plus argumentées que précédemment. L'étude des Rhinocérotydés est entrée dans une nouvelle phase.

### ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Sous-famille ACERATHERIINAE Dollo, 1885

Genre **PROTACERATHERIUM** Abel, 1910

DIAGNOSE : Aceratheriinae de petite taille.  $I_1$  relativement courte. Présence sur les prémolaires et surtout les molaires supérieures d'un crochet moins développé que chez *Aceratherium*.

**Protaceratherium minutum** (Cuvier, 1822)

DIAGNOSE : *Protaceratherium* à cingulum lingual épais et continu sur les prémolaires supérieures.

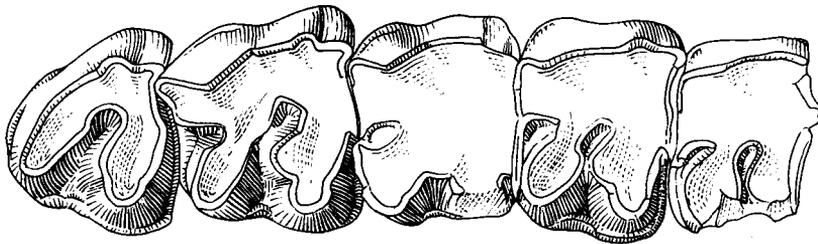


FIG. 1. — *Protaceratherium minutum*. P<sup>3</sup>-M<sup>3</sup> droites (BEI 301), face occlusale (G.N.).

MATÉRIEL ET MESURES (en millimètres) : Maxillaire avec P<sup>3</sup>-M<sup>3</sup> droites (BEI 301) ; P<sup>4</sup>, 18,8 × 29,9 ; M<sup>1</sup>, 20,0 × 28,9 ; M<sup>2</sup>, 23,7 × 30,7 ; M<sup>3</sup>, 20,5 × 28,6. — Maxillaire avec P<sup>4</sup> brisée-M<sup>1</sup> droites (BEI 181). — Maxillaire avec M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> droites (Bbx 630) ; M<sup>2</sup>, 24,0 × 29,7 ; M<sup>3</sup>, 23,3 × 28,0. — I<sup>1</sup> droite (Bbx 606). L (couronne), 30. — P<sup>2</sup> droite (Bbx 605), 19 × 23. — P<sup>3</sup> droite (BEI 199), 19 × 25. — P<sup>4</sup> gauche (BEI 196), 25 × 31. — M<sup>2</sup> gauche (Bbx 639), 29 × 32. — M<sup>2</sup> droite (Bbx 635), 27 × 32. — D<sup>4</sup> droite (BEI 214), 21 × 23. — Mandibule avec I, P<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> droites, P<sub>2</sub>-M<sub>3</sub> gauches (Bbx

626). Mesures de la série droite : I<sub>2</sub>, 11,8 × 9,2 à la base du collet ; P<sub>1</sub>, 7,0 × 5,9 ; P<sub>2</sub>, 16,2 × 13,2 ; P<sub>3</sub>, 20,8 × 17,7 ; P<sub>4</sub>, 22,0 × 17,6 ; M<sub>1</sub>, 23,7 × 16,5 ; M<sub>2</sub>, 25,2 × 17,1 ; M<sub>3</sub>, 24,4 × 15,6. — P<sub>2</sub> droite (BEI 251), 17 × 11. — P<sub>2</sub> gauche (BEI 175), 18 × 13. — Astragale droit (BEI 179) ; DT, 43,4 ; H, 41,6 ; DL, 27,5 ; DT max. dist., 34,8. — Calcaneum droit (BEI 217) ; H, 75,8 ; DAP bec, 31,8 ; DT sustentaculum tali, 40,0.

## DESCRIPTION

### *Dentition supérieure*

L'incisive supérieure est allongée et très basse, comme toutes les incisives supérieures de Rhinocerotidés. La racine est aussi très oblique. La taille de l'échantillon conservé (Bbx 606) indique un individu mâle. L'échantillon Bbx 605, subcarré et ne présentant qu'un faible relief sur la face externe, est très nettement une P<sup>2</sup>. Sa face externe est bombée et relevée en sens inverse à l'avant (parastyle) et un peu à l'arrière. La dent est très molarisée, avec un protolophe et un métalophe bien indépendants, rectilignes et parallèles. Il existe aussi une petite crista et un petit crochet très nets. Le cingulum lingual est fort et continu.

P<sup>3</sup> : Présente sur le maxillaire de BEI 301 où elle est malheureusement très usée, cette dent est plus large que longue. On distingue nettement le protolophe et le métalophe qui sont bien séparés et parallèles. La dent isolée BEI 199 semble plutôt une P<sup>3</sup> qu'une P<sup>4</sup> en raison de son profil occlusal encore un peu subcarré, bien que ce critère ne soit pas sans exceptions. Sur la dent du maxillaire BEI 301, le parastyle est important et pointe véritablement en avant ; les deux lobes internes, protolophe et métalophe, sont inclinés vers l'arrière par rapport à un plan parasagittal et sont reliés l'un à l'autre par un petit pont bas qui ferme la vallée centrale du côté interne, comme sur certains échantillons de *Selles-sur-Cher* et sur le type et échantillon unique connu de *Protaceratherium tagicum*. De même, le crochet allongé en une mince muraille a rejoint la crista. Enfin, le cingulum lingual est particulièrement accusé.

P<sup>4</sup> : La plus typique est celle du maxillaire BEI 301. C'est une dent nettement plus large que longue, à face externe peu bombée, parastyle apparemment moins marqué que sur l'échantillon BEI 196 (encore que l'état d'usure des deux pièces soit différent et masque l'importance relative du parastyle de chacune). L'antécrochet est large et bombé à la base comme celui des molaires tandis que le cingulum labial, fort au niveau du protocône et de la vallée médiane, s'efface au pied du protocône.

Les molaires supérieures sont ramassées sur elles-mêmes, aussi longues que larges à leur base, si bien que M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> présentent un profil occlusal parfaitement carré quand elles ont atteint un grand degré d'usure. La face externe est peu ondulée sauf à l'avant où saillent deux côtes très nettes, correspondant au paracône et au parastyle. Il existe un fort antécrochet et un crochet mince. Il semble ne pas y avoir de cingulum interne, sauf un reste ponctiforme au milieu de l'ouverture de la vallée centrale.

Sur M<sup>3</sup>, l'antécrochet est plus faible, la vallée centrale plus ouverte et il reste un petit cingulum postérieur. Le cingulum interne, à part l'épaississement ponctiforme au niveau de la vallée centrale, est absent sur l'échantillon BEI 630 mais encore visible au pied du protocône sur l'échantillon BEI 301.

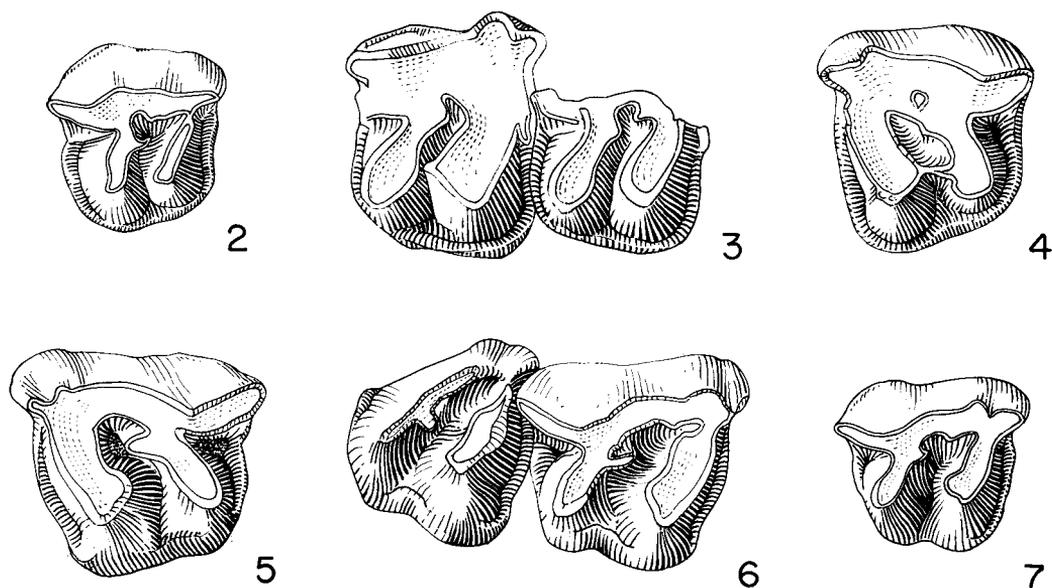


FIG. 2-7. — *Protaceratherium minutum*. 2, P<sup>2</sup> droite (Bbx 605) ; 3, P<sup>3</sup>-P<sup>4</sup> droites (BEI 181) ; 4, P<sup>4</sup> gauche (BEI 196) ; 5, M<sup>2</sup> gauche (Bbx 639) ; 6, M<sup>2</sup>-M<sup>3</sup> droites (Bbx 630) ; 7, D<sup>4</sup> droite (BEI 214). Faces occlusale (G.N.).

#### *Dentition lactéale*

Le spécimen BEI 214 est manifestement une D<sup>4</sup>. Petite, molariforme, mais fortement allongée, à tubercules bas et vallée centrale largement ouverte, elle ne peut convenir à une dent définitive. Sa ressemblance morphologique avec une M<sup>1</sup> en fait très nettement une D<sup>4</sup>. La muraille externe est bien ondulée, avec une côte importante au niveau du paracône et une, plus faible mais encore très nette, au niveau du métacône. Le parastyle est important et projeté vers l'avant. Il existe aussi un antécrochet bas et faible, une petite crista et un petit crochet ; le protolophe et le métalophe sont parallèles et très écartés l'un de l'autre. Le cingulum antérieur déborde très largement sur la face interne du protocône ; il n'y a pas d'autre trace de cingulum interne.

#### *Os mandibulaire*

La belle mandibule trouvée par LOCHER aux Beilleaux est fine et allongée. La branche mandibulaire est basse et devient de moins en moins haute vers l'avant. Les trous mentonniers sont assez nombreux ; le principal se trouve sous le milieu de la deuxième prémolaire ; deux autres, moins importants, sont placés un peu en avant du niveau de la première prémolaire ; un autre encore plus en avant vers le milieu de la barre ; quelques-uns se trouvent plus en arrière, sous le niveau de la dernière prémolaire et de la première molaire.

Les deux hémimandibules sont très rapprochées l'une de l'autre. L'os est brisé en avant mais il semble qu'entre les deux I<sub>2</sub> en forme de « défense », il reste un espace suffisant pour

des petites  $I_1$ . La symphyse s'étend en arrière jusqu'au niveau du contact entre la deuxième et la troisième prémolaire.

La barre, entre la grande incisive et la première prémolaire, est relativement importante. Son bord supérieur, bien caréné, est concave vers l'extérieur.

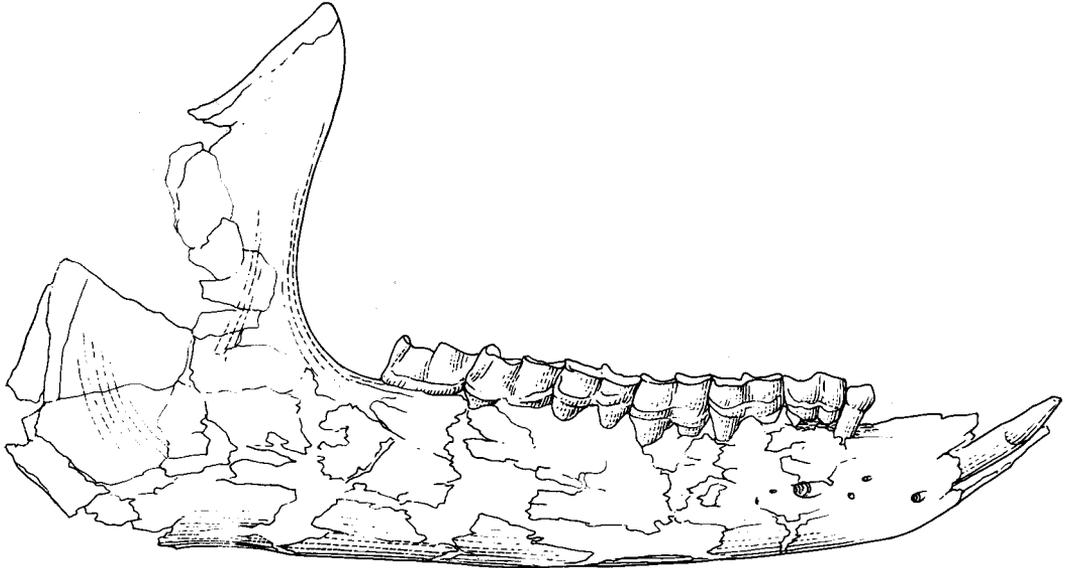


FIG. 8. — *Protaceratherium minutum*. Hémimandibule droite, face externe ( $\times 1/2$ ).

En arrière de la série dentaire jugale, la branche montante s'élève presque verticalement et se recourbe même légèrement vers l'avant dans sa partie supérieure. L'extrémité postéro-inférieure de la mandibule est bien arrondie ; le bord externe y est relevé vers l'extérieur, et de petites crêtes fines sont alignées perpendiculairement, dénonçant la force du muscle masseter qui s'y insère.

#### *Dentition inférieure*

L'incisive conservée,  $I_2$ , est allongée et sa position sur la mandibule est très couchée en avant. La couronne est de section subtriangulaire, avec un angle interne (ou mésial) très aigu, un angle supéro-externe (ou distal) presque droit, tandis que le bord labial de la dent forme plus un arrondi qu'un angle véritable. L'angle mésial correspond à un beau tranchant qui s'allonge sur toute la longueur de la couronne. A l'angle distal correspond une crête qui présente un contour sinueux. On notera que la face linguale est bombée distalement et légèrement concave mésialement. La dent, dans l'ensemble, est beaucoup plus courte que chez les *Aceratherium*. Comparée aux échantillons de Selles-sur-Cher, cette dent, par sa taille réduite, semble bien avoir appartenu à un sujet femelle. Elle a, en effet, sensiblement la taille des plus petites incisives inférieures du *Protaceratherium minutum*.

de Selles-sur-Cher, mais est beaucoup plus petite qu'un lot d'incisives du même gisement rapportables à la même espèce, mais de taille plus considérable, qui ont manifestement appartenu à des mâles. Une incisive de Chitenay, figurée sous le nom de *Ceratorhinus tagicus* race *ligericus* par MAYET (1908 : 113, fig. 38), correspond à un mâle de *Protaceratherium minutum*.

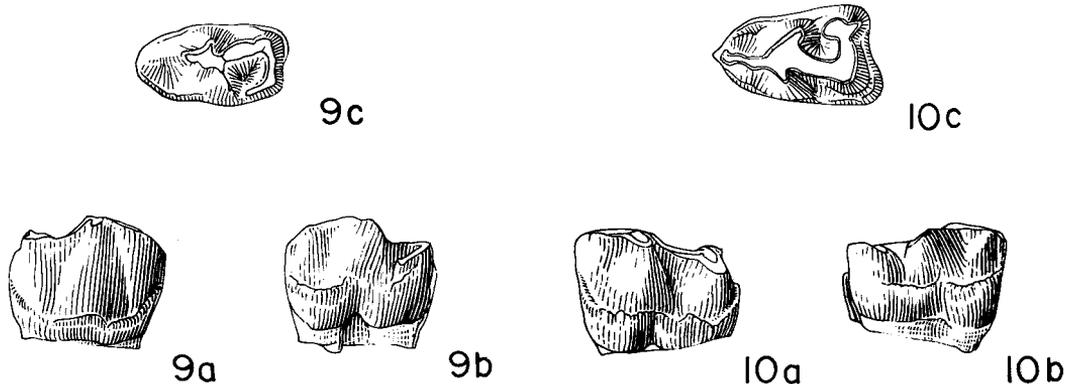


FIG. 9-10. — *Protaceratherium minutum*. 9, P<sub>2</sub> droite (BEI 215) ; 10, P<sub>2</sub> gauche (BEI 175) ; a, face externe ; b, face interne ; c, face occlusale. (G.N.)

Après le diastème, la série des dents jugales est complète. La première prémolaire, P<sub>1</sub>, est petite, uniradiculée, et plus longue que large. Elle présente une surface labiale légèrement bombée au niveau du protoconide. Du côté lingual, le bombement est un peu plus en arrière, au niveau de l'amorce du métaconide. Les deux cingulums, externe et interne, sont bien marqués.

Les autres dents jugales, de P<sub>2</sub> à M<sub>3</sub>, sont biradiculées et formées d'un métalophide et d'un hypolophide. Le premier comprend trois branches, correspondant respectivement au paraconide, au protoconide et au métaconide. L'autre, l'hypolophide, ne comprend que deux branches, correspondant à l'hypoconide et à l'entoconide. L'hypolophide se raccorde au métalophide non pas à l'angle des deux dernières branches du métalophide, mais nettement plus lingualement, de telle sorte qu'il y a un décalage important sur la muraille externe au niveau de ce raccord. Ce décalage apparaît comme un fort sillon. Ce sillon est de plus en plus accusé de P<sub>2</sub> à M<sub>3</sub>. A l'inverse, le cingulum externe et le cingulum interne, très fort sur P<sub>2</sub>, sont, en gros, de plus en plus atténués au fur et à mesure que l'on va vers l'arrière, pour n'être plus que très faible sur M<sub>3</sub>.

Dans le détail, la P<sub>2</sub> est plus mince à l'avant et proportionnellement plus allongée que les dents qui la suivent. Le paraconide est de direction parasagittale. Sur la face labiale, un sillon marque sa séparation d'avec le protoconide. Sur la face linguale, la fosse trigonide est réduite à un simple sillon vertical. Le sillon postéro-externe, à la jonction du métalophide et de l'hypolophide, est peu accusé et légèrement incliné vers l'arrière.

Sur P<sub>3</sub>, le paraconide est plus court et plus rabattu du côté lingual. Il devient paral-

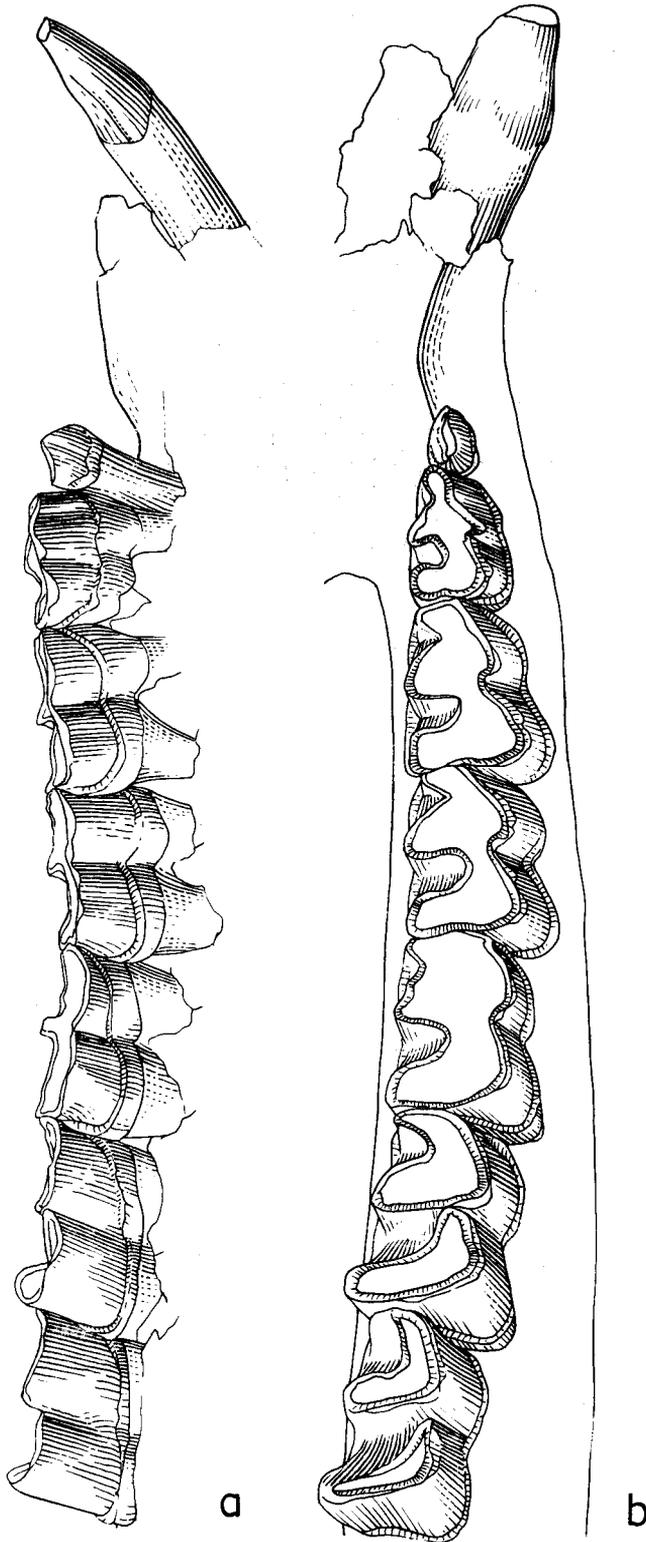


FIG. 11. — *Protaceratherium minutum*. Hémimandibule droite avec I<sub>2</sub>, P<sub>1</sub>-M<sub>3</sub> (Bbx 626) ; a, face externe ; b, face occlusale. (G.N.)

lèle à la branche postérieure du métalophide. Un semblant de sillon externe demeure à la limite postérieure du paraconide sur la face labiale. Le cingulum externe est plus développé que sur  $P_2$ , le cingulum interne est au contraire plus atténué.

$P_4$  est plus étroite et un peu plus courte que  $P_3$ . Le paraconide est encore plus effacé, il n'y a plus de sillon à son niveau sur la face labiale. La vallée antérieure, ou fosse trigonide, est moins longue que sur  $P_3$ , à l'inverse de la fosse talonide qui est plus longue.

Les deux premières molaires sont difficiles à distinguer l'une de l'autre : même morphologie, même taille, mêmes proportions. Les cingulums sont seulement un peu plus faibles sur  $M_2$ , mais la variation individuelle est telle que ce caractère n'est guère utilisable pour déterminer une dent isolée.

La dernière molaire inférieure,  $M_3$ , est un peu plus petite que  $M_2$  ; la branche labiale de son dernier lophide, correspondant à l'hypoconide, est un peu plus courte que sur les deux autres molaires.

#### *Squelette post-crânien*

L'astragale est court, trapu et étroit. Son profil dorsal est proche d'un carré. La poulie articulaire tibiale est profonde et les surfaces tarsiennes relativement peu hautes. Il est du même type que ceux de Selles-sur-Cher attribués à *Protaceratherium minutum*, ainsi qu'à celui du squelette de Budenheim (ROMAN, 1924, fig. 15 et pl. IV, fig. 17) qui appartient à la même espèce.

Le calcanéum est moins caractéristique. Il montre cependant, comme sur les pièces de Selles-sur-Cher et de Budenheim, un manubrium haut et court, un sustentaculum tali épais et une avancée distale pointue, entre le bord externe et la facette d'articulation avec le cuboïde.

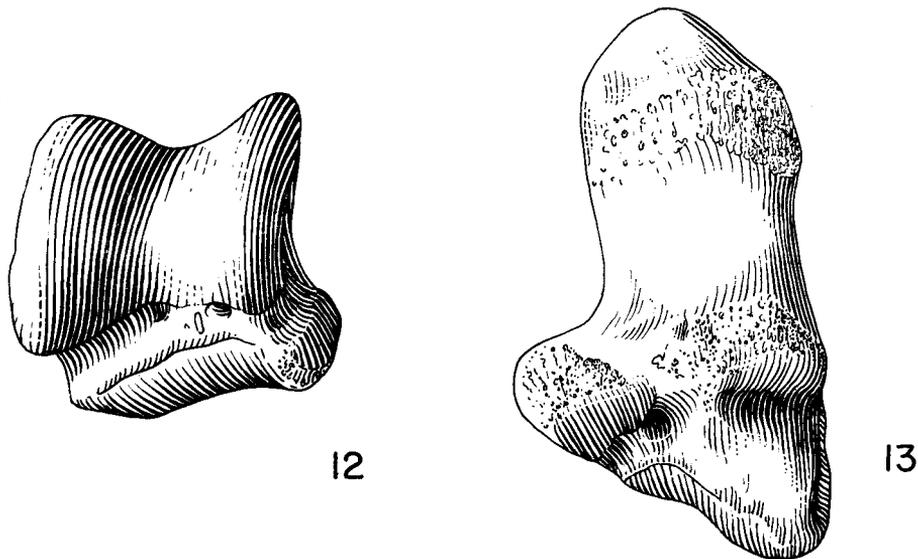


FIG. 12-13. — *Protaceratherium minutum*. 12, astragale (BEI 217) ; 13, calcaneum (BEI 179). Faces dorsales. (G.N.)

#### DIFFÉRENCES DE TAILLE

Malgré certaines différences dans la taille de dents homologues, l'ensemble du matériel des Beilleaux présente une grande homogénéité dimensionnelle. Même si l'on excepte le cas des incisives des sujets femelles, qui sont toujours de dimensions plus modestes, on doit constater que le matériel de *Protaceratherium minutum* de Selles-sur-Cher (MAYER, 1908, fig. 41 ; ROMAN, 1911, fig. 21 et pl. VIII, fig. 4-5) est plus grand que celui des Beilleaux. Plus grands aussi ceux de Budenheim, des environs d'Ulm (cf. ROMAN, 1911 : 71, fig. 20), de Laugnac, de Pechbonnieu (ASTRE, 1925, fig. 1) ainsi que le matériel-type de Saint-Laurent près Moissac (CUVIER, 1822, pl. XV, fig. 1, 7, 8, 9). Tous ces gisements sont d'âge aquitainien, sauf peut-être celui de Pechbonnieu qui pourrait peut-être être encore dans le Stampien mais cela n'est pas parfaitement assuré. On pourrait alors penser à une diminution de taille au cours du temps. Mais ce point de vue semble devoir être écarté car les pièces les plus récentes de *Protaceratherium minutum*, qui proviennent d'Artenay, sont presque de la taille de celles de Laugnac et de Selles-sur-Cher.

#### RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Si les pièces du petit Rhinocérotidé des Beilleaux sont plus petites que celles des Rhinocérotidés de l'« Aquitainien » rapportées classiquement à « *Rh.* » *minutus*, par contre, elles ne s'en distinguent pas par leur morphologie. Les spécimens-types de l'espèce figurés par CUVIER (1822, pl. XV, fig. 8, 9, 10), refigurés par OSBORN (1900, fig. 5) puis par ABEL (1910, pl. II, fig. 8) montrent sur la P<sup>4</sup> le même allongement transversal, avec un proto-cône plus important dans le sens de la largeur que l'hypocône, un antécrochet légèrement marqué, un fort crochet, un cingulum interne très fort, une muraille externe peu ondulée, ornée en avant par la côte correspondant au paracône et celle correspondant au parastyle. De même les deux molaires conservées de Saint-Laurent montrent une muraille externe peu accidentée, un antécrochet largement étalé, un crochet plus fin et, sur M<sup>1</sup>, un reste de cingulum interne au pied de la partie antérieure de l'hypocône et de la vallée centrale. On peut observer les mêmes caractères de ressemblance sur le matériel de Selles-sur-Cher, celui de Budenheim, celui des environs d'Ulm, de Pechbonnieu, de Laugnac. Il s'agit donc bien de la même espèce.

Curieusement, toutes les pièces de l'Aquitainien furent rapportées par ROMAN (1911, 1924) à *Ceratorhinus tagicus*, tandis qu'il plaçait les types de CUVIER dans le genre *Aceratherium*. L'espèce *Aceratherium minutum* n'était représentée pour ROMAN, en 1911, que dans deux gisements : à Saint-Laurent près Moissac et à Auzon près Alais (cf. ROMAN, 1911, fig. 9). Il semble que des considérations d'ordre stratigraphique aient orienté ROMAN vers ces déterminations. En effet, le gisement de Saint-Laurent était alors considéré comme d'âge stampien, comme celui d'Auzon, tandis que ceux de Budenheim et Selles-sur-Cher sont aquitainiens et celui de Lisbonne considéré comme burdigalien basal (ROMAN, 1907). Il est vrai aussi que les types de CUVIER ne consistent qu'en trois dents, qui sont de plus usées à l'extrême et donc difficilement utilisables. Cependant, DE BONIS (1973) a montré d'une part que le gisement de Saint-Laurent était d'âge aquitainien, et non stampien, et

d'autre part que les formes de Saint-Laurent, de Lagnac, Selles-sur-Cher, Budenheim, Pechbonnieu appartiennent à la même espèce. Ce qui est étonnant à première vue, c'est qu'il les rapporte encore à *Dicerorhinus* (= *Ceratorhinus*), mais il précise que « la filiation entre les formes qui vécurent au début du Miocène et le Rhinocéros de Sumatra n'est pas établie avec certitude » et, « en attendant une révision détaillée », il préfère conserver le nom du genre admis par les anciens auteurs « sans avoir d'illusions sur la solidité des liens qui unissent les Rhinocéros de l'Insulinde à ceux de l'Agenais ». Aujourd'hui, la révision de ces formes est plus avancée, et il apparaît comme certain que nos petits Rhinocérotidés du Miocène inférieur n'ont rien de commun avec le Rhinocéros de Sumatra (*Dicerorhinus sumatrensis*) et représentent une branche qui s'est éteinte assez tôt en Europe. On doit donc reprendre le nom de genre de *Protaceratherium* donné par ABEL en 1910, ainsi que l'a fait HEISSIG en 1972.

Ce qui est plus surprenant, c'est d'avoir vu les pièces du petit Rhinocérotidé de Lisbonne, types du *tagicus*, attribuées à un *Ceratorhinus*. ROMAN, dans son premier travail (1907), avait écrit : *Rhinoceros* (*Ceratorhinus* ?) *tagicus* nov. sp. Il indiquait clairement les raisons de sa détermination en écrivant : « c'est principalement la forme triangulaire de M<sup>3</sup>, avec crochet mince et allongé, la sinuosité de la vallée médiane de M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> presque fermée par la rencontre du crochet et de l'antécrochet, tous caractères qui se retrouvent, chez *Rh.* (*Ceratorhinus*) *sansaniensis* » (*op. cit.*, p. 44). En fait, ce *Rh. sansaniensis* montre bien une M<sup>3</sup> triangulaire, des vallées médianes de M<sup>1</sup> et M<sup>2</sup> presque fermées, mais ces caractères se retrouvent chez de nombreux genres de Rhinocérotidés, dont en particulier les *Aceratherium*. D'autre part, le « *Rh.* » *tagicus* s'écarte nettement du « *Rh.* » *sansaniensis* et du Rhinocéros de Sumatra par la présence d'un cingulum interne aux prémolaires supérieures et l'importance de l'antécrochet. Sur le « *Rhinoceros* » *sansaniensis*, le caractère le plus remarquable est, d'ailleurs, sur les prémolaires supérieures, l'absence totale de cingulum interne et la fermeture non moins totale des vallées médianes par accolement du protolophe et du métalophe. Le *Rh. tagicus* ne peut donc absolument pas être rattaché ni à la forme de Sansan, ni à la forme actuelle de Sumatra qui présente justement ces mêmes caractères.

En fait, comme l'avait vu ROMAN, le petit Rhinocéros de Lisbonne est du même groupe que ceux de Selles-sur-Cher et Budenheim. Il ne s'en distingue que par quelques caractères qui ont peut-être une valeur spécifique : effacement du cingulum interne au pied du protocône des deux dernières prémolaires supérieures, et duplication de l'hypocône de P<sup>2</sup>.

Nos pièces des Beilleaux sont aussi à écarter du genre *Prosantorhinus*. Ce genre, également de petite taille, se distingue facilement des *Protaceratherium* par son squelette appendiculaire : *Prosantorhinus* est proche des *Brachypotherium* et son astragale est très étiré transversalement, tandis que celui de *Protaceratherium*, comme celui de tous les *Acerathères*, est beaucoup moins large et offre un profil distal subcarré.

Résumons, en ajoutant quelques précisions, les conclusions de cette longue discussion : HEISSIG (1972) a redonné aux types de CUVIER leur ancienne et bonne appellation générique, *Protaceratherium*, mais il a placé le *tagicus* dans le genre *Brachypodella* (= *Prosantorhinus*). DE BONIS (1973) a regroupé avec le *minutus* toutes les pièces de Selles, Budenheim et Pechbonnieu, mais sans discuter l'appellation générique. Enfin, ANTUNES et GINSBURG (*sous presse*), dans leur révision des faunes de Rhinocérotidés du Miocène de la basse vallée du Tage, ont revu le *Rh. tagicus* et l'ont placé dans le genre *Protaceratherium*.

Sous-famille TELEOCERATINAE

Genre **BRACHYPOTHERIUM** Roger, 1904

DIAGNOSE : Teleoceratinae primitif, à dents brachyodontes. Membre antérieur tétradactyle. Nasaux plus longs que chez *Teleoceras*.

Sous-genre **Diaceratherium** Dietrich, 1931

(= *Brachydiceratherium* Lavocat, 1951)

DIAGNOSE : *Brachypotherium* primitif présentant un fort sillon subvertical sur la face externe des molaires inférieures, à la jonction du métalophide et de l'hypolophide.

**Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis** (Noel, 1866)

DIAGNOSE : *Diaceratherium* à métapode très court.

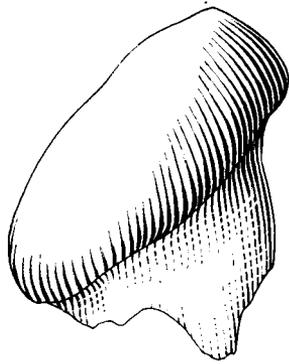
MATÉRIEL ET MESURES (en millimètres) : I<sup>1</sup> gauche (BEI 195), L (couronne), 45,6. — P<sup>1</sup> droite (BEI 116), 25 × 22. — P<sup>2</sup> droite (Bbx 631), 29 × 36. — P<sup>2</sup> gauche (Bbx 616), 25 × 35. — P<sup>3</sup> gauche (Bbx 627), 34 × 48. — P<sup>3</sup> gauche (Bbx 600), 36 × 50. — P<sup>4</sup> gauche (Bbx 608), 38 × 55. — M<sup>1</sup> droite (BEI 164), 43 × 53. — M<sup>1</sup> droite (BEI 417), 49 × 54. — M<sup>2</sup> droite (BEI 133), 47 × 57. — M<sup>2</sup> gauche (BEI 114), 50 × 63. — M<sup>3</sup> droite (Bbx 601), 45 × 54. — M<sup>3</sup> gauche (Bbx 641), 50 × 55. — D<sup>2</sup> gauche (Bbx 636), 31 × 32. — D<sup>3</sup> gauche (Bbx 603), 31 × 39. — D<sup>4</sup> droite (Bbx 643), 37 × 43. — I<sub>2</sub> droite (Bbx 633), L ≠ 30. — P<sub>2</sub> droite (Bbx 634), 26 × 20. — P<sub>3</sub>(?) droite (BEI 250), L, 32. — P<sub>3</sub>(?) droite (Bbx 620), 32 × 22. — P<sub>4</sub> droite (Bbx 628), 37 × 26. — P<sub>4</sub> droite (BEI 249), 38 × 27. — P<sub>4</sub> gauche (Bbx 614), 39 × 27. — P<sub>4</sub> gauche (Bbx 618), 39 × 27. — P<sub>4</sub> gauche (BEI 299), 39 × 29. — M<sub>1</sub>(?) droite (BEI 177), (46) × 30. — M<sub>1</sub> droite (BEI 389), 47 × 29. — M<sub>1</sub>(?) gauche (BEI 273), 47 × 30. — M<sub>1</sub>(?) gauche (Bbx 640), 47 × 30. — M<sub>2</sub>(?) droite (BEI 300), 52 × 30. — M<sub>3</sub> droite (BEI 172), 51 × 29. — D<sub>4</sub> droite (BEI 248), 39 × 25.

DESCRIPTION

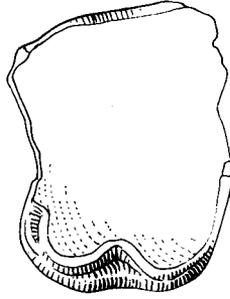
*Dentition supérieure*

La couronne de l'incisive supérieure est basse et allongée comme sur le spécimen de *Brachypotherium aurelianensis* d'Artenay et le *Brachypotherium aginense* de Laugnac (cf. REPELIN, 1917). La dent est bombée à la base, surtout dans ses parties antéro-externes et postéro-internes. Une longue carène la parcourt d'arrière en avant jusqu'à la pointe qui est basse et en position très antérieure. Le spécimen BEI 195, par sa petite taille, semble avoir appartenu à un sujet femelle.

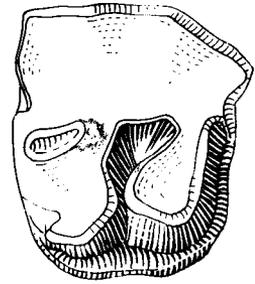
La première prémolaire, P<sup>1</sup>, est de profil occlusal bien triangulaire. La face labiale est fortement bombée et le parastyle bien détaché à l'avant ; un petit sillon marque cette séparation sur la face externe, comme chez *Brachypotherium aurelianensis* et *Br. lemanense*. Par contre, le parastyle est réduit chez *Brachypotherium brachypus*. Chez *Aceratherium platyodon*, la face externe ne présente aucune trace de sillon.



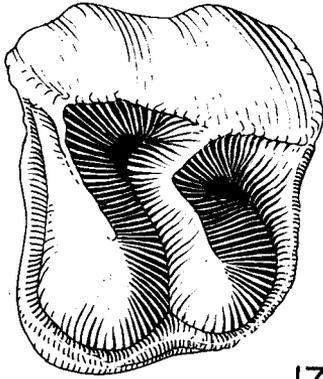
14



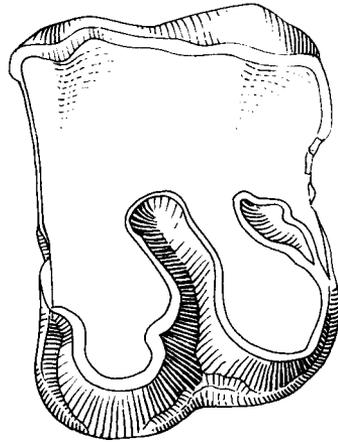
15



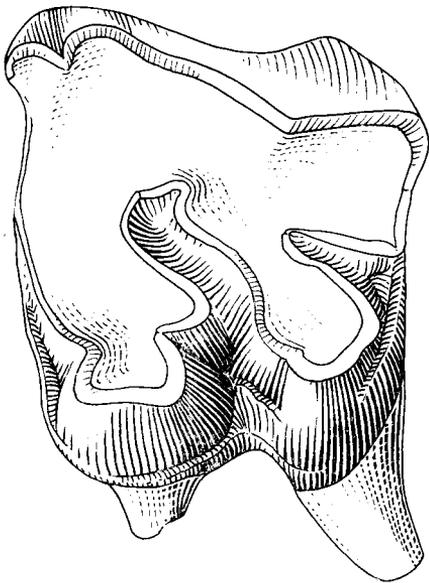
16



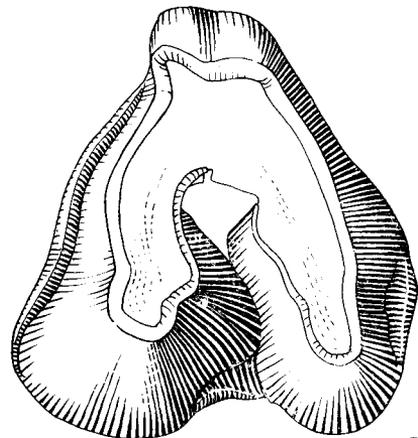
17



18



19



20

FIG. 14-20. — *Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis*. 14, I<sup>1</sup> gauche (BEI 195), face externe ; 15, P<sup>2</sup> gauche (Bbx 616) ; 16, P<sup>2</sup> droite (Bbx 631) ; 17, P<sup>3</sup> gauche (Bbx 627) ; 18, P<sup>4</sup> gauche (Bbx 608) ; 19, M<sup>2</sup> gauche (BEI 114) ; 20, M<sup>3</sup> gauche (Bbx 641). Faces occlusales. (G.N.)

P<sup>2</sup> est subcarrée. La muraille externe est peu ondulée mais présente, sur l'échantillon Bbx 631, un angle net au niveau de la séparation entre paracône et métacône. Le protolophe et le métalophe sont bien développés. Ils forment deux lobes parallèles, légèrement inclinés par rapport à un axe transversal. L'antécrochet est large et il existe, du moins le voit-on sur le spécimen le moins usé (Bbx 631), un début de crista. Le cingulum interne est bien développé, comme chez *Brachypotherium lemanense* et *Br. aginense*.

La P<sup>3</sup> est plus allongée transversalement que la dent précédente et la P<sup>4</sup> plus encore que la P<sup>3</sup>. Ce point mis à part, les deux dents offrent les mêmes caractéristiques. Sur les deux, l'ectolophe est légèrement ondulé, et marqué seulement d'une petite carène au niveau du paracône. Le parastyle est bien développé. Le protolophe est plus long que le métalophe. Sur ce dernier, l'hypocône forme avec le métaconule un angle vif à la pointe duquel se détache un crochet mince et allongé, bien visible sur les dents vierges. La vallée centrale est relativement large, et le cingulum basal interne net mais assez mince. Tous ces traits anatomiques se retrouvent sur les dents correspondantes du beau crâne de Neuville-aux-Bois figuré par MAYET (1908, pl. I, fig. 2). Ces caractéristiques sont les mêmes que chez *Brachypotherium lemanense* hormis le cingulum interne qui est ici beaucoup plus mince.

Les deux premières molaires supérieures sont subcarrées. Leur face externe est relevée en aile au niveau de la base et de l'arrière du métacône, le paracône y forme une forte côte. Le parastyle est bien développé, quoique plus petit que le paracône. Les deux loches internes sont bien développés, parallèles et sensiblement de même importance. Comme sur les deux dernières prémolaires, l'hypocône forme avec le métaconule un angle vif à la pointe duquel se détache le crochet. Une petite crista est visible sur les dents fraîches. L'antécrochet est fort et la vallée centrale très sinueuse. A l'extrémité linguale du protolophe, un étranglement net tend à isoler le protocône. Cet étranglement est bien visible sur les dents usées. Sur les dents fraîches, il n'est repérable qu'à la base du protolophe. Enfin, il n'existe ni sur M<sup>1</sup> ni sur M<sup>2</sup> la moindre trace de cingulum labial.

La M<sup>3</sup> est simple. Sa vallée centrale est large et profonde. Il existe un crochet faible, un antécrochet, un étranglement au niveau du protocône, et, à l'arrière, un reste de cingulum.

#### *Dentition lactéale supérieure*

La D<sup>2</sup> est très caractéristique par sa morphologie. Quatre fortes côtes ornent la face externe : une correspondant au parastyle, une au paracône, une, la plus marquée, intermédiaire entre les deux tubercules externes, enfin la dernière pour le métacône. Le protolophe est très couché vers l'arrière tandis que le métalophe suit un axe transversal. Il existe une petite crista, un petit crochet et un reste de cingulum interne. Toutes ces caractéristiques se retrouvent sur la D<sup>2</sup> du *Brachypotherium aurelianense* d'Artenay, ainsi que sur le *Brachypotherium aginense* de Montaigne-le-Blin figuré par VIRET (1929, pl. 27, fig. 1). Chez *Brachypotherium brachypus*, la muraille externe est beaucoup moins fortement costelée.

La D<sup>3</sup> est une dent au profil occlusal plus carré que la D<sup>2</sup>, par suite de l'élargissement considérable de la partie linguale. Elle est, cependant, de proportion plus allongée que les deux premières molaires. Sa muraille externe est marquée par les deux très forts reliefs du parastyle et du paracône, ainsi que par la présence d'une forte côte au niveau du méta-

cône. Entre ces deux derniers reliefs (paracône et métacône), la surface de l'ectolophe est légèrement bombée. En arrière du métacône, l'ectolophe se relève en aile. Il existe aussi un reste de cingulum labial au pied du métacône. Le protolophe et le métalophe sont allongés, bien séparés l'un de l'autre, et inclinés vers l'arrière. La vallée centrale est large. L'antécrochet est important, le crochet allongé vers l'avant. La crista est nette et tend à rejoindre le crochet.

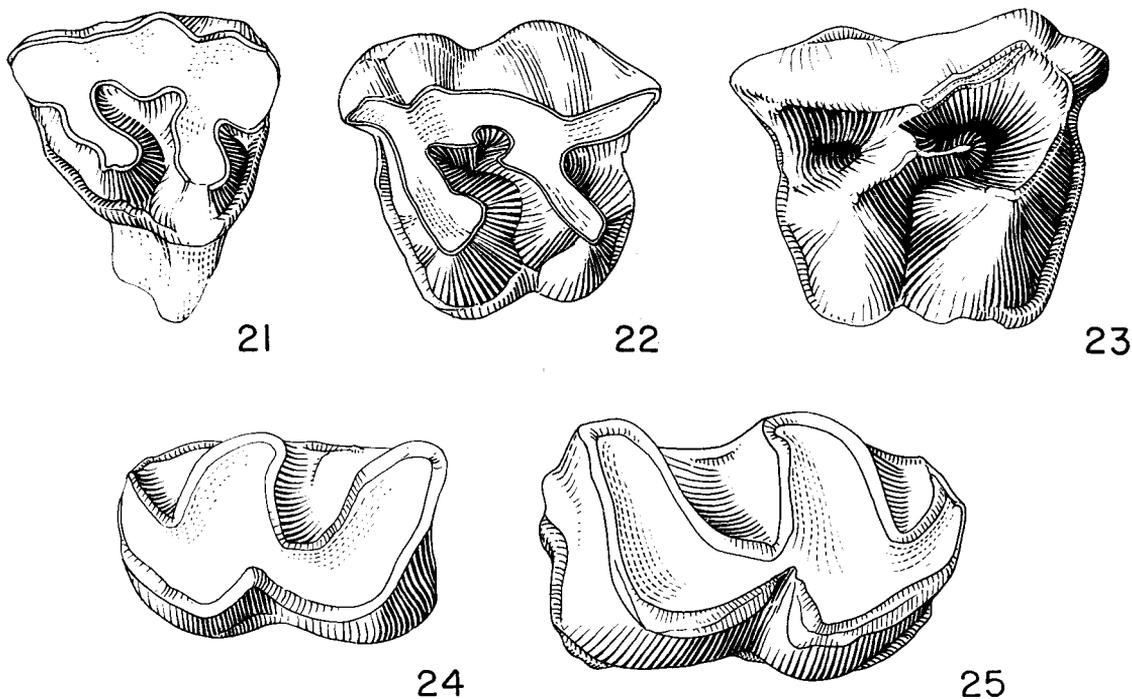


FIG. 21-25. — *Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis*. 21, D<sup>2</sup> gauche (Bbx 636) ; 22, D<sup>3</sup> gauche (Bbx 603) ; 23, D<sup>4</sup> droite (Bbx 643) ; 24, M<sub>1</sub> (?) gauche (BEI 273) ; 25, M<sub>3</sub> droite (BEI 172). Faces occlusales. (G.N.)

La D<sup>4</sup> est un peu plus allongée que la D<sup>3</sup>. L'ectolophe est moins sinueux : le parastyle est aussi fort mais le paracône est un peu moins marqué et surtout la côte qui marquait, sur D<sup>3</sup>, l'emplacement du métacône a entièrement disparu. Par contre, le léger bombement déjà signalé sur D<sup>3</sup> entre le paracône et le métacône est visible ici, ainsi que le reste de cingulum externe au pied du métacône. Les deux lophes linguaux (protolophe et métalophe) sont comme sur D<sup>3</sup> dirigés vers l'arrière et bien séparés l'un de l'autre. L'antécrochet est large, le crochet mince, allongé et dirigé bien antéro-postérieurement, tandis que la crista est à peine indiquée. La D<sup>4</sup> du *Brachypothère* de Chilleurs-aux-Bois et d'Artenay a les mêmes caractéristiques et les mêmes dimensions.

### *Dentition inférieure*

L'incisive inférieure est longue, de section subtriangulaire, avec un angle très aigu sur le bord mésial et un angle moins aigu au bord distal. La face occlusale (ici linguale) est lisse et concave. La face labiale (ou inférieure, ou externe) montre un bel arrondi, comme sur les pièces du *Brachypotherium aurelianensis* d'Artenay. La taille est aussi la même.

Les dents jugales sont plutôt courtes et trapues. Leur structure est simple : un métalophide que suit un hypolophide. Sur la face externe, un fort sillon vertical ou subvertical marque la rencontre de la branche antérieure de l'hypolophide sur la branche postérieure du métalophide. Ce dernier est formé de deux branches bien orthogonales entre elles. Celles de l'hypolophide forment entre elles un angle légèrement plus ouvert.

### *Dentition lactéale inférieure*

Une dent jugale inférieure de lait a été récoltée. C'est la pièce BEI 248. Son allongement, la minceur de son émail, l'importance du paraconide et le léger sillon qui, au fond de la fosse trigonide, marque la séparation du protoconide et du métaconide sont assez caractéristiques. Les proportions, en particulier sa largeur, et la faible longueur de son trigonide en font nettement une D<sub>4</sub>. Elle ne semble pas différer de celles du *Brachypotherium aurelianensis* d'Artenay.

## RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Comme on vient de le voir, le grand Rhinocerotidé des Beilleaux ne se sépare pas de celui d'Artenay. Celui de Chilleurs-aux-Bois, celui de Neuville-aux-Bois lui sont aussi identiques. La seule différence un peu notable est la plus grande force de cingulum interne sur la P<sup>2</sup> des Beilleaux, que l'on pourrait prendre pour un caractère archaïque. Mais les deux autres grandes prémolaires supérieures, P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>, nous ont montré un cingulum pas plus développé sinon même plus mince qu'à Artenay et Neuville et l'on sait que même cet élément peut avoir un développement inconstant. Sur le beau matériel de *Brachypotherium aginense* de Laugnac étudié par REPELIN (1917), on voit que ce cingulum est plus ou moins bien développé sur la P<sup>4</sup>, et peut même disparaître au pied tant du protocône que de l'hypocône. On ne peut donc conclure à un certain archaïsme chez notre Brachypothère des Beilleaux, que nous ne séparerons en rien de ceux de celui de la partie inférieure et moyenne des sables de l'Orléanais.

Un dernier point se pose, celui de la désignation supraspécifique. Le *Rh. aurelianensis* Nouel fut d'abord attribué au genre américain *Teleoceras* par OSBORN (1900), que suivirent STEHLIN (1907) et MAYET (1908). Mais ROGER ayant créé dès 1904 le terme *Brachypotherium* pour le grand Teleocératiné européen, il fut suivi par la majorité des auteurs qui attribuèrent désormais l'espèce de NOUEL à ce genre (STEHLIN, 1925 ; ROMAN et VIRET, 1934 ; etc.). Cependant, il apparut que le *Brachypotherium aurelianensis* de l'Orléanais n'était peut-être pas l'ancêtre du *Brachypotherium brachypus* qui le remplace à partir du niveau de Baigneaux. Il semble bien que ce point de vue soit exact. Mais les deux espèces sont encore si proches que nous trouvons préférable de les inclure dans le même genre et

de distinguer seulement deux sous-genres. C'est ce qu'a fait récemment GINSBURG (1980) en prenant le nom de *Brachydiceratherium* créé comme sous-genre par LAVOCAT en 1951 pour l'*Aceratherium lemanense*. Il s'est avéré depuis, grâce aux découvertes de DE BONIS dans l'Agenais, que cette dernière espèce était un Teleoceratinae et était considérée comme le prédécesseur et ascendant direct du *Br. aurelianensis*. Le nom de *Brachydiceratherium* devrait donc s'appliquer au grand Teleoceratidae de l'Orléanais. Mais DIETRICH avait auparavant décrit sous le nom de *Diaceratherium tomerdingensis* des restes d'un grand Rhinocerotidae retirés d'une fente karstique d'âge aquitainien à Tomerdingen. Et il s'avère que ces pièces doivent rentrer dans l'espèce *lemanense*, ainsi que l'a correctement indiqué DE BONIS (1973 : 124). On connaît en particulier à Tomerdingen les séries D<sup>1</sup>-D<sup>4</sup> et P<sup>1</sup>-M<sup>2</sup>, quelques molaires inférieures, ainsi qu'un nasal et deux métapodes. Tous les caractères sont ceux des espèces *aginense* et *aurelianensis*. Les prémolaires et les deux premières molaires supérieures ne se départagent en particulier pas de celles des Beilleaux par leurs structures essentielles. Les prémolaires ont même un bourrelet cingulaire lingual faiblement développé, et les dents lactéales sont presque superposables à celles des Beilleaux. Le nom supraspécifique doit bien être le même. HEISSIG (1973) va même plus loin : il rétablit à *Diaceratherium* son statut générique.

#### CONCLUSION

Cette courte étude a permis d'identifier avec précision les Rhinocerotidés des Beilleaux. Deux formes seulement sont représentées : *Protaceratherium minutum* (Cuvier) et *Brachyotherium (Diaceratherium) aurelianense* (Noël).

Il est à noter que ce sont les seuls Périssodactyles connus dans le gisement. Aucun reste attribuable à un Anchithère ou un Tapir n'a été retrouvé. A noter aussi la pauvreté du gisement en espèces de Rhinocerotidés. DE BONIS signale quatre espèces présentes de Rhinocerotidés à Paulhiac, et quatre à Laugnac. Ces deux gisements emplis de marnes correspondent à des mares plus ou moins temporaires où des conditions de piégeage des animaux ont duré assez longtemps. Il en est de même pour le gisement de Sansan, où l'on connaît aussi quatre Rhinocerotidés et où les sédiments, argilo-marneux, évoquent un bord de lac assez permanent. Par contre, dans les gisements fluviatiles, les apports détritiques sont brusques et intermittents ; les restes d'animaux sont transportés aux périodes de crues. La faune représentée ne correspond en général qu'à une fraction moins importante de la faune vivant à cette époque. C'est seulement un coup de filet lancé sur les bords des fleuves. C'est le cas des différents gisements des sables de l'Orléanais. Il semble qu'on puisse étendre la généralisation au cas des Beilleaux.

#### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABEL, O., 1910. — Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotidae Europas. *Abh. K. K. geol. Reich., Wien*, 20 : 1-52.
- ANTUNES, M., & L. GINSBURG, — Les Rhinocerotidae du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléogéographie, valeur stratigraphique. *Mém. Univ. Nova Lisboa, Ciências da Terra* (sous presse).

- ASTRE, G., 1925. — Le plus ancien Cératorhiné connu en Europe. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **25** : 383-389.
- BONIS, L. DE, 1973. — Contribution à l'étude des Mammifères de l'Aquitain de l'Agenais. Rongeurs-Carnivores-Périssodactyles. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, n.s., C, **28** : 1-192.
- COLLIER, A., et J. HUIN, 1979. — Découverte d'un gisement d'âge burdigalien inférieur dans des sables sous-jacents aux Faluns de Touraine. Étude de la faune de Rongeurs et intérêt biostratigraphique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **289** : 249-252.
- CUVIER, G., 1822. — Recherches sur les ossements fossiles. 2<sup>e</sup> édit., Paris.
- DIETRICH, W. O., 1931. — Neue Nashornreste aus Schwaben (*Diaceratherium tomerdingensis* n. g., n. sp.). *Z. Säugetierk.*, **6** (5) : 203-220.
- FAHLBUSCH, V., 1976. — Report on the international Symposium on mammalian stratigraphy of the European Tertiary. *News Stratigr.*, **5** (2-3) : 160-167.
- GINSBURG, L., 1975. — Une échelle stratigraphique continentale pour l'Europe occidentale et un nouvel étage : l'Orléanien. *Bull. Natur. Orléan.*, 3<sup>e</sup> sér., **18** : 1-11.
- 1980. — *Hyainailouros sulzeri*, Mammifère Créodonte du Miocène d'Europe. *Annls Paléontol.*, **66** (1) : 1-55.
- GINSBURG, L., J. HUIN, et J.-P. LOCHER, 1981. — Les Carnivores du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4<sup>e</sup> sér., **3**, C, (2) : 183-194.
- HEISSIG, K., 1969. — Die Rhinocerotidae (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Geimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. *Bayern. Akad. Wiss., München*, N.F., **138** : 1-133.
- 1972. — Die obermiozäne Fossil-Lagerstätte Sandelzhausen. 5. Rhinocerotidae (Mammalia). Systematik und Ökologie. *Mitt. bayer. Staatsamml. Paläont. hist. Geol.*, München, **12** : 57-81.
- 1973. — Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). In « Säugetierkunden Mitteilungen », BLV Verlags., München, **40** (1) : 25-30.
- LAVOCAT, R., 1951. — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. Science et Avenir édit., Paris, p. 1-153.
- MAYET, L., 1908. — Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Annls Univ. Lyon*, n.s., **24** : 1-336.
- NOUEL, A., 1866. — Mémoire sur un nouveau Rhinocéros fossile. *Mém. Soc. Agric. Sci., Orléans*, **7** : 1-13.
- OSBORN, H. F., 1900. — Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **13** : 229-268.
- REPELIN, J., 1917. — Les Rhinocérotidés de l'Aquitain supérieur de l'Agenais (Lagnac). *Annls Mus. Hist. nat. Marseille*, **16** : 1-45.
- ROMAN, F., 1907. — Le Néogène continental dans la basse vallée du Tage (rive droite). *Mém. Servs géol. Port.*, 1-88.
- 1911. — Les Rhinocérotidés de l'Oligocène d'Europe. *Archs Mus. Lyon*, **11** : 1-92.
- 1924. — Contribution à l'étude de la faune de Mammifères des Littorinenkalk (Oligocène supérieur) du bassin de Mayence. *Trav. Lab. Géol. Univ. Lyon*, **7** (6) : 1-54.
- ROMAN, F., et J. VIRET, 1934. — La faune de Mammifères du Burdigalien de la Romieu (Gers). *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s., **9** (2-3), n<sup>o</sup> 21, 1-67.
- STEHLIN, H. G., 1907. — Notices paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des bassins de la Loire et de l'Allier. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 4<sup>e</sup> sér., **7** : 525-550.
- 1925. — Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois à l'École de Pont-Levoy (Loir-et-Cher). *Bull. Soc. Hist. nat. Anthropol. Loir-et-Cher*, **18** : 77-274.
- VIRET, J., 1929. — La faune de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. *Annls Univ. Lyon*, n.s., **47** : 1-328.