



HAL
open science

Alicornops (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques

Pierre-Olivier Antoine, Francis Duranthon, Jean-Loup Welcomme

► **To cite this version:**

Pierre-Olivier Antoine, Francis Duranthon, Jean-Loup Welcomme. Alicornops (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques. *Geodiversitas*, 2003. hal-03450435

HAL Id: hal-03450435

<https://hal.umontpellier.fr/hal-03450435v1>

Submitted on 26 Nov 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

***Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques**

Pierre-Olivier ANTOINE

Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution, Université Montpellier 2,
case courrier 64, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
Adresse actuelle : Équipe Géodynamique, Laboratoire des mécanismes de transfert en Géologie,
Université Paul Sabatier, 38 rue des 36 ponts, F-31400 Toulouse (France)
poa@lmtg.ups-tlse.fr

Francis DURANTHON

Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse, 27 rue Bernard Délicieux,
F-31200 Toulouse (France)
francis.duranthon@mairie-toulouse.fr

Jean-Loup WELCOMME

Laboratoire de Paléontologie, Institut des Sciences de l'Évolution, Université Montpellier 2,
case courrier 64, place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier cedex 05 (France)
welcomme@isem.univ-montp2.fr

Antoine P.-O., Duranthon F. & Welcomme J.-L. 2003. — *Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques. *Geodiversitas* 25 (3) : 575-603.

RÉSUMÉ

Une rangée dentaire inférieure de rhinocérotidé découverte dans le gisement miocène de Sartaa (Collines Bugti, Balouchistan, Pakistan) est rapprochée de « *Chilotherium intermedium* » *complanatum* Heissig, 1972. L'attribution douteuse de ce taxon au genre *Chilotherium* Ringström, 1924, par ailleurs d'affinités controversées, conduit les auteurs à effectuer une analyse phylogénétique. Celle-ci se fonde sur 282 caractères morphologiques contrôlés chez 32 espèces de périssodactyles cératomorphes, parmi lesquelles les cinq rhinocéros actuels et un/des représentant(s) de chaque taxon supragénérique reconnu chez les Rhinocerotidae. Le consensus strict des six arbres également parcimonieux (IC = 0,2639 ; IR = 0,4745) est de la forme [[Elasmotheriini [Menoceratina, Elasmotheriina]], [Rhinocerotinae [Rhinocerotini [Rhinocerotina, Teleoceratina, Aceratheriina]]]]. L'espèce *Pleuroceros pleuroceros* (Duvernoy, 1853) est pour la première fois intégrée aux Rhinocerotina. Les Aceratheriina eurasiatiques regroupent les genres *Aceratherium* Kaup, 1832, *Chilotherium*, *Acerorhinus* Kretzoi, 1942, *Alicornops* Ginsburg & Guérin, 1979 et *Hoploaceratherium* Ginsburg & Heissig, 1989. Le nouveau binom *Alicornops complanatum* n. comb. est proposé pour « *Chilotherium intermedium* » *complanatum*, groupe-frère de l'espèce type *Alicornops simorreense*

MOTS CLÉS

Mammalia,
Aceratheriina,
Rhinocerotidae,
Alicornops complanatum n. comb.,
Miocène,
Collines Bugti,
Pakistan,
phylogénie,
biostratigraphie.

(Lartet, 1837) dans l'arbre de consensus. C'est la première mention du genre *Alicornops* en Asie du sud. La forme « *Chilotherium intermedium* » *intermedium* (Lydekker, 1884) est quant à elle rapportée aux Teleoceratina. Enfin, l'espèce « *Alicornops* » *alfambrense* Cerdeño & Alcalá, 1989, du Miocène supérieur d'Europe occidentale, est attribuée avec réserve au genre *Acerorhinus*, jusqu'alors uniquement reconnu en Europe orientale et en Asie. Les grands mammifères présents à Sartaaf permettent de rapporter ce gisement au Miocène supérieur (MN10-13 ; ≈ 9,4-6 Ma) par corrélation avec la faune de la Formation Dhok Pathan des Siwaliks du Nord Pakistan.

ABSTRACT

Alicornops (Mammalia, Rhinocerotidae) in the late Miocene of the Bugti Hills (Baluchistan, Pakistan): phylogenetical implications.

A lower tooth row from the Miocene locality of Sartaaf (Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan) bears close affinities with the rhinocerotid “*Chilotherium intermedium*” *complanatum* Heissig, 1972. The doubtful generic assignment to *Chilotherium* Ringström, 1924, which affinities are controversial, leads the authors to perform a phylogenetical analysis. The latter is based upon 282 morphological characters controlled in 32 ceratomorph perissodactyl species, among which the five living rhinos, and one/several representative(s) of each suprageneric taxon among Rhinocerotidae. Six equally parsimonious trees are obtained (CI = 0.2639; RI = 0.4745). The topology of the strict consensus tree is [[Elasmotheriini [Menoceratina, Elasmotheriina]], [Rhinocerotinae [Rhinocerotini [Rhinocerotina, Teleoceratina, Aceratheriina]]]]. The Rhinocerotina include *Pleuroceros pleuroceros* (Duvernoy, 1853) while Eurasian Aceratheriina include *Aceratherium* Kaup, 1832, *Chilotherium*, *Acerorhinus* Kretzoi, 1942, *Alicornops* Ginsburg & Guérin, 1979, and *Hoploaceratherium* Ginsburg & Heissig, 1989. *Alicornops complanatum* n. comb. is proposed as a new binomen for “*Chilotherium intermedium*” *complanatum*, sister group of the type species *Alicornops simorreense* (Lartet, 1837) in the consensus tree. This is the first occurrence of *Alicornops* in South Asia. “*Chilotherium intermedium*” *intermedium* (Lydekker, 1884) is included within the Teleoceratina. The species “*Alicornops*” *alfambrense* Cerdeño & Alcalá, 1989, from the late Miocene of western Europe, is doubtfully referred to *Acerorhinus*, which geographical range was so far restricted to eastern Europe and Asia. A late Miocene age (MN10-13; ≈ 9.4-6 Ma) is estimated for the Sartaaf locality, owing to biochronological correlations with the Dhok Pathan Formation of the Middle Siwaliks of Pakistan.

KEY WORDS

Mammalia,
Aceratheriina,
Rhinocerotidae,
Alicornops complanatum n. comb.,
Miocene,
Bugti Hills,
Pakistan,
phylogeny,
biostratigraphy.

INTRODUCTION

Les Collines Bugti, au centre du Pakistan (Fig. 1), comptent parmi les régions les plus riches au monde en vertébrés continentaux tertiaires. Les restes abondants récoltés dans les années 1880-1900 témoignent d'une exceptionnelle diversité faunique (Lydekker 1881, 1884, 1886 ; Pilgrim 1908, 1910, 1912 ; Forster-Cooper 1934). En

raison de guerres tribales incessantes, l'accès à cette région très instable a été interdit aux étrangers dès 1910. Il a fallu attendre 1995 pour qu'une expédition paléontologique soit à nouveau autorisée à se rendre sur place. Celle-ci associait le Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, le Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse et l'Université du Balouchistan à Quetta (Welcomme *et al.* 1997, 1999, 2001).

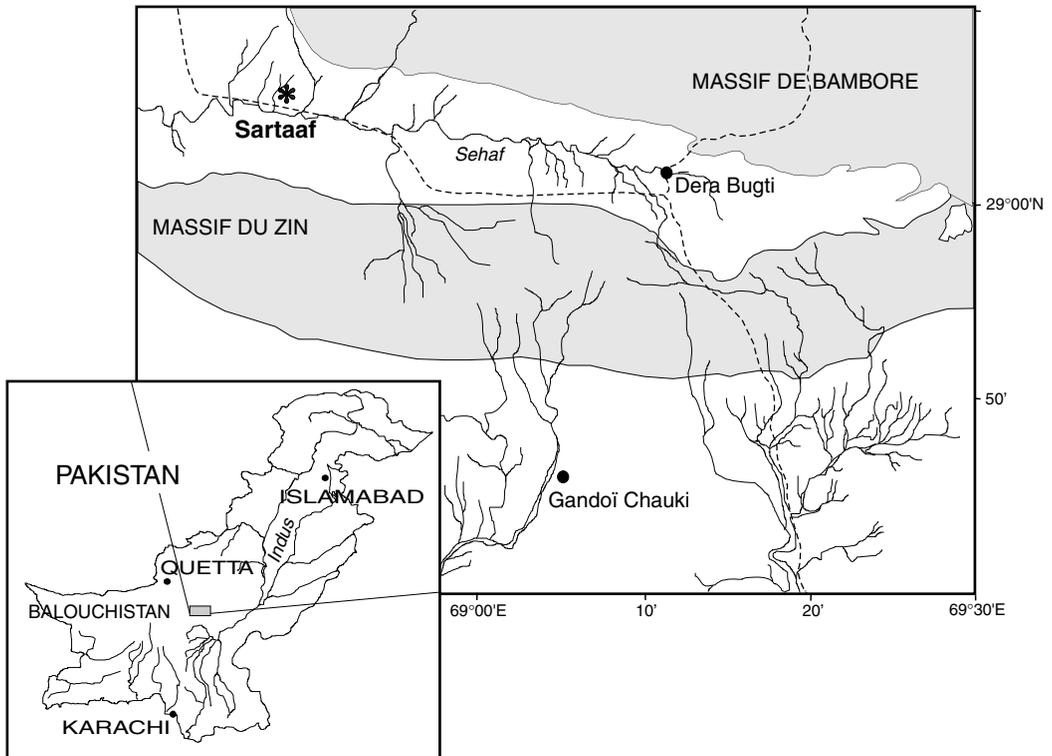


Fig. 1. — Localisation du gisement de Sartaaif (Collines Bugti, Balouchistan, Pakistan).

Les nombreuses découvertes effectuées depuis par la Mission paléontologique française au Balouchistan (MPFB) ont notamment permis d'identifier 12 niveaux à vertébrés étagés de l'Éocène moyen jusqu'au Miocène supérieur. Ces missions ont également prouvé la présence de dépôts oligocènes fluvio-deltaïques intercalés entre les formations marines carbonatées éocènes et les dépôts continentaux miocènes (Welcomme *et al.* 1999, 2001 ; Marivaux *et al.* 2001), ainsi que l'avaient déjà avancé Welcomme & Ginsburg (1997) à l'examen des anciennes collections. Parmi les mammifères récoltés depuis 1995, les rhinocérotoïdes sont particulièrement abondants et diversifiés (Antoine & Welcomme 2000). Présents en grand nombre dans tous les niveaux fossilifères, ils jouent un rôle prépondérant dans les corrélations stratigraphiques à l'échelle du bassin dans le Tertiaire des Collines Bugti (Welcomme *et al.* 2001).

Au nord-ouest de Dera Bugti, la série miocène s'enrichit vers le haut avec la présence de niveaux conglomératiques. Ces derniers ont pu être rapportés au Miocène supérieur grâce à une faune de grands mammifères découverte en 1995 à Sartaaif (Figs 1 ; 2). La liste faunique provisoire de Sartaaif, proposée par Welcomme *et al.* (1997) et Welcomme & Ginsburg (1997), était la suivante :

- Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811
 - Superfamille ELEPHANTOIDEA Gray, 1821
 - Elephantoidea indet.
- Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848
 - Superfamille RHINOCEROTOIDEA Owen, 1845
 - Rhinocerotidae indet.
 - Superfamille EQUOIDEA Gray, 1821
 - Hipparion* sp.
- Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848
 - Superfamille GIRAFFOIDEA Gray, 1821
 - Giraffidae indet. cf. *Bramatherium* Falconer, 1845

TABLEAU 1. — Modalités de contrôle des états de caractères pour les taxons terminaux n'apparaissant pas dans Antoine (2003). La colonne « Observation directe » renseigne sur le lieu de conservation des spécimens examinés. Abréviations : **AMNH**, American Museum of Natural History, New York ; **BSP**, Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, Munich ; **MHNL**, Muséum d'Histoire naturelle de Lyon ; **MHNT**, Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse ; **MNHN**, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ; **NHM**, Natural History Museum, Londres ; **UCBL**, Université Claude-Bernard Lyon-Villeurbanne 1.

Taxon terminal	Contrôle des caractères	
	Observation directe	Bibliographie
<i>Subhyracodon occidentale</i> (Leidy, 1851)	–	Scott 1941 ; Prothero 1998
<i>Lartetotherium sansaniense</i> (Lartet, 1837)	MHNT ; MNHN ; NHM	Klaits 1973 ; Guérin 1980
<i>Gaiotherium browni</i> Colbert, 1934	AMNH	Colbert 1934 ; Heissig 1972
<i>Pleuroceros pleuroceros</i> (Duvernoy, 1853)	MHNL ; UCBL	Duvernoy 1853 ; Bonis 1973
<i>Acerorhinus zernowi</i> (Borissiak, 1914)	–	Borissiak 1914, 1915
<i>Chilotherium anderssoni</i> Ringström, 1924	–	Ringström 1924
<i>Hoploacetherium tetradactylum</i> (Lartet, 1851)	MHNT ; MNHN ; UCBL	Klaits 1973 ; Guérin 1980 ; Ginsburg & Heissig 1989
<i>Aceratherium incisivum</i> Kaup, 1832	MHNT ; MNHN	Kaup 1832 ; Guérin 1980 ; Hünermann 1989
<i>Alicornops simorreense</i> (Lartet, 1851)	MHNT ; MNHN ; NHM	Guérin 1980 ; Cerdeño & Sánchez 2000
« <i>Alicornops</i> » <i>alfambrense</i> Cerdeño & Alcalá, 1989	–	Guérin 1980 ; Cerdeño 1989, 1990, 1997 ; Cerdeño & Alcalá 1989
« <i>Chilotherium intermedium</i> » <i>intermedium</i> (Lydekker, 1884)	–	Lydekker 1884 ; Colbert 1935 ; Heissig 1972
« <i>C. i.</i> » <i>complanatum</i> Heissig, 1972	MNHN-MHNT	Heissig 1972
<i>Diaceratherium aginense</i> (Répelin, 1917)	MHNT ; MNHN ; UCBL	Répelin 1917 ; Bonis 1973
« <i>Aprotodon</i> » <i>fatehjangense</i> (Pilgrim, 1910)	BSP ; MNHN-MHNT	Heissig 1972

Le présent article consiste en la description des restes de rhinocérotidé de Sartaaf, récoltés en 1997. Si l'identité spécifique des spécimens concernés ne pose aucun problème, il n'en est en revanche pas de même pour leur attribution générique, voire supragénérique. C'est la raison pour laquelle nous avons entrepris une analyse phylogénétique qui inclut la majorité des genres de rhinocérotidés connus dans le Néogène d'Eurasie.

IC indice de cohérence ;
 IR indice de rétention ;
 ant antérieur(e) ;
 d. droit(e) ;
 g. gauche ;
 H hauteur de la couronne ;
 l largeur ;
 L longueur ;
 Mc métacarpien ;
 Mt métatarsien ;
 post postérieur(e).

ABRÉVIATIONS

AMNH American Museum of Natural History, New York ;
 BSP Bayerische Staatssammlung für Paläontologie, Munich ;
 IMC Indian Museum, Calcutta ;
 IVAU Instituut voor Aardwetenschappen, Utrecht ;
 MHNT Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse ;
 MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
 NHM Natural History Museum, Londres ;
 SMF Forschungsinstitut und Naturmuseum Senckenberg, Frankfurt am Main ;
 UCBL Université Claude-Bernard Lyon-Villeurbanne 1 ;

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL

Le matériel décrit ici correspond à une seule série dentaire jugale inférieure. Toutes les dents, récoltées dans un état très fragmentaire sur le terrain, ont été restaurées en laboratoire. Les spécimens appartiennent au MNHN ; ils sont actuellement conservés au MHNT. Le matériel de comparaison et le mode de contrôle des caractères – observation directe et/ou littérature, lieux de conserva-

L'échantillonnage taxinomique répond à la logique suivante : en premier lieu, l'espèce type du genre type de chaque taxon supragénérique classiquement reconnu chez les Rhinocerotidae a été intégrée dans l'analyse – *Aceratherium incisivum* Kaup, 1832 pour les acérathériinés, *Teleoceras fossiger* (Cope, 1873) pour les téléocératinés, *Diceratherium armatum* Marsh, 1875 pour les dicérathériinés, *Trigonias osborni* pour les trigoniadinés et *Menoceras arikareense* (Barbour, 1906) pour les ménocératinés. Pour les élasmothériinés, nous avons choisi *Hispanotherium (Aegycitherium) beonense* (Antoine, 1997), du Miocène inférieur de France, et *Bugtirhinus praecursor* Antoine & Welcomme, 2000, du Miocène inférieur du Pakistan, plus caractéristiques du morphotype ancestral du groupe que le très évolué *Elasmotherium sibiricum* Fischer, 1809 du Pléistocène d'Eurasie.

Par ailleurs, l'examen morphologique sommaire des éléments de Sartaaf décrits ici indique qu'il s'agit vraisemblablement d'un acérathériiné. Aussi, avons-nous décidé de représenter ce groupe par *Alicornops simorreense* (Lartet, 1851), *Hoploaceratherium tetradactylum* (Lartet, 1851) et *Acerorhinus zernowi* (Borissiak, 1914), espèces types des genres eurasiatiques miocènes *Acerorhinus* Kretzoi, 1942, *Alicornops* Ginsburg & Guérin, 1979 et *Hoploaceratherium* Ginsburg & Heissig, 1989.

L'échantillonnage taxinomique a également été étoffé pour les Rhinocerotinae Gray, 1821 par rapport à l'analyse d'Antoine (2002), de manière à améliorer la pertinence des relations phylogénétiques entre Rhinocerotina Gray, 1821, *Aceratheriina* Dollo, 1885 et *Teleocerotina* Hay, 1902 : l'analyse inclut ainsi les cinq espèces actuelles de rhinocéros, dont *Rhinoceros unicornis* Linné, 1758, de même que les rhinocerotinés *Lartetotherium sansaniense* (Lartet, 1837) et *Gaindatherium browni* Colbert, 1934, et les téléocératinés *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837), *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900), *Aprotodon fatehjangense* (Pilgrim, 1910) et *Diaceratherium aginense* (Répelin, 1917). Toutes ces espèces sont connues dans le Miocène inférieur et/ou moyen d'Eurasie. Les affinités

controversées de *Protaceratherium minutum* (Cuvier, 1822), de *Subhyracodon occidentale* (Leidy, 1851) et de *Pleuroceros pleuroceros* (Duvernoy, 1853) – acérathériiné(s), dicérathériiné(s) et/ou ménocératiné(s) ? – expliquent leur présence dans l'analyse.

De même, le genre *Chilotherium* Ringström, 1924, du Miocène supérieur d'Eurasie, appartient aux téléocératinés selon certains auteurs (Ringström 1924 ; Cerdeño 1995, 1996). Pour d'autres (Heissig 1972, 1989, 1996, 1999 ; Prothero *et al.* 1986 ; Prothero & Schoch 1989 ; McKenna & Bell 1997), les chilothères sont en réalité des acérathères aux extrémités raccourcies indépendamment d'une histoire commune avec les téléocératinés. C'est pour apporter une réponse argumentée que l'espèce type du genre, *C. anderssoni* Ringström, 1924, a été incluse dans l'analyse. Il en est de même avec « *Alicornops* » *alfambrense* Cerdeño & Alcalá, 1989, du Miocène supérieur d'Europe occidentale, essentiellement connue par des éléments du squelette postcrânien (Cerdeño 1989, 1990), et dont une partie de l'hypodigme avait précédemment été rapportée à un téléocératiné (« cf. *Prosantorhinus* sp. » de Montredon ; Guérin 1980, 1988).

Pour finir, nous avons intégré « *Chilotherium intermedium* » *complanatum* Heissig, 1972 et « *C. i.* » *intermedium* (Lydekker, 1884) comme deux séries distinctes dans l'analyse, afin de préciser leurs affinités phylogénétiques respectives.

L'arrangement supragénérique des Rhinocerotidae découle de l'interprétation en termes de classification de la topologie de l'arbre de consensus strict (Fig. 4). Le découpage obtenu est très proche de celui proposé par Antoine (2002, 2003). Les diagnoses émendées correspondent pour l'essentiel à la liste des synapomorphies non ambiguës – pour les clades nommés (Tableau 6) – et à celle des autapomorphies – pour les taxons terminaux. Sauf mention contraire, les dimensions sont établies suivant le protocole de Guérin (1980) et données en mm. Les dents supérieures sont indiquées par des lettres capitales (I, C, P, M, D) et les dents inférieures par des lettres minuscules (i, c, p, m, d).



FIG. 3. — *Alicornops complanatum* (Heissig, 1972) n. comb., rangée dentaire inférieure gauche, avec p2-m3 (MNHN-MHNT Pak 1606), Sartaaf, Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan); **A**, vue occlusale; **B**, vue labiale. Échelle : 2 cm.

SYSTÉMATIQUE

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille RHINOCEROTIDAE Gray, 1821

Sous-famille RHINOCEROTINAE Gray, 1821

Tribu RHINOCEROTINI Gray, 1821

Sous-tribu ACERATHERIINA Dollo, 1885

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Rhinocerotidés inermes dont le processus zygomaticus maxillari est projeté latéralement dans sa partie antérieure. Le processus posttympanicus est peu développé, les i2 divergentes, le métalophe étranglé sur P2-4; le cingulum postérieur est très haut et en éperon sur la M3; l'ectolophide de d2 présente un sillon antérieur; les facettes pour le pyramidal et le cinquième métacarpien sont généralement séparées sur l'unciforme.

Genre *Alicornops* Ginsburg & Guérin, 1979

ESPÈCE TYPE. — *Alicornops simorreense* (Lartet, 1851), désignée à partir de *Rhinoceros simorreensis* Lartet, 1851 comme espèce type du sous-genre *Aceratherium* (*Alicornops*) Ginsburg & Guérin, 1979 dans l'article original (Ginsburg & Guérin 1979 : 115).

AUTRE ESPÈCE ATTRIBUÉE AU GENRE. — *A. complanatum* (Heissig, 1972) n. comb.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Aceratheriina de faibles dimensions dotés d'un corpus mandibulae à base convexe; cément coronaire présent en quantité faible sur les dents jugales; protocône plus faiblement développé que l'hypocône sur P2; antécrochet toujours présent

sur les molaires supérieures; trigonide anguleux et talonide formant un dièdre aigu sur les dents jugales inférieures; molaires inférieures exemptes de cingulum lingual; insertion du m. biceps brachii formant une profonde dépression sur le radius.

Alicornops complanatum (Heissig, 1972) n. comb.
(Fig. 3)

Chilotherium intermedium complanatum Heissig, 1972 : 61-71; pl. 7, figs 12, 13; pl. 8, figs 1-3; pl. 9, fig. 1. — Welcomme *et al.* 1999 : 138.

Chilotherium intermedium – Heissig 1972 : 65-71; tabl. 33; pl. 21, figs 7-9; pl. 22, figs 9-12; pl. 24, figs 25-27; pl. 25, figs 15-18.

? *Aceratherium* sp. cf. *A. simorreense* – Guérin *in* Pilbeam *et al.* 1979 : 36.

Rhinocerotidae indet. – Welcomme *et al.* 1997 : 534, 537.

HOLOTYPE. — Crâne et mandibule associés (BSP 1956 II 392), figurés par Heissig (1972 : pl. 7, fig. 12; pl. 8, figs 1, 2).

HYPODIGME. — Fragment de maxillaire avec P1-2 d., P3-M3 g. et d. et séries p2-m3 g. et d. associées (BSP 1956 II 393); maxillaires juvéniles avec D1-4 g. et d. (BSP 1956 II 394); P4 d. (BSP 1956 II 395); M1 g. (IVAU DP 1); fragment de mandibule avec d1-m1 (germe) d. (BSP 1956 II 396); fragment de mandibule avec d2-m1 (germe) d. (BSP 1956 II 397); fragment de mandibule avec d3-m1 en saillie d. (BSP 1956 II 398); fragment de mandibule avec p3-m2 g. (SMF sans numéro); fragment de mandibule avec d4, m1 (germe) g. (BSP 1956 II 399); fragment de mandibule avec (d2-d4), p2-germe de p4 g. (BSP

1956 II 401) ; fragment de mandibule avec d4 d. (BSP 1956 II 402) ; fragment de mandibule avec p3 g. (BSP 1968 XVIII 1) ; fragment de mandibule avec m2, (m3) g. (BSP 1956 II 403) ; d3-d4 d. (BSP 1956 II 400) ; p4 d. (BSP 1956 II 404) ; m2 d. (IVAU DP 2) ; fragment de m2 g. (BSP 1968 XVIII 2) ; fragment proximal d'humérus g. (BSP 1956 II 405) ; fragment distal de tibia d. (BSP 1956 II 416) ; fragment distal de tibia d. (BSP 1968 XVIII 3) ; calcanéum d. (BSP 1956 II 418) ; calcanéum g. (BSP 1956 II 419) ; naviculaire g. (BSP 1956 II 421) ; naviculaire g. (BSP 1956 II 422) ; fragment proximal de Mt II d. (BSP 1956 II 424) ; fragment proximal de Mt IV g. (BSP 1956 II 425). Liste modifiée d'après Heissig (1972 : 62, 65, 66).

NIVEAU TYPE. — Membre moyen de la Formation Dhok Pathan, « Mittleren Siwalik-Schichten » (Heissig 1972 : 61), Miocène supérieur (Tortonien supérieur, MN12 ; Pilbeam *et al.* 1996).

LOCALITÉ TYPE. — Dhok Pathan 5, Pendjab, nord du Pakistan.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Rangée dentaire gauche avec p2-m3 (MHNT-MNHN Pak 1606a à 1606f). Sartaaf, Collines Bugti, Balouchistan central (Niveau 7, Miocène supérieur, Tortonien indéterminé ; Welcomme *et al.* 1997, 1999).

EXTENSION STRATIGRAPHIQUE. — Formation Dhok Pathan (Membre inférieur à Membre supérieur), Miocène supérieur (Tortonien moyen à Messinien inférieur, MN10-13 ; Pilbeam *et al.* 1996). Présence hypothétique dès le gisement de Sethi Nagri (Tortonien basal, MN9 ; Heissig 1972 ; Pilbeam *et al.* 1996).

EXTENSION GÉOGRAPHIQUE. — Pakistan (Pendjab et Balouchistan central).

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — *Alicornops* différant de l'espèce type par la présence d'un crochet parfois double sur P2-4, d'un mésostyle sur D2, d'un paralophide simple sur d2, par l'absence totale de I1, d'antécrochet sur P2-3, de médifossette sur P3-4, de crista sur P3 et les molaires supérieures, par la réduction du cingulum labial sur les prémolaires inférieures, par l'absence fréquente d'antécrochet sur P4, par la présence fréquente de cingulum lingual sur les molaires supérieures et par les faibles dimensions de p2 et de d1.

DESCRIPTION

Les dents de la série dentaire Pak 1606 sont étroites et de petites dimensions (Tableaux 2 ; 3). La série prémolaire est longue ($L_{p3-4}/L_{m1-3} = 0,57$), malgré la taille réduite de p2. L'émail est finement ridulé dans les rares zones où sa surface n'est pas corrodée. Les couronnes, relativement

hautes, ne présentent pas de replis secondaires ni de trace de ciment. Aucune racine n'est conservée. L'avant de la p2 est exempt de toute trace du contact avec p1 – ou d1 persistante : la formule dentaire de cet individu est donc 3p-3m. Le sillon de l'ectolophide, anguleux et bien développé (sauf sur p2), est interrompu par le cingulum labial continu. Ce dernier, puissant et constant sur toute la série dentaire, s'abaisse et s'émousse d'avant en arrière de la rangée (Fig. 3B). Le cingulum lingual est quant à lui totalement absent, à l'exception d'un bouton cingulaire bas au niveau du débouché lingual de la vallée postérieure sur p2. Les cingulums antérieur et postérieur sont bien développés, dans la continuité du cingulum labial. Les trigonides sont anguleux et forment un dièdre droit ou obtus. La vallée antérieure est très superficielle, avec un « faux-fond » (*sensu* Guérin 1980 : 239), ce qui élargit considérablement la surface occlusale du trigonide dès les stades précoces d'usure. Il n'y a pas de constriction sur le métaconide ni sur l'entoconide, même sur dent fraîche (m3). Le débouché de la vallée du talonide est profond et en V sur les prémolaires. Sur p2, le paralophide, en éperon, est orienté sagittalement (Fig. 3A). Le paraconide est développé, la vallée du talonide ouverte lingualemment. La p4 n'est que partiellement conservée. Sur les molaires, le paralophide est très allongé transversalement, presque autant que le métalophide. L'hypolophide de m2-3 est oblique : le talonide forme un dièdre très obtus. Il n'y a aucun sillon imprimé sur la face linguale de l'entoconide de m2-3. Sur m3, seul le trigonide porte des traces d'usure : l'individu était donc un jeune adulte.

DISCUSSION

Toutes les caractéristiques morphologiques et métriques de la série Pak 1606 de Sartaaf sont rigoureusement identiques à celles des séries dentaires inférieures rapportées à « *Chilotherium intermedium* » *complanatum* par Heissig (1972) : émail ridulé, couronnes relativement hautes, p2 régressée avec un paralophide sagittal, vallée du trigonide superficielle, déterminant un « faux-

de constriction postérieure du protocône sur les dents supérieures (Heissig 1972 : 61).

Chilotherium Ringström, 1924 regroupe des espèces du Miocène supérieur d'Eurasie dont la morphologie mandibulaire est notamment caractéristique : la région symphysaire est particulièrement élargie – à la façon des hippopotames – et dotée d'immenses i2 très divergentes ; la base de cette symphyse est en outre très concave en vue antérieure ; la série dentaire occupe une longueur très réduite par rapport au corpus mandibulae. Par ailleurs, chez *Chilotherium*, la denture jugale est subhypso-donte, le pli du paracône est mousse ou absent, les molaires supérieures possèdent toujours un protocône puissamment étranglé et la main est tridactyle (Ringström 1924 : 74). Aucun de ces caractères diagnostiques n'est présent chez « *C. i.* » *complanatum*. Il est donc difficile de justifier le maintien de cette forme dans le genre *Chilotherium*. Les i2 divergentes, le métalophe étranglé sur P2-4, le cingulum postérieur très haut et en éperon sur la M3, la présence d'un sillon antérieur sur l'ectolophide de d2 sont caractéristiques des *Aceratheriina*. Afin de préciser davantage les affinités respectives de « *Chilotherium intermedium* » *complanatum* et de « *Chilotherium intermedium* » *intermedium*, nous avons réalisé une analyse phylogénétique, dont les résultats sont détaillés ci-après. Les deux taxons ont été contrôlés séparément et inclus dans l'analyse en deux séries distinctes.

ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

À partir de la matrice de caractères (Tableau 4), la commande heuristique Hsearch de PAUP 4.0b10 (Swofford 1998) permet d'obtenir six arbres également parcimonieux (1 330 pas ; 100 réplifications par « stepwise addition », avec séquence aléatoire d'addition de taxons terminaux). À titre de comparaison, deux arbres seulement parmi les

six sont obtenus par la commande heuristique « mh*bb* » de Hennig86, version 1.5 (Farris 1988). L'indice de cohérence des arbres est très faible (IC = 0,2639) et leur indice de rétention médiocre (IR = 0,4745). Seize caractères sont constants (5, 32, 43, 64, 69, 93, 96, 106, 123, 127, 131, 132, 141, 167, 217, 273 ; Tableau 5) : les états alternatifs caractérisent des *Elasmotheriina* absents de la présente analyse (Antoine 2002, 2003). Quarante-trois autres caractères ne sont pas porteurs d'information phylogénétique (1, 2, 13, 14, 21, 29, 30, 44, 51, 55, 79, 81, 82, 90, 98, 104, 117, 124, 126, 128, 139, 148, 155, 156, 158, 162, 163, 170, 172, 173, 174, 181, 184, 198, 203, 209, 219, 221, 245, 255, 261, 269, 276 ; Tableau 5). Ces homoplasies, essentiellement crâniennes et dentaires, affectent seulement des taxons terminaux (IR = 0), ce qui leur confère un intérêt purement diagnostique. Elles abaissent considérablement l'indice de rétention global, tout en augmentant significativement la longueur des arbres (135 pas supplémentaires ; IC recalculé = 0,294). La grande majorité des caractères informatifs est homoplastique (IR ≤ 0,80). Seuls 35 de ces caractères sont non homoplastiques (IC = IR = 1), dont 27 non ambigus, indépendamment de toute optimisation (7, 8, 9, 24, 31, 33, 41, 66, 74, 78, 92, 103, 133, 136, 137, 145, 153, 169, 171, 186, 225, 229, 233, 237, 262, 270, 281 ; Tableau 5).

Les six arbres parcimonieux sont peu contradictoires, puisque l'arbre de consensus strict (Fig. 4) ne présente qu'une polytomie (nœud 17) et deux trifurcations (nœud 8, *Rhinocerotini* ; nœud 22, *chilothères*). La topologie de l'arbre est très proche de celle de l'arbre de consensus strict proposé par Antoine (2003) pour les rhinocérotidés élasmothériinés. Les nœuds soutenus par des valeurs de bootstrap supérieures à 50 (500 réplifications ; commande Bootstrap de PAUP 4.0b10 ; Swofford 1998) sont le nœud 1 (groupe interne), le nœud 2 (*Elasmotheriinae* + *Rhinocerotinae*), le

TABLEAU 4. — Matrice de caractères anatomiques utilisés dans l'analyse phylogénétique. Les caractères manquants sont codés « ? » et les caractères non-applicables « - ». Tous les caractères à états multiples sont additifs (morphoclines), sauf les caractères 72, 94, 102, 140 et 187. Pour faciliter la lecture de la matrice, les caractères 50, 100, 150, 200 et 250 apparaissent en gras.

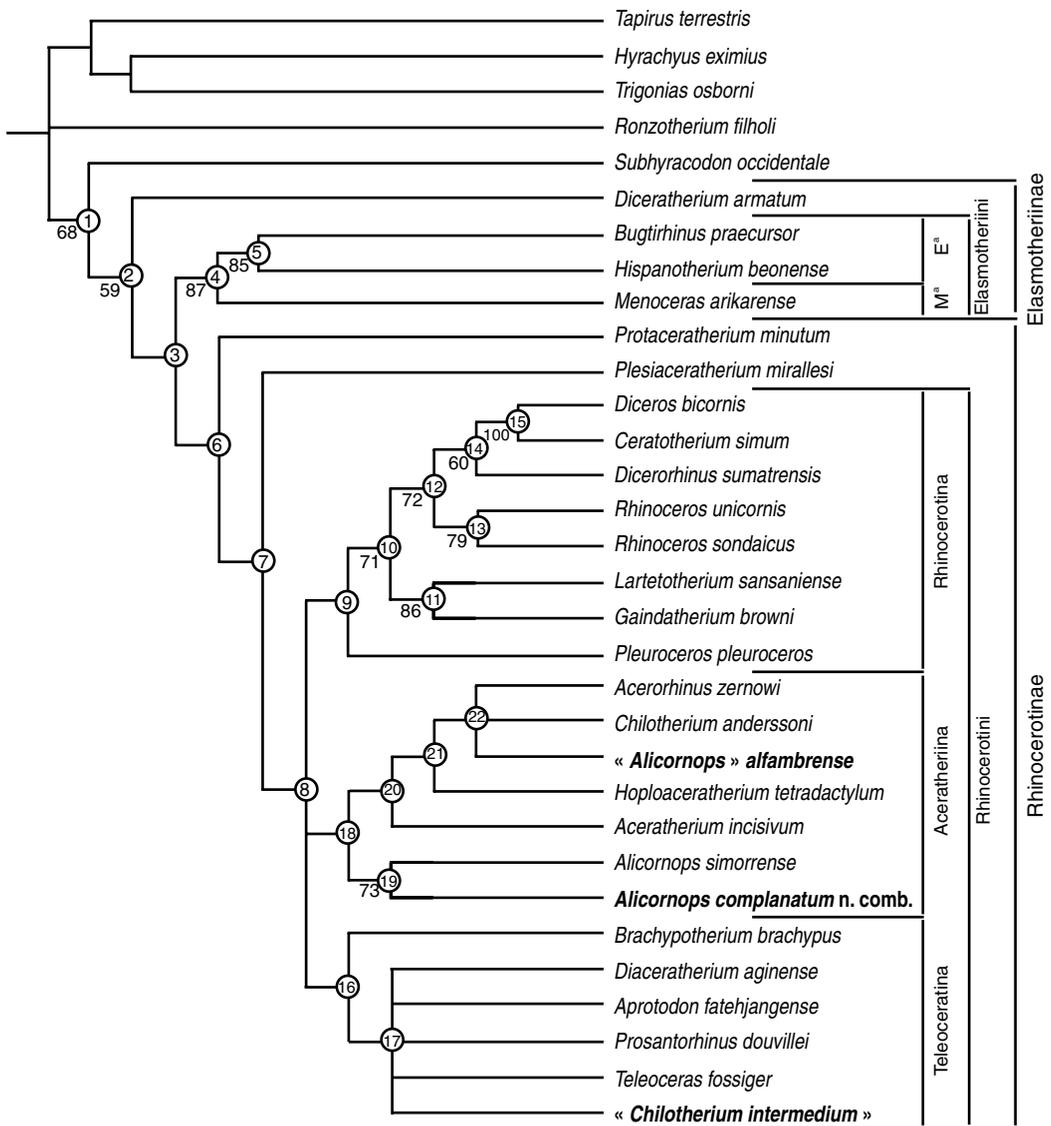


FIG. 4. — Arbre de consensus strict des six arbres également parcimonieux (1330 pas ; IC = 0,2639 ; IR = 0,4745) obtenus avec Hsearch de PAUP 4.0b10 (« stepwise addition », 100 répliquions ; Swofford 1998). Les nombres encadrés (de 1 à 22) sont les numéros des nœuds. Les nombres situés au-dessous des branches correspondent aux valeurs de bootstrap (500 répliquions ; commande Bootstrap de PAUP 4.0b10 ; Swofford 1998). Les espèces dont l'attribution générique est discutée dans le texte apparaissent en caractères gras. Abréviations : **E^a**, Elasmotheriina ; **M^a**, Menoceratina.

nœud 4 (Elasmotheriini), le nœud 5 (Elasmotheriina), les nœuds 10 à 15 au sein des Rhinocerotina et le nœud 19 (*Alicornops*).

Dans les paragraphes suivants, nous détaillerons essentiellement la distribution des caractères

concernant la séquence de branchement de « *Chilotherium intermedium* » *complanatum* et de « *C. i.* » *intermedium*.

Le groupe interne spécifié *a priori* est monophylétique (Fig. 4 : nœud 1) et soutenu par six

synapomorphies (Tableau 6) dont une dénuée d'homoplasie (fusion de l'ectolophe et du métalophe en ectométophe sur M3).

Neuf synapomorphies soutiennent solidement la dichotomie suivante (Fig. 4 : nœud 2 ; Tableau 6), qui isole *Diceratherium armatum* du nœud 3 (clade [Elasmotheriini, Rhinocerotinae]). Ce dernier est notamment défini par l'absence de I2. L'ensemble (Diceratheriini + Elasmotheriini), c'est-à-dire les Elasmotheriinae Bonaparte, 1845 *sensu* Antoine (2002), est ici paraphylétique. Il en est de même pour l'ensemble (*Diceratherium armatum* + *Subhyracodon occidentale*). Dans les deux cas, la cause en est probablement la faible densité de l'échantillonnage taxinomique pour les élasmothériinés par rapport à Antoine (2002). En revanche, la monophylie des Elasmotheriini (nœud 4 : [Elasmotheriina, Menoceratina]) est solidement soutenue par 14 synapomorphies (Tableau 6) – dont la cavité cotyloïde de forme triangulaire sur le coxal (IR = 1). D'après le registre fossile, la divergence Elasmotheriini/Rhinocerotinae a vraisemblablement eu lieu à l'Oligocène supérieur. Cette estimation est conforme à celle proposée par Antoine (2002) pour la divergence Elasmotheriinae/Rhinocerotinae.

La tubérosité postéroproximale du Mt IV en forme de bande continue (IR = 0,83) et 11 autres synapomorphies homoplastiques caractérisent les Elasmotheriina (Fig. 4 : nœud 5 ; Tableau 6).

Les Rhinocerotinae, de la forme [*Protaceratherium minutum* [*Plesiaceratherium mirallesi* [Rhinocerotini [Rhinocerotina, Teleoceratina, Aceratheriina]]]], sont définis par huit synapomorphies homoplastiques (Fig. 4 : nœud 6 ; Tableau 6) : une incisure nasale longue (au-dessus de P4-M1), un crâne brachycéphale, l'absence d'arête médiane transversale sur le condyle occipital, un antécrochet plutôt absent sur P4, un cingulum labial généralement absent sur les molaires supérieures, un trigonide en dièdre obtus ou droit sur les jugales inférieures, des d1 plutôt présentes chez l'adulte (persistantes) et la face proximale du Mc IV pentagonale.

La dichotomie suivante (Fig. 4 : nœud 7) isole l'espèce gracile *Protaceratherium minutum* sur la base de 12 synapomorphies, dont les plus

robustes sont la présence de cavités condyliennes réniformes sur l'atlas (IR = 1) et le contour triangulaire de M3 (IR = 0,69).

Le nœud 8 est une trifurcation qui réunit les Rhinocerotini, c'est-à-dire l'ensemble [Rhinocerotina, Aceratheriina, Teleoceratina]. Deux arbres parcimonieux présentent la séquence [Aceratheriina [Rhinocerotina, Teleoceratina]], tandis que les relations sont de la forme [Rhinocerotina [Aceratheriina, Teleoceratina]] dans les quatre autres. Les Aceratheriina n'apparaissent donc jamais comme groupe-frère des Rhinocerotina dans la présente analyse.

Les Rhinocerotini regroupent des taxons terminaux dont l'insertion saillante pour le m. extensor carpalis sur les métacarpiens (IR = 0,91), les processii posttympanicus et paraoccipitalis distants (IR = 0,75), l'absence de plis du métacône sur les M1-2 (IR = 0,70) et le collum tali haut (IR = 0,70) sont les synapomorphies les plus fiables (Tableaux 5 ; 6). Tous les taxons concernés possèdent des membres robustes. Toutefois, seuls les Teleoceratina (nœud 16) sont vraiment brachypodes, c'est-à-dire dotés d'autopodes raccourcis. *Protaceratherium minutum* et *Plesiaceratherium mirallesi* sont ici considérés comme des Rhinocerotinae *incertae sedis* et exclus des Aceratheriina (nœud 18). D'après la topologie de l'arbre, la gracilité des membres et l'absence de cornes sont bien des symplesiomorphies chez les Rhinocerotidae – et aucune réversion n'est observée dans le présent jeu de données.

La monophylie des Rhinocerotina (nœud 9) est soutenue par huit synapomorphies homoplastiques, parmi lesquelles l'absence constante de cingulum labial sur les molaires supérieures est la moins homoplastique (IR = 0,70). Tous les taxons concernés présentent des nasaux ornés d'une corne, paire chez *Pleuroceros pleuroceros* et médiane chez les autres. *P. pleuroceros* est pour la première fois rapproché des rhinocéros actuels et inclus dans les Rhinocerotina. Cette espèce est d'ailleurs groupe-frère du clade [rhinocéros actuels [*Gaioindatherium browni*, *Lartetotherium sansaniense*]].

Ce clade (nœud 10), dont les taxons sont caractérisés par des nasaux à l'extrémité rostrale élargie (IR = 1) et dotés d'une corne médiane (IR = 0,85)

TABLEAU 5. — Paramètres des caractères anatomiques contrôlés dans l'analyse phylogénétique. Les caractères (de 1 à 282) apparaissent sur la première ligne et en gras. Les lignes suivantes correspondent respectivement au nombre de pas, à l'indice de cohérence et à l'indice de rétention.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
3	3	6	2	0	3	1	1	1	8	6	4	2	4	9	2	7	11	12	10	2	5	6	2
33	33	16	50	100	33	100	100	100	12	16	25	50	25	22	50	14	18	16	20	50	20	16	100
0	0	37	50	100	33	100	100	100	30	44	66	0	0	30	50	40	40	16	27	0	50	28	100
25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
4	3	2	1	5	2	1	0	1	7	10	10	4	4	3	6	1	5	0	8	6	3	5	4
25	33	50	100	20	50	100	100	100	14	20	20	25	25	33	16	100	40	100	12	16	33	20	25
66	33	85	100	0	0	100	100	100	25	50	20	50	40	66	37	100	57	100	0	16	75	55	40
49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
7	5	2	1	11	6	4	7	3	3	6	5	3	4	4	0	7	1	7	5	0	6	3	5
14	20	50	100	18	33	25	14	33	33	33	40	33	25	25	100	14	100	28	20	100	33	33	40
33	50	0	100	43	63	0	14	71	33	50	50	33	57	40	100	57	100	37	20	100	33	60	66
73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96
2	1	2	4	5	1	2	4	2	2	15	6	11	5	12	4	4	5	6	1	0	10	4	0
50	100	50	25	20	100	50	25	50	50	20	33	18	20	25	25	25	60	33	100	100	30	25	100
83	100	66	50	50	100	0	62	0	0	57	71	18	50	40	57	25	0	50	100	100	41	40	100
97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120
7	2	6	11	13	9	1	2	14	0	11	4	10	14	6	11	6	14	9	3	2	9	4	2
14	50	16	18	23	33	100	50	21	100	27	25	30	21	50	18	33	21	33	33	50	11	25	50
50	0	61	43	50	25	100	0	47	100	57	25	70	59	80	25	20	57	75	33	0	20	70	66
121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144
7	7	0	3	5	2	0	3	9	6	0	0	1	5	12	1	1	4	3	7	0	7	7	9
14	14	100	33	20	50	100	66	11	16	100	100	100	20	25	100	100	25	33	28	100	14	14	11
50	50	100	0	66	0	100	0	11	28	100	100	100	69	67	100	100	40	0	28	100	57	45	20
145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168
1	5	16	3	6	5	19	10	1	5	2	5	15	2	16	3	5	2	2	1	6	3	0	4
100	20	18	33	16	20	15	20	100	20	50	40	20	50	18	33	40	50	50	100	16	33	100	25
100	42	62	0	58	50	33	50	100	60	0	0	52	0	45	50	57	0	0	100	28	50	100	66
169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192
1	2	1	4	3	3	1	3	4	5	6	7	4	3	4	3	4	1	5	5	1	6	5	1
100	50	100	25	33	33	100	33	25	20	16	42	25	66	25	33	25	100	40	20	100	33	20	100
100	0	100	0	0	0	100	33	50	33	16	50	0	66	25	0	25	100	25	33	100	50	50	100
193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216
6	4	1	7	3	3	20	3	6	3	2	4	6	2	6	8	4	9	4	8	7	7	2	3
16	25	100	14	33	33	15	33	16	33	50	25	16	50	16	12	25	11	25	12	14	28	50	33
37	40	100	33	33	0	28	50	28	33	0	57	50	80	50	12	0	27	40	36	40	61	50	71
217	218	219	220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240
0	5	5	6	4	8	11	4	1	7	3	7	1	9	5	2	1	5	2	1	1	6	4	2
100	20	40	16	25	25	27	25	100	28	33	28	100	22	20	50	100	20	50	100	100	16	25	50
100	33	0	28	0	50	20	66	100	66	71	54	100	58	50	91	100	50	50	100	100	16	40	50
241	242	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264
3	7	7	5	3	4	7	4	3	4	4	7	3	8	2	4	3	5	4	3	11	1	17	12
33	14	28	20	33	25	14	25	33	25	25	28	33	12	50	25	33	20	25	33	18	100	17	25
60	33	44	20	0	40	40	50	81	66	57	28	33	30	0	70	50	50	66	60	0	100	44	59
265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282						
7	4	2	7	3	1	10	3	0	3	7	2	2	2	3	4	1	5						
28	25	50	14	33	100	20	33	100	33	14	50	50	50	33	25	100	20						
54	50	50	25	0	100	33	33	100	66	33	0	83	66	50	50	100	50						

TABEAU 6. — Distribution des synapomorphies non ambiguës dans l'arbre de consensus strict illustré Figure 4. Les nombres 1 à 22 correspondent aux nœuds de ce cladogramme. Les synapomorphies non homoplastiques (IC = IR = 1) apparaissent en gras ; les synapomorphies peu homoplastiques (IR ≥ 0,80) sont soulignées ; les synapomorphies uniques mais homoplastiques (IR ≤ 0,80 en raison d'autapomorphies de taxons terminaux) sont en italique ; les autres synapomorphies, très homoplastiques, sont en caractères normaux. L'état de chaque synapomorphie est signalé en exposant et entre parenthèses ; les réversions sont précédées du signe -.

1 (groupe interne) : 17 ⁽¹⁾, 122 ⁽¹⁾, **133 ⁽¹⁾**, 161 ⁽¹⁾, 201 ⁽¹⁾, 248 ⁽¹⁾,
 2 : 11 ⁽¹⁾, 72 ⁽¹⁾, **103 ⁽¹⁾**, 115 ⁽²⁾, 207 ⁽¹⁾, 214 ⁽¹⁾, 264 ⁽¹⁾, 265 ⁽²⁾, 274 ⁽¹⁾,
 3 (Elasmotheriini + Rhinocerotinae) : 73 ⁽¹⁾, 84 ⁽²⁾, 111 ⁽³⁾, 115 ⁽³⁾, 159 ⁽¹⁾, 160 ⁽¹⁾, 253 ⁽¹⁾, 256 ⁽¹⁾, 259 ⁽¹⁾,
 4 (Elasmotheriini) : 49 ⁽¹⁾, 72 ⁽¹⁾, 88 ⁽¹⁾, 130 ⁽¹⁾, 154 ⁽¹⁾, 176 ⁽¹⁾, 194 ⁽¹⁾, **233 ⁽¹⁾**, 235 ⁽¹⁾, 244 ⁽¹⁾, 254 ⁽¹⁾, 264 ⁽³⁾, 266 ⁽¹⁾,
 275 ⁽¹⁾,
 5 (Elasmotheriina) : 63 ⁽¹⁾, 87 ⁽¹⁾, 89 ⁽¹⁾, 94 ⁽³⁾, 95 ⁽¹⁾, 114 ⁽¹⁾, 116 ⁽¹⁾, 135 ⁽²⁾, 147 ⁽²⁾, 149 ⁽¹⁾, 157 ⁽¹⁾, 277 ⁽¹⁾,
 6 (Rhinocerotinae) : 3 ⁽¹⁾, 23 ⁽¹⁾, 50 ⁽¹⁾, 107 ⁽¹⁾, 109 ⁽²⁾, -143 ⁽⁰⁾, -151 ⁽¹⁾, -230 ⁽¹⁾,
 7 : -11 ⁽⁰⁾, 18 ⁽¹⁾, 54 ⁽¹⁾, 56 ⁽¹⁾, 134 ⁽¹⁾, 142 ⁽¹⁾, **186 ⁽¹⁾**, 191 ⁽¹⁾, 196 ⁽¹⁾, -212 ⁽⁰⁾, -271 ⁽¹⁾, -274 ⁽⁰⁾,
 8 (Rhinocerotini) : -17 ⁽⁰⁾, 46 ⁽¹⁾, -99 ⁽⁰⁾, 119 ⁽¹⁾, 135 ⁽²⁾, 157 ⁽¹⁾, 226 ⁽²⁾, 232 ⁽¹⁾, -256 ⁽⁰⁾,
 9 (Rhinocerotina) : -3 ⁽⁰⁾, 53 ⁽²⁾, 65 ⁽¹⁾, 88 ⁽¹⁾, 107 ⁽⁰⁾, 109 ⁽³⁾, 154 ⁽¹⁾, -207 ⁽⁰⁾,
 10 : 12 ⁽¹⁾, **24 ⁽¹⁾**, 27 ⁽¹⁾, 87 ⁽¹⁾, -110 ⁽⁰⁾, 114 ⁽²⁾, 115 ⁽²⁾, 147 ⁽³⁾, 149 ⁽¹⁾, 157 ⁽²⁾, 159 ⁽²⁾, 280 ⁽¹⁾,
 11 : 80 ⁽¹⁾, 87 ⁽²⁾, 143 ⁽¹⁾, 157 ⁽³⁾, -161 ⁽⁰⁾,
 12 (rhinocéros actuels) : 17 ⁽¹⁾, 40 ⁽¹⁾, 91 ⁽¹⁾, 94 ⁽²⁾, 99 ⁽¹⁾, 101 ⁽¹⁾, 111 ⁽²⁾, -125 ⁽⁰⁾, -135 ⁽⁰⁾, 151 ⁽²⁾, 216 ⁽¹⁾, 256 ⁽¹⁾, 277 ⁽¹⁾,
 13 (*Rhinoceros*) : 18 ⁽²⁾, 34 ⁽¹⁾, 199 ⁽³⁾, -214 ⁽⁰⁾, -218 ⁽⁰⁾, 274 ⁽¹⁾,
 14 (rhinocéros bicornes actuels) : -18 ⁽⁰⁾, **31 ⁽¹⁾**, 38 ⁽¹⁾, -53 ⁽¹⁾, 57 ⁽¹⁾, 107 ⁽³⁾, 187 ⁽¹⁾, 214 ⁽²⁾, 228 ⁽²⁾, -232 ⁽⁰⁾, 234 ⁽¹⁾,
 15 (rhinocéros africains) : 6 ⁽¹⁾, **9 ⁽¹⁾**, 15 ⁽²⁾, 19 ⁽¹⁾, 20 ⁽²⁾, **24 ⁽¹⁾**, **33 ⁽¹⁾**, 36 ⁽¹⁾, -50 ⁽⁰⁾, -53 ⁽⁰⁾, -54 ⁽⁰⁾, 59 ⁽²⁾, 60 ⁽²⁾, 62 ⁽¹⁾, 67 ⁽²⁾,
 68 ⁽¹⁾, 71 ⁽¹⁾, 76 ⁽¹⁾, **78 ⁽¹⁾**, 100 ⁽²⁾, 110 ⁽¹⁾, 113 ⁽¹⁾, -115 ⁽¹⁾, 185 ⁽¹⁾, -191 ⁽⁰⁾, 194 ⁽¹⁾, -196 ⁽¹⁾, 197 ⁽¹⁾, 200 ⁽¹⁾, 212 ⁽¹⁾, 215 ⁽¹⁾,
 227 ⁽¹⁾, -230 ⁽⁰⁾, 240 ⁽¹⁾, 248 ⁽¹⁾, -249 ⁽⁰⁾, 254 ⁽¹⁾, 267 ⁽¹⁾,
 16 (Teleoceratina) : 12 ⁽¹⁾, 42 ⁽²⁾, 48 ⁽¹⁾, 57 ⁽¹⁾, -105 ⁽⁰⁾, -159 ⁽⁰⁾, 180 ⁽¹⁾, **229 ⁽¹⁾**, 241 ⁽¹⁾, 243 ⁽²⁾, 257 ⁽¹⁾, **262 ⁽¹⁾**, 279 ⁽¹⁾, 282 ⁽¹⁾,
 17 : 10 ⁽¹⁾, 85 ⁽²⁾, 110 ⁽³⁾, 151 ⁽³⁾, 182 ⁽²⁾, 208 ⁽¹⁾, 212 ⁽¹⁾, -214 ⁽⁰⁾, -230 ⁽⁰⁾, 260 ⁽¹⁾, -263 ⁽⁰⁾,
 18 (Aceratheriina) : 37 ⁽¹⁾, 47 ⁽¹⁾, 80 ⁽¹⁾, 86 ⁽¹⁾, 178 ⁽¹⁾, 222 ⁽²⁾,
 19 (*Alicornops*) : 59 ⁽¹⁾, 65 ⁽¹⁾, 76 ⁽¹⁾, 97 ⁽¹⁾, 110 ⁽³⁾, -142 ⁽⁰⁾, 143 ⁽¹⁾, 157 ⁽³⁾, 200 ⁽¹⁾,
 20 : 118 ⁽¹⁾, -214 ⁽⁰⁾, 216 ⁽¹⁾, 228 ⁽²⁾, -259 ⁽⁰⁾, -265 ⁽⁰⁾, -271 ⁽⁰⁾,
 21 : 53 ⁽²⁾, -83 ⁽¹⁾, 105 ⁽²⁾, 107 ⁽²⁾, 166 ⁽¹⁾, 266 ⁽¹⁾,
 22 (chilothères) : 11 ⁽¹⁾, -46 ⁽⁰⁾, 71 ⁽¹⁾, 76 ⁽¹⁾, 100 ⁽²⁾, -109 ⁽¹⁾, -114 ⁽⁰⁾, -147 ⁽⁰⁾, 165 ⁽¹⁾.

et par 10 autres synapomorphies (Tableau 6), est robuste. Les nœuds 10 à 15 sont soutenus statistiquement : les valeurs de bootstrap sont comprises entre 60 (nœud 14 : rhinocéros bicornes) et 100 (rhinocéros africains actuels).

Les deux rhinocéros unicornes du Miocène d'Eurasie, *Lartetotherium sansaniense* et *Gaiotherium browni*, sont groupes-frères (nœud 11). Ils sont caractérisés par des i2 divergentes (IR = 0,62), des prémolaires supérieures généralement exemptes de cingulum lingual, des dents jugales inférieures au trigonide en dièdre aigu, des molaires inférieures totalement dépourvues de cingulum lingual et dont l'hypolophide est orienté transversalement (réversion ; Tableau 6). Les rhinocéros actuels, monophylétiques (nœud 12), présentent la même topologie que dans la phylogénie proposée par Antoine (2003). Leur monophylie est solidement soutenue par 13 synapomorphies, dont deux peu homoplastiques (Tableaux 5 ; 6) : le crochet plutôt présent

sur les molaires supérieures (IR = 0,80) et la tubérosité postéro-proximale du Mt IV formant une bande continue (IR = 0,83). Au sein des rhinocéros actuels, deux clades (nœuds 13 et 14) sont groupes-frères. Ils correspondent respectivement au genre *Rhinoceros* (six synapomorphies homoplastiques) et aux rhinocéros bicornes. La monophylie de ces derniers est solidement attestée par 11 synapomorphies. Les plus robustes sont la présence d'une corne frontale (IR = 1) et l'absence d'insertions saillantes pour le m. extensor carpalis sur les métacarpiens (qui est une réversion unique ; IR = 0,91). En ce qui concerne les relations phylogénétiques au sein des rhinocéros actuels, l'hypothèse « nombre de cornes » (deux/une : Simpson 1945 ; Loose 1975 ; Antoine 2003), est donc soutenue au détriment de l'hypothèse « répartition géographique » (Pocock 1945 ; Groves 1983 ; Tougaard *et al.* 2001). Le présent échantillonnage taxinomique n'est toutefois pas suffisant pour statuer de

manière définitive. Pour cela, il sera nécessaire d'inclure les autres rhinocerotinés fossiles unicornes et bicornes du Néogène de l'Ancien Monde.

Le nœud 16 (Fig. 4) correspond aux Teleoceratina, dont la monophylie est soutenue par 14 synapomorphies crânio-mandibulaires, dentaires et postcrâniennes (Tableau 6). Deux d'entre elles sont dépourvues d'homoplasie (IR = 1) : la facette pour le magnum sur le Mc III, invisible en vue antérieure, et la facette postéro-proximale pour le calcanéum (facette Cc 1 *sensu* Heissig 1972), presque plane sur l'astragale. Le sulcus mylohyoïdeus est également absent sur le corpus mandibulae (IR = 0,71). Le nœud suivant (Fig. 4 : nœud 17) est une polytomie, qui met en jeu *Diaceratherium aginense*, *Aprotodon fatehjangense*, *Prosantorhinus douvillei*, *Teleoceras fossiger* et « *Chilotherium intermedium* », sans résoudre leurs relations phylogénétiques. Il existe trois topologies contradictoires : [*D. aginense* [*A. fatehjangense* [*P. douvillei* [*T. fossiger*, « *C. intermedium* »]]]] apparaît dans deux arbres, [[*D. aginense*, *A. fatehjangense*] [*P. douvillei* [*T. fossiger*, « *C. intermedium* »]]] dans huit arbres et [*T. fossiger* [« *C. intermedium* »] [*P. douvillei* [*D. aginense*, *A. fatehjangense*]]]] dans les deux derniers. Le nœud 17 est uniquement soutenu par 11 synapomorphies très homoplastiques (IR compris entre 0,12 et 0,66 ; Tableaux 5 ; 6). Seules deux d'entre elles sont attestées – et non optimisées – chez « *C. intermedium* » : l'antécrochet toujours présent sur les molaires supérieures (IR = 0,59) et la facette distale pour le semi-lunaire en croissant symétrique sur le pyramidal (réversion également observée chez *Rhinoceros* ; IR = 0,61). Les affinités de « *C. intermedium* » s.s. ne sont donc pas clairement établies. D'après la topologie de l'arbre de consensus et la distribution des caractères, il s'agit toutefois probablement d'un téléocératiné, plutôt que d'un chilothère. Il serait nécessaire d'entreprendre la révision exhaustive du matériel disponible afin de préciser ses affinités génériques.

Les relations phylogénétiques au sein des Aceratheriina sont presque intégralement résolues (Fig. 4). La topologie est de la forme [[*Alicornops*

simorrense, « *Chilotherium intermedium* » *complanatum*] [*Aceratherium incisivum* [*Hoploacera-therium tetradactylum* [*Acerorhinus zernowi*, *Chilotherium anderssoni*, « *Alicornops* » *alfambrense*]]]]. Six synapomorphies homoplastiques soutiennent la monophylie des Aceratheriina (Fig. 4 : nœud 18) : le processus zygomaticus maxillari projeté latéralement dans sa partie antérieure (IR = 0,50) ; le processus posttympanicus est peu développé (IR = 0,55) ; les i2 sont divergentes (IR = 0,62) ; le métalophe est étranglé sur P2-4 (IR = 0,50) ; l'ectolophide de d2 présente un sillon antérieur (IR = 0,33) ; les facettes pour l'unciforme et le pyramidal sont généralement séparées sur l'unciforme (IR = 0,50).

Le clade [*Alicornops simorrense*, « *Chilotherium intermedium* » *complanatum*] est statistiquement soutenu (valeur de bootstrap = 73) et caractérisé par huit synapomorphies très homoplastiques, essentiellement dentaires (Fig. 4 : nœud 19) : la base du corpus mandibulae est convexe (IR = 0,50) ; du cément coronaire est présent en quantité faible sur les dents jugales (IR = 0,57) ; le protocône est plus faiblement développé que l'hypocône sur P2 (IR = 0,50) ; l'antécrochet est toujours présent sur les molaires supérieures (0,59) ; le trigonide est anguleux (réversion ; IR = 0,57) et le talonide forme un dièdre aigu (IR = 0,45) sur les dents jugales inférieures ; les molaires inférieures sont exemptes de cingulum lingual (IR = 0,52) ; l'insertion du m. biceps brachii forme une profonde dépression sur le radius (IR = 0,50).

« *C. i.* » *complanatum* diffère d'*A. simorrense* par plusieurs caractères dentaires (Tableau 4) : le crochet est parfois double sur P2-4 (toujours simple chez *A. simorrense*) ; l'antécrochet sur P2-3, la médifossette sur P3-4 et la crista sur P3 et les molaires supérieures toujours absents (parfois présents chez *A. simorrense*) ; l'antécrochet est généralement absent sur P4 (généralement présent) ; le cingulum lingual est généralement présent sur les molaires supérieures (généralement absent) ; le mésostyle est présent sur D2 (absent) ; le paralophide est simple sur d2 (bifide). Enfin, les I1 sont absentes (présentes quoique réduites chez *A. simorrense*). Cette

absence est déduite de l'aspect des i2 de la mandibule type, exemptes de toute trace d'occlusion et/ou d'usure due aux hypothétiques I1 (Heissig comm. pers. 2002).

Les seules différences métriques notables entre les deux séries concernent les proportions de M1 (plus étroites chez « *C. i.* » *complanatum*), de D2-3 (plus courtes), de p2 (dimensions réduites) et des dents inférieures en général (plus étroites). La d1 de « *C. i.* » *complanatum* décrite et figurée par Heissig (1972 : 64, 65, tabl. 31 ; pl. 8, fig. 3 ; pl. 9, fig. 1) est deux fois plus petite que celles d'*A. simorreense* (Guérin 1980 ; observations directes de POA). Sur le squelette appendiculaire, l'identité est presque parfaite. Le tuber calcanei est toutefois moins saillant et le sustentaculum tali plus large chez le rhinocerotidé du Pakistan. En vue proximale, le naviculaire de « *C. i.* » *complanatum* présente une face latérale très creusée (Heissig 1972 : pl. 22, figs 9-12) ; elle est plane chez *A. simorreense* (Guérin 1980 : 326, fig. 49C). Cette morphologie rappelle celle observée chez *Hoploaceratherium tetradactylum* de Sansan. Le Mt II est nettement plus robuste chez *A. simorreense* que chez « *C. i.* » *complanatum*, cependant que les Mt IV sont similaires en tous points.

Pour résumer, on peut conclure à une ascendance commune entre les deux séries, mais pas à leur identité. Nous proposons de ce fait le nouveau binom *Alicornops complanatum* (Heissig, 1972) n. comb. pour le petit rhinocéros du Miocène supérieur du Pakistan, dont l'hypodigme doit être restreint à la liste proposée ci-dessus.

Le groupe-frère du clade [*A. simorreense*, *A. complanatum* n. comb.] est soutenu par sept synapomorphies, dont quatre réversions postcrâniennes (Fig. 4 : nœud 20 ; Tableau 6) : le pli du paracône est peu saillant sur les M1-2 (IR = 0,20) ; la facette distale pour le semi-lunaire est symétrique sur le pyramidal (IR = 0,61) ; le bord proximal du trapézoïde est dissymétrique (IR = 0,71) ; la facette pour le trapèze est absente sur le Mc II (IR = 0,54) ; l'axe de l'articulation distale est oblique par rapport à la trochlée sur l'astragale (IR = 0,66) ; la facette pour le tibia est toujours absente sur le calcanéum (IR = 0,54) ; le bord proximal du Mt III est rectiligne en vue antérieure (IR = 0,33).

Le clade [*H. tetradactylum* [*C. anderssoni*, *A. zernowi*, « *A.* » *alfambrense*] est caractérisé par six synapomorphies homoplastiques (Fig. 4 : nœud 21 ; Tableau 6) : le cingulum labial généralement présent sur les prémolaires supérieures (IR = 0,57) et le tuber calcanei élargi (IR = 0,50) sont les seules attestées chez « *A.* » *alfambrense*. Les autres caractères sont optimisés chez ce taxon : la symphyse mandibulaire formant un plateau presque horizontal (IR = 0,43) ; la crista généralement présente sur P3 (IR = 0,47) et l'antécrochet sur P4 (IR = 0,57) ; le mésostyle présent sur D3-4 (IR = 0,50). Le nœud 22 rapproche *C. anderssoni*, *A. zernowi* et « *A.* » *alfambrense*, sur la base de neuf synapomorphies crânio-dentaires (Fig. 4 ; Tableau 6) : l'arcade zygomatique est haute (IR = 0,44) et puissante ; les processii posttympanicus et paraoccipitalis sont fusionnés à leur base (IR = 0,75 ; réversion unique) ; les I1 (IR = 0,75) et i1 (IR = 0,50) sont absentes (perdus) ; une médifossette est généralement présente sur P3-4 (IR = 0,43), de même qu'un cingulum lingual sur les molaires supérieures (IR = 0,70) ; le cingulum lingual est toujours présent sur les molaires supérieures (IR = 0,57 ; réversion attestée chez « *A.* » *alfambrense*) et les prémolaires inférieures (IR = 0,62) ; le mésostyle est absent sur D2 (IR = 0,66). Le clade [*C. anderssoni*, « *A.* » *alfambrense*] apparaît dans quatre arbres parcimonieux et le clade [*A. zernowi*, « *A.* » *alfambrense*] dans les deux autres. Le faible nombre de caractères contrôlés chez « *A.* » *alfambrense* (Tableau 4) est à l'origine de cette ambiguïté : l'espèce « *Alicornops* » *alfambrense*, restreinte au Miocène supérieur d'Europe occidentale, est essentiellement connue par des éléments du squelette postcrânien (Cerdeño 1989, 1990). Quelques restes dentaires provenant de Dorn-Dürkheim 1 (MN11) ont cependant été rapportés avec doute à « *A.* » *alfambrense* par Cerdeño (1997) : les P2 et p2 ne sont pas régressées comme c'est pourtant toujours le cas chez *Alicornops* (dont *A. complanatum* n. comb.) et *Chilotherium*. Cette condition est en revanche observée chez *Acerorhinus zernowi* (Fig. 4) (Borissiak 1914), qui présente également des dents jugales supérieures de contour quadrangulaire, avec une faible constriction du protocône.

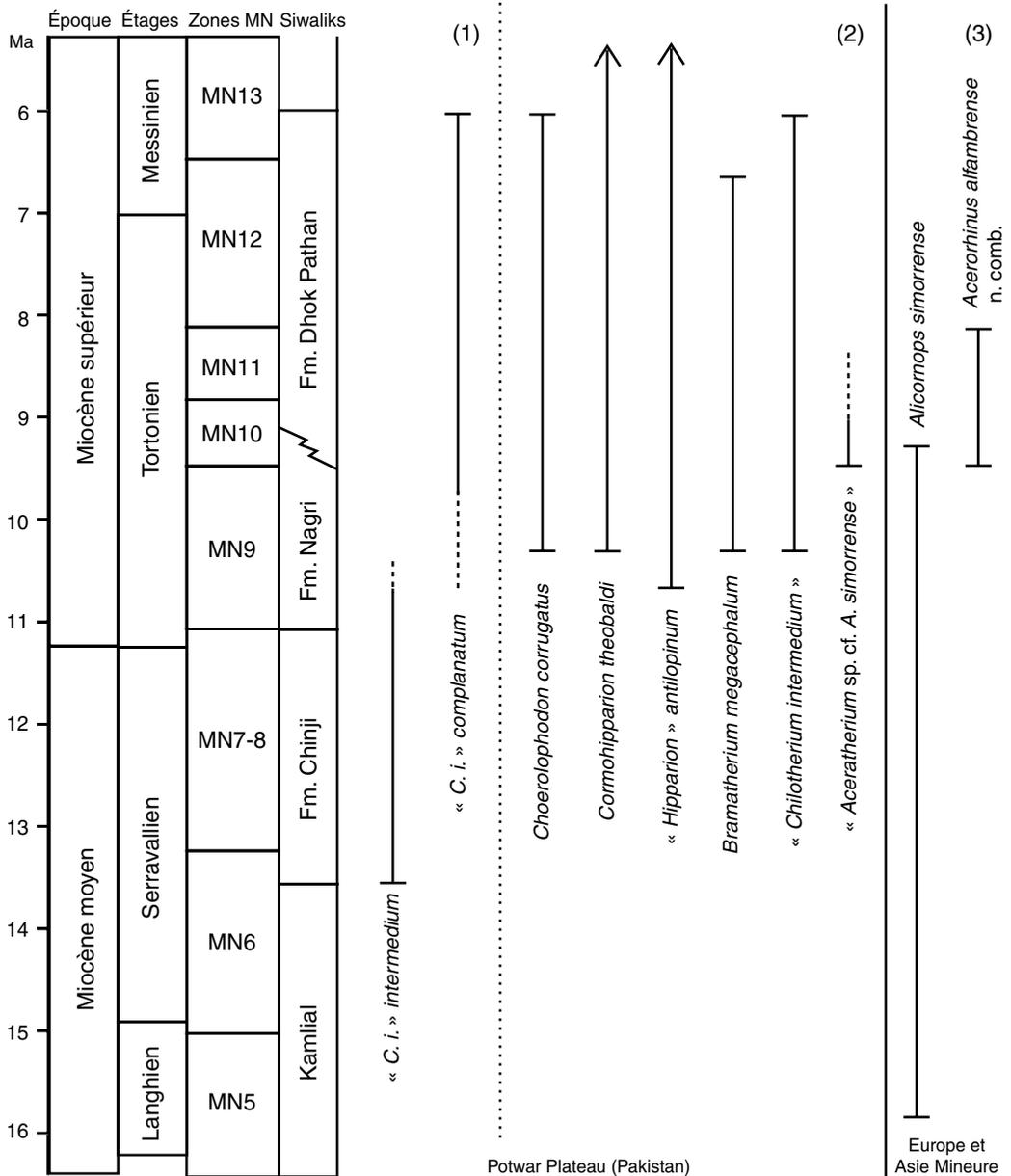


FIG. 5. — Corrélations chronostratigraphiques pour le Miocène moyen et supérieur des Siwaliks du Pakistan. D'après Pilbeam *et al.* (1979, 1996) et Johnson *et al.* (1985). À droite des cartouches, les trois colonnes délimitées par des traits pointillés correspondent respectivement à l'extension stratigraphique : 1) de « *Chilotherium intermedium* » *intermedium* (Lydekker, 1884) et de « *C. i.* » *complanatum* Heissig, 1972 dans les Siwaliks du Pakistan, selon Heissig (1972) ; 2) des mammifères potentiellement communs à Sartaaf et aux Siwaliks du Pakistan, d'après Pilbeam *et al.* (1979, 1996) ; et 3) d'*Alicornops simorrense* et d'*Acerorhinus alfambrense* n. comb. (= « *Alicornops alfambrense* Cerdeño & Alcalá, 1989) en Europe et en Asie Mineure, d'après Heissig (1976, 1996, 1999), Guérin (1980), Cerdeño (1989, 1990, 1992, 1997), Cerdeño & Alcalá (1989) et Cerdeño & Sánchez (2000).

En outre, la grande robustesse du squelette appendiculaire d'« *A.* » *alfambrense*, par comparaison avec celui d'*A. simorreense* (Cerdeño 1997), rappelle celle des genres *Acerorhinus* et *Chilotherium*. Pour finir, « *A.* » *alfambrense* présente des dimensions dentaires et postcrâniennes supérieures de 20 à 30 % à celles d'*Alicornops simorreense* (Cerdeño 1990 : 49) et conformes à celles observées chez *Acerorhinus* (Borissiak 1914 ; Deng 2000). De ce fait, et même si la monophylie de l'ensemble (« *Alicornops* » *alfambrense-Acerorhinus zernowi*) ne peut être prouvée dans l'état actuel de nos connaissances, nous proposons le nouveau binom *Acerorhinus alfambrense* (Cerdeño & Alcalá, 1989) n. comb. pour le rhinocérotidé robuste présent à La Roma-2, Montredon et Dorn-Dürkheim 1. Par conséquent, le genre *Alicornops* Ginsburg & Guérin, 1979 est désormais restreint à l'espèce type, *A. simorreense* (du Miocène moyen et supérieur d'Europe et d'Asie Mineure), et à son groupe-frère, *A. complanatum* n. comb. (du Miocène supérieur du Pakistan).

BIOSTRATIGRAPHIE

Dans les Siwaliks du Pakistan, *Alicornops complanatum* n. comb. n'est formellement reconnu que dans des gisements de la Formation Dhok Pathan (Heissig 1972), rapportée au Miocène supérieur dès Pilgrim (1913). L'extension chronostratigraphique de cette Formation ($\approx 9,4-6$ Ma ; Pilbeam *et al.* 1996) est bien établie, notamment grâce à la magnétostatigraphie (Fig. 5) (Johnson *et al.* 1985 ; Pilbeam *et al.* 1996). Guérin (*in* Pilbeam *et al.* 1979) mentionne également la présence d'« *Aceratherium* sp. cf. *A. simorreense* » dès la base de la Formation Dhok Pathan (Fig. 5). Le matériel disponible n'est pas détaillé, mais il est possible que les spécimens correspondants appartiennent à *Alicornops complanatum* n. comb. Un astragale provenant de la formation sous-jacente (Nagri), et rapporté à « *Chilotherium intermedium* sensu lato » par Heissig (1972), pourrait être attribué à *C. complanatum*. Il a été mis au jour à Sethi-Nagri, gisement dont l'âge

radiométrique est estimé à $9,5 \pm 0,5$ Ma grâce à des tufs volcaniques (Johnson *et al.* 1985).

L'âge de Sartaaf ne peut pas être estimé avec plus de précision à l'aide de la faune associée : l'équidé *Hipparion* de Christol, 1832 (représenté par quelques dents isolées), l'éléphantoïde *Choerolophodon corrugatus* Pilgrim, 1913 (un fragment de M3) et le giraffidé cf. *Bramatherium* Falconer, 1845 (cubo-naviculaire) sont connus pendant la majeure partie du Tortonien et la base du Messinien dans les Siwaliks ($\approx 10,4-6$ Ma ; Pilbeam *et al.* 1979, 1996 ; Flynn *et al.* 1990). Leurs extensions stratigraphiques respectives sont reportées dans la Figure 5.

Le genre *Acerorhinus* est désormais connu dans toute l'Eurasie, depuis l'Europe occidentale jusqu'à la Chine (Deng 2000), en passant par le Caucase (Borissiak 1914) et l'Europe méridionale (Heissig 1999). L'extension stratigraphique d'*Acerorhinus alfambrense* n. comb. (MN9-11 ; Cerdeño 1997) correspond à celle des autres espèces du genre (Heissig 1999 ; Deng 2000).

Parallèlement, l'attribution de « *Chilotherium intermedium* » *complanatum* à *Alicornops* confirme la présence du genre dans le Miocène supérieur du Pakistan, comme Guérin le mentionnait il y a plus de 20 ans (*in* Pilbeam *et al.* 1979). *Alicornops* apparaît dans le Miocène moyen et persiste dans le Miocène supérieur en Europe occidentale (Cerdeño & Sánchez 2000), cependant qu'*A. complanatum* n. comb. est pour l'instant restreint au Miocène supérieur du Pakistan (Fig. 5).

Le gisement de Sartaaf atteste pour la première fois la présence du Miocène supérieur dans les Collines Bugti (Figs 2 ; 5). Dans l'état actuel des connaissances et en l'absence de données radiométriques et/ou paléomagnétiques, l'âge de la localité peut être estimé à $\approx 9,4-6$ Ma, sur la base de la faune de macromammifères et par corrélation avec la Formation Dhok Pathan, des Siwaliks du Pakistan (Pilbeam *et al.* 1996).

Remerciements

Les auteurs remercient Léonard Ginsburg pour son rôle déterminant dans les missions paléonto-

logiques au Balouchistan de 1995 à 1997, ainsi que toutes les personnes qui, de près ou de loin, ont pu contribuer au succès de ces missions. Que Nawab Mohammad Akbar Khan Bugti, seigneur des Bugtis, et les membres de la Mission paléontologique française au Balouchistan, trouvent également ici l'expression de leur profonde gratitude. L'accès aux collections de référence a été possible grâce à la bienveillance de Kurt Heissig (BSP), Jeremie J. Hooker (NHM), Malcolm C. McKenna (AMNH), Abel Prieur (UCBL) et Pascal Tassy (MNHN). Le manuscrit a largement bénéficié des corrections pertinentes (notamment dans la matrice de caractères) et des remarques constructives de Kurt Heissig et d'un rapporteur anonyme. Publication MPFB N° 019. Publication ISEM N° 2003-038.

RÉFÉRENCES

- ANTOINE P.-O. 2002. — Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 188: 1-359.
- ANTOINE P.-O. 2003. — Middle Miocene elasmotheriine Rhinocerotidae from China and Mongolia: Taxonomic revision and phylogenetic relationships. *Zoologica Scripta* 32 (2): 95-118.
- ANTOINE P.-O. & WELCOMME J.-L. 2000. — A new rhinoceros from the Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan: The earliest elasmotheriine. *Palaeontology* 43 (5): 795-816.
- BONIS L. DE 1973. — Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs-carnivores-périsso-dactyles. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris sér. C*, 28, 192 p.
- BORISSIAK A. A. 1914. — Mammifères fossiles de Sébastopol, I. *Mémoires du Comité géologique, Saint-Petersbourg* 87, 154 p. (1-104 en russe ; 105-144 en français).
- BORISSIAK A. A. 1915. — Mammifères fossiles de Sébastopol, II. *Mémoires du Comité géologique, Saint-Petersbourg* 137: 1-24 (en russe) ; 25-47 (en français).
- CERDEÑO E. 1989. — *Revisión de la sistemática de los rinocerontes del Neogeno de España*. Thèse doctorale, Ediciones de la Universidad Complutense, Madrid, Espagne, 429 p.
- CERDEÑO E. 1990. — Los rinocerótidos del Mioceno superior de España. *Paleontologia i Evolució* 23: 47-53.
- CERDEÑO E. 1992. — Spanish Neogene Rhinoceroses. *Palaeontology* 35 (2): 297-308.
- CERDEÑO E. 1995. — Cladistic analysis of the Family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum Novitates* 3143, 25 p.
- CERDEÑO E. 1996. — Rhinocerotidae from the Middle Miocene of the Tung-gur Formation, Inner Mongolia (China). *American Museum Novitates* 3184, 43 p.
- CERDEÑO E. 1997. — Rhinocerotidae from the Turolian site of Dorn-Dürkheim 1 (Germany). *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 197: 187-203.
- CERDEÑO E. & ALCALÁ L. 1989. — *Aceratherium alfambrense* sp. n., nuevo rinocerótido del Vallesiense Superior de Teruel (España). *Revista Española de Paleontología* 4: 39-51.
- CERDEÑO E. & SÁNCHEZ B. 2000. — Intraspecific variation and evolutionary trends of *Alicornops simorreense* (Rhinocerotidae) in Spain. *Zoologica Scripta* 29 (4): 275-305.
- COLBERT E. H. 1934. — A new rhinoceros from the Siwalik Beds of India. *American Museum Novitates* 749, 13 p.
- COLBERT E. H. 1935. — Siwalik mammals in the American Museum of Natural History. *Transactions of the American Philosophical Society* 26, 401 p.
- DENG TAO 2000. — A new species of *Acerorhinus* (Perissodactyla, Rhinocerotidae) from the late Miocene in Fugu, Shaanxi, China. *Vertebrata Palasiatica* 38 (3): 203-217.
- DUVERNOY G. L. 1853. — Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle, Paris sér. 7*, 144 p.
- FARRIS J. S. 1988. — *Hennig86 Reference*. Version 1.5. Port Jefferson Station, New York: logiciel et guide.
- FLYNN L. J., PILBEAM D., JACOBS L. L., BARRY J. C., BEHRENSMEYER A. K., KAPPELMAN J. W. 1990. — The Siwaliks of Pakistan: Time and faunas in a Miocene terrestrial setting. *Journal of Geology* 98: 589-604.
- FORSTER-COOPER C. 1934. — XIII. The extinct rhinoceroses of Baluchistan. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 223: 569-616.
- GINSBURG L. & GUÉRIN C. 1979. — Sur l'origine et l'extension stratigraphique du petit rhinocérotidé miocène *Aceratherium* (*Alicornops*) *simorreense* (Lartet, 1851), nov. subgen. *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* 3: 114-116.
- GINSBURG L. & HEISSIG K. 1989. — *Hoploacera-therium* n. gen., a new generic name for "*Aceratherium*" *tetractadylum* (Lartet, 1837), in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, New York: 418-421.
- GROVES C. P. 1983. — Phylogeny of the living species of rhinoceros. *Zoologische, Systematik und Evolutionsforschung* 21 (4): 293-313.

- GUÉRIN C. 1980. — Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents du Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon, France, Sciences de la Terre* 79, 3 vols, 1184 p.
- GUÉRIN C. 1988. — 6. Périssodactyles Rhinocerotidae. *Palaeovertebrata*. Mémoire extraordinaire « Contributions à l'étude du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). Les grands mammifères »: 97-134.
- HEISSIG K. 1972. — Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Neue Folge* 152: 1-112.
- HEISSIG K. 1976. — Rhinocerotidae (Mammalia) aus der *Anchitherium*-Fauna Anatoliens. *Geologische Jahrbuch* B 19: 3-121.
- HEISSIG K. 1989. — The Rhinocerotidae, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, New York: 399-417.
- HEISSIG K. 1996. — The stratigraphical range of fossil rhinoceroses in the Late Neogene of Europe and the Eastern Mediterranean, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York: 339-347.
- HEISSIG K. 1999. — 16. Family Rhinocerotidae, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Pfeil, Munich: 175-188.
- HÜNERMANN K. A. 1989. — Die Nashornsklette (*Aceratherium incisivum* Kaup 1832) aus dem Jungtertiär vom Höhenegg im Hegau (Südwest-Deutschland). *Andrias* 6: 5-116.
- JOHNSON N. J., STIX J., TAUXE L., CERVENY P. F., TAHIRKHELI R. A. K. 1985. — Paleomagnetic chronology, fluvial processes and tectonic implications of the Siwalik deposits near Chinji village, Pakistan. *Journal of Geology* 93: 27-40.
- KAUP J. J. 1832. — *Description d'ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent, qui se trouvent au Musée grand-ducal de Darmstadt*. Heyer J. G., Darmstadt, 16 p.
- KLAITS B. G. 1973. — Upper Miocene rhinoceroses from Sansan (Gers), France: The manus. *Journal of Paleontology* 47 (2): 315-326.
- LOOSE H. 1975. — Pleistocene Rhinocerotidae of W Europe with reference to the recent two-horned species of Africa and SE Asia. *Scripta geologica* 33: 1-59.
- LYDEKKER R. 1881. — Siwalik Rhinocerotidae. *Memoirs of the Geological Survey of India. Palaeontologica Indica* Series 10 (2): 1-62.
- LYDEKKER R. 1884. — Additional Siwalik Perissodactyla and Proboscidea. *Memoirs of the Geological Survey of India. Palaeontologica Indica* Series 10 (3): 1-34.
- LYDEKKER R. 1886. — *Catalogue of the Fossil Mammalia in the British Museum (Natural History)*. Part III. Taylor and Francis, London, 186 p.
- MCKENNA M. C. & BELL S. K. 1997. — *Classification of Mammals above the Species Level*. Columbia University Press, New York, 631 p.
- MARIVAUX L., WELCOMME J.-L., ANTOINE P.-O., MÉTAIS G., BALOCH I., BENAMMI M., CHAIMANEE Y., DUCROCQ S. & JAEGER J.-J. 2001. — A fossil lemur from the Oligocene of Pakistan. *Science* 294: 587-591.
- MATTHEW W. D. 1929. — Critical observations upon Siwalik mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 56: 437-560.
- PILBEAM D. R., BEHRENSMEYER A. K., BARRY J. C. & SHAH S. M. I. (eds) 1979. — Miocene sediments and Faunas of Pakistan. *Postilla* 179, 45 p.
- PILBEAM D., MORGAN M., BARRY J. C. & FLYNN L. 1996. — European MN Units and the Siwalik Faunal Sequence of Pakistan, in BERNOR R. L., FAHLBUSCH V. & MITTMANN H.-W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York: 290-306.
- PILGRIM G. E. 1908. — The Tertiary and post-Tertiary freshwater deposits of Baluchistan and Sind, with notes on new vertebrates. *Records of the Geological Survey of India* 37: 139-66.
- PILGRIM G. E. 1910. — Notice on new mammal genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India* 40 (1): 63-71.
- PILGRIM G. E. 1912. — The vertebrate fauna of the Gaj Series in the Bugti Hills and the Punjab. *Paleontologia Indica* New Series 4: 1-83.
- PILGRIM G. E. 1913. — The correlation of the Siwaliks with Mammal Horizons of Europe. *Records of the Geological Survey of India* 43: 264-326.
- POCOCK R. I. 1945. — The nasal septum in existing Asiatic Rhinoceroses. *Annual Magazine of Natural History* (London) 22: 341-344.
- PROTHERO D. R. 1998. — 42 Rhinocerotidae, in JANIS C. M., SCOTT K. M. & JACOBS L. L. (eds), *Evolution of Tertiary Mammals of North America*. Vol. 1: *Terrestrial Carnivores, Ungulates and Ungulate-like Mammals*. Cambridge University Press, New York: 595-605.
- PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. 1989. — Classification of the Perissodactyls, in PROTHERO D. R. & SCHOCH R. M. (eds), *The Evolution of Perissodactyls*. Oxford University Press, New York: 530-539.
- PROTHERO D. R., MANNING E. & HANSON C. B. 1986. — The phylogeny of the Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla). *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 87: 341-366.
- RÉPELIN J. 1917. — Études paléontologiques dans le sud-ouest de la France. (Mammifères). Les

- rhinocérotidés de l'Aquitanién supérieur de l'Agenais (Laugnac). *Annales du Muséum d'Histoire naturelle de Marseille* 16: 1-47.
- RINGSTRÖM T. J. 1924. — Nashörner der Hipparion-Fauna Nord-Chinas. *Geological Survey of China Series C* 1 (4), 156 p.
- SCOTT W. B. 1941. — Perissodactyla. The mammalian fauna of the White River Oligocene. *Transactions of the American Philosophical Society (New Series)* 28: 747-980.
- SIMPSON G. G. 1945. — The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 85: 1-350.
- SWOFFORD D. L. 1998. — *PAUP, Phylogenetic Analysis Using Parsimony*, version 4.0. Smithsonian Institution, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: logiciel.
- TOUGARD C., DELEFOSSE T., HÄNNI C. & MONTGELARD C. 2001. — Phylogenetic relationships of the five extant rhinoceros species (Rhinocerotidae, Perissodactyla) based on mitochondrial cytochrome *b* and 12S rRNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 19: 34-44.
- WELCOMME J.-L. & GINSBURG L. 1997. — Mise en évidence de l'Oligocène sur le territoire des Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, sér. IIA, *Sciences de la Terre et des Planètes* 325: 999-1004.
- WELCOMME J.-L., ANTOINE P.-O., DURANTHON F., MEIN P. & GINSBURG L. 1997. — Nouvelles découvertes de Vertébrés miocènes dans le synclinal de Dera Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, sér. IIA, *Sciences de la Terre et des Planètes* 325: 531-536.
- WELCOMME J.-L., MARIVAUX L., ANTOINE P.-O. & BENAMMI M. 1999. — Mammifères fossiles des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan). Nouvelles données. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 135: 135-139.
- WELCOMME J.-L., BENAMMI M., CROCHET J.-Y., MARIVAUX L., MÉTAIS G., ANTOINE P.-O. & BALOCH I. 2001. — Himalayan Forelands: Palaeontological evidence for Oligocene detritic deposits in the Bugti Hills (Baluchistan, Pakistan). *Geological Magazine* 138: 397-405.

*Soumis le 12 avril 2002 ;
accepté le 21 juin 2002.*

ANNEXE

Caractères cladistiques utilisés pour l'analyse phylogénétique des Rhinocerotidae, d'après Antoine (2002, 2003).

Tous les caractères à états multiples sont additifs (morphoclines), sauf les caractères 72, 94, 102, 140 et 187 (non-additifs). Les modalités du codage sont détaillées dans Antoine (2002, 2003).

Caractères crâniens

- 1 Nasal : apophyse latérale = 0, absente ; 1, présente
- 2 Maxillaire : foramen infraorbitaire = 0, au-dessus des prémolaires ; 1, au-dessus des molaires
- 3 Incisure nasale = 0, courte (au-dessus de P1-P3) ; 1, allongée (au-dessus de P4-M1)
- 4 Cloison nasale = 0, jamais ossifiée ; 1, ossifiée (même occasionnellement)
- 5 Cloison nasale : ossification = 0, partielle ; 1, totale
- 6 Nasal/lacrymal = 0, longue suture ; 1, contact ponctuel ou absent
- 7 Orbite : bord antérieur = 0, au niveau de P4-M2 ; 1, au niveau de M3 ; 2, derrière M3
- 8 Lacrymal : processus lacrymal = 0, présent ; 1, absent
- 9 Frontal : processus postorbitaire = 0, présent ; 1, absent
- 10 Maxillaire : base antérieure du processus zygomatique = 0, haute ; 1, basse
- 11 Arcade zygomatique = 0, basse ; 1, haute ; 2, très haute
- 12 Arcade zygomatique : processus postorbitaire = 0, présent ; 1, absent
- 13 Arcade zygomatique : processus postorbitaire = 0, sur le jugal ; 1, sur le squamosal
- 14 Jugal/squamosal : suture = 0, lisse ; 1, rugueuse
- 15 Crâne : profil dorsal = 0, plat ; 1, concave ; 2, très concave
- 16 Sphénoïde : fissure orbitaire et trou rond = 0, distincts ; 1, fusionnés
- 17 Squamosal : espace entre les crêtes temporale et nuchale = 0, plan ; 1, déprimé
- 18 Complexe temporal : pseudo-méat auditif externe = 0, ouvert vers le bas ; 1, fermé partiellement ; 2, fermé complètement
- 19 Face occipitale = 0, inclinée vers l'avant ; 1, verticale ; 2, inclinée vers l'arrière
- 20 Occipitaux : tubercule nuchal = 0, peu développé ; 1, développé ; 2, très développé
- 21 Segment dentaire : position = 0, atteignant la moitié postérieure du crâne ; 1, restreint à la moitié antérieure du crâne
- 22 Ptérygoïde : bord postérieur = 0, proche de l'horizontale ; 1, vertical ou presque
- 23 Crâne = 0, dolichocephale ($l/L \times 100 < 50$) ; 1, brachycéphale ($l/L \times 100 > 50$)
- 24 Nasaux : extrémité rostrale = 0, étroite ; 1, large ; 2, très large
- 25 Nasaux = 0, complètement scindés ; 1, scindés à l'extrémité rostrale ; 2, fusionnés
- 26 Nasaux = 0, longs ; 1, courts ; 2, très longs
- 27 Corne nasale médiane = 0, absente ; 1, présente
- 28 Corne nasale médiane = 0, petite ; 1, bien développée
- 29 Paire de cornes nasales = 0, absente ; 1, présente
- 30 Paire de cornes nasales = 0, bosses terminales ; 1, arêtes latérales
- 31 Corne frontale = 0, absente ; 1, présente
- 32 Corne frontale = 0, petite ; 1, énorme
- 33 Maxillaire/lacrymal/frontal : orbite = 0, non projetée ; 1, projetée
- 34 Indice zygomatique = 0, faible ($IZ < 1,5$) ; 1, élevé ($IZ \geq 1,5$)
- 35 Frontal-pariétal = 0, crête sagittale ; 1, crêtes frontopariétales peu séparées ; 2, crêtes très séparées
- 36 Protubérance occipitale externe = 0, concave ; 1, plane ; 2, très fourchue
- 37 Maxillaire : processus zygomatique = 0, naissance progressive ; 1, naissance brutale
- 38 Vomer = 0, acéré ; 1, arrondi
- 39 Squamosal : tubercule articulaire = 0, mousse et bas ; 1, net et individualisé
- 40 Squamosal : profil transversal du tubercule articulaire = 0, rectiligne ; 1, concave
- 41 Squamosal : foramen postglenoïdien = 0, éloigné de l'apophyse postglenoïde ; 1, accolé à l'apophyse
- 42 Squamosal : apophyse postglenoïde = 0, plane ; 1, convexe ; 2, en dièdre droit
- 43 Basioccipital : foramen condylien = 0, au milieu de la fosse condylienne ; 1, décalé vers l'avant et l'extérieur
- 44 Basioccipital : crête sagittale sur le processus basilaire = 0, absente ; 1, présente
- 45 Squamosal : gouttière postérieure sur le processus zygomatique = 0, absente ; 1, présente
- 46 Squamosal/occipital : processus posttympanique et processus paroccipital = 0, soudés à leur base ; 1, nettement séparés

- 47 Squamosal : processus posttympanique = 0, bien développé ; 1, peu développé ; 2, gigantesque
 48 Occipital : processus paroccipital = 0, bien développé ; 1, peu développé
 49 Occipital : foramen magnum = 0, circulaire ; 1, subtriangulaire
 50 Basioccipital : arête médiane sur le condyle occipital = 0, présente ; 1, absente
 51 Basioccipital : troncature médiale sur le condyle = 0, absente ; 1, présente
 52 Basioccipital : troncature médiale sur le condyle = 0, présente chez le juvénile seul ; 1, présente également chez l'adulte

Caractères mandibulaires

- 53 Angle symphyse/corpus mandibulae = 0, fort ; 1, moyen ; 2, faible
 54 Symphyse = 0, grêle ; 1, épaisse ; 2, très épaisse
 55 Symphyse : bord postérieur = 0, devant p2 ; 1, au niveau de p2-p4
 56 Foramen mentale = 0, devant p2 ; 1, à l'aplomb de p2-p4
 57 Corpus mandibulae : sillon lingual = 0, présent ; 1, absent
 58 Corpus mandibulae : sillon lingual = 0, présent même chez l'adulte ; 1, présent chez le juvénile seul
 59 Corpus mandibulae : base = 0, rectiligne ; 1, convexe ; 2, très convexe
 60 Ramus = 0, vertical ; 1, incliné vers l'avant ; 2, incliné vers l'arrière
 61 Ramus : apophyse coronaïde = 0, bien développée ; 1, peu développée sagittalement
 62 Foramen mandibulare = 0, au-dessous du collet ; 1, au-dessus du collet

Caractères dentaires

- 63 Série prémolaire/molaire = 0, longue ($I_{P/M} > 50$) ; 1, courte ($42 < I_{P/M} \leq 50$) ; 2, très courte ($I_{P/M} \leq 42$)
 64 Dents jugales : replis d'émail = 0, nuls ; 1, débutants ; 2, développés ; 3, exacerbés
 65 Dents jugales : cément = 0, absent ; 1, présent
 66 Dents jugales : cément = 0, quantité faible ou variable ; 1, abondant
 67 Dents jugales : aspect de l'émail = 0, ridulé sur toute sa surface ; 1, ridulé et arborescent au sommet ; 2, chagriné et arborescent
 68 Dents jugales : couronne = 0, basse ; 1, haute
 69 Dents jugales : couronne = 0, haute ; 1, hypsodontie partielle ; 2, subhypsodontie ; 3, hypsodontie
 70 Racines des dents jugales = 0, séparées ; 1, reliées ; 2, coalescentes
 71 I1 = 0, présente ; 1, absente
 72 I1 : section de la couronne = 0, en amande ; 1, ovale ; 2, demi-lune
 73 I2 = 0, présente ; 1, absente
 74 I3 = 0, présente ; 1, absente
 75 C sup = 0, présente ; 1, absente
 76 i1 = 0, présente ; 1, absente
 77 i1 = 0, collet marqué ; 1, couronne réduite
 78 i2 = 0, présente ; 1, absente
 79 i2 = 0, incisiforme ; 1, en forme de défense
 80 i2 = 0, parallèles ; 1, divergentes
 81 i3 = 0, présente ; 1, absente
 82 C inf = 0, présente ; 1, absente
 83 Prémolaires supérieures : cingulum labial = 0 toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent
 84 P2-4 : crochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt présent ; 2, toujours présent
 85 P2-4 : crochet = 0, toujours simple ; 1, parfois digité ; 2, le plus souvent digité
 86 P2-4 : échancrure du métalophe = 0, absente ; 1, présente
 87 P2-4 : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent
 88 P2-4 : cingulum lingual = 0, continu ; 1, réduit à un bouton
 89 P2-4 : postfossette = 0, étroite ; 1, large ; 2, muraille postérieure
 90 P2-3 : antécrochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent
 91 P1 (chez l'adulte) = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente
 92 P1 : cingulum antérolingual = 0, présent ; 1, absent
 93 P2 = 0, présente ; 1, absente
 94 P2 : protocône et hypocône = 0, fusion ; 1, pont lingual ; 2, séparation ; 3, muraille linguale
 95 P2 : métalophe = 0, vers l'arrière et l'intérieur ; 1, transversal ; 2, vers l'avant et l'intérieur
 96 P2 : sillon lingual = 0, présent ; 1, absent

- 97 P2 : protocône = 0, aussi ou plus puissant que l'hypocône ; 1, moins puissant
 98 P2 : protolophe = 0, présent ; 1, absent
 99 P2 : protolophe = 0, jonction avec l'ectolophe ; 1, interrompu
 100 P3-4 : médifossette = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente
 101 P3-4 : constriction du protocône = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente
 102 P3-4 : protocône et hypocône = 0, fusion ; 1, pont lingual ; 2, séparation ; 3, muraille linguale
 103 P3-4 : métalophe = 0, transversal ; 1, dirigé vers l'arrière et l'intérieur ; 2, dirigé vers l'avant et l'intérieur
 104 P3 : protolophe = 0, jonction avec l'ectolophe ; 1, interrompu
 105 P3 : crista = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente
 106 P3 : pseudométalophe = 0, toujours absent ; 1, parfois présent
 107 P4 : antécrochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent
 108 P4 : hypocône et métacône = 0, liés ; 1, séparés
 109 Molaires supérieures : cingulum labial = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent
 110 Molaires supérieures : antécrochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent
 111 Molaires supérieures : crochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent
 112 Molaires supérieures : crista = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente
 113 Molaires supérieures : médifossette = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente
 114 Molaires supérieures : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent
 115 M1-2 : étranglement du protocône = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, toujours présent
 116 M1-2 : étranglement du protocône = 0, faible ; 1, puissant
 117 M1-2 : pli du paracône = 0, présent ; 1, absent
 118 M1-2 : pli du paracône = 0, puissant ; 1, faible
 119 M1-2 : pli du métacône = 0, présent ; 1, absent
 120 M1-2 : métastyle = 0, court ; 1, allongé
 121 M1-2 : métalophe = 0, long ; 1, court
 122 M1-2 : profil postérieur de l'ectolophe = 0, rectiligne ; 1, concave
 123 M1-2 : cristella = 0, absente ; 1, plutôt présente ; 2, toujours présente
 124 M1-2 : cingulum postérieur = 0, continu ; 1, bas et réduit
 125 M1 : métalophe = 0, continu ; 1, hypocône individualisé
 126 M1 : antécrochet-hypocône = 0, toujours séparés ; 1, parfois reliés ; 2, toujours reliés
 127 M1 : postfossette = 0, présente ; 1, souvent absente
 128 M2 : sillon à la base du protocône, côté lingual = 0, toujours absent ; 1, parfois présent ; 2, toujours présent
 129 M2 : métalophe = 0, continu ; 1, hypocône individualisé
 130 M2 : mésostyle = 0, absent ; 1, présent
 131 M2 : mésostyle = 0, faible ; 1, puissant
 132 M2 : antécrochet et hypocône = 0, séparés ; 1, reliés
 133 M3 : ectolophe et métalophe = 0, distincts ; 1, fusionnés en ectométalophe
 134 M3 = 0, quadrangulaire ; 1, triangulaire
 135 M3 : étranglement du protocône = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours présent
 136 M3 : protocône = 0, en feuille de trèfle ; 1, digité
 137 M3 : protolophe = 0, transversal ; 1, étiré lingualement
 138 M3 : sillon postérieur sur l'ectométalophe = 0, présent ; 1, absent
 139 p2-3 : rugosités externes verticales = 0, absentes ; 1, présentes
 140 Dents jugales inférieures : sillon ectolophide = 0, marqué ; 1, mousse ; 2, anguleux
 141 Dents jugales inférieures : sillon ectolophide = 0, amorti au collet ; 1, net jusqu'au collet
 142 Dents jugales inférieures : trigonide = 0, anguleux ; 1, arrondi
 143 Dents jugales inférieures : trigonide = 0, dièdre obtus ou droit ; 1, dièdre aigu
 144 Dents jugales inférieures : métaconide = 0, lié au métalophide ; 1, étranglé
 145 Dents jugales inférieures : entoconide = 0, lié à l'hypolophide ; 1, étranglé
 146 Prémolaires inférieures : débouché lingual de la vallée postérieure = 0, arrondi et en U ; 1, étroit et en V
 147 Prémolaires inférieures : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent

- 148 Prémolaires inférieures : cingulum lingual = 0, réduit (boutons) ; 1, continu
 149 Prémolaires inférieures : cingulum labial = 0, présent ; 1, absent
 150 Prémolaires inférieures : cingulum labial = 0, continu ; 1, réduit (boutons)
 151 d1 (chez l'adulte) = 0, toujours présente ; 1, plutôt présente ; 2, toujours absente ; 3, toujours absente
 152 d1 = 0, toujours biradiculée ; 1, plutôt biradiculée ; 2, toujours uniradiculée
 153 p2 = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente
 154 p2 : paralophide = 0, isolé en éperon ; 1, recourbé, sans constriction
 155 p2 : paraconide = 0, développé ; 1, réduit
 156 p2 : vallée postérieure = 0, ouverte lingualemment ; 1, plutôt fermée ; 2, toujours fermée
 157 Molaires inférieures : cingulum lingual = 0, toujours présent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours absent
 158 Molaires inférieures : cingulum lingual = 0, réduit (boutons) ; 1, continu
 159 Molaires inférieures : cingulum labial = 0, toujours présent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours absent
 160 Molaires inférieures : cingulum labial = 0, continu ; 1, réduit (boutons)
 161 Molaires inférieures : hypolophide = 0, transversal ; 1, oblique ; 2, presque sagittal
 162 m2-3 : sillon lingual entoconide = 0, absent ; 1, présent
 163 DI1 = 0, présente ; 1, absente
 164 DI2 = 0, présente ; 1, absente
 165 D2 : mésostyle = 0, présent ; 1, absent
 166 D3-4 : mésostyle = 0, absent ; 1, présent
 167 D2 : muraille interne = 0, absente ; 1, présente
 168 D2 : plis secondaires = 0, absents ; 1, présents
 169 D2 : mésolophe = 0, absent ; 1, présent
 170 di1 = 0, présente ; 1, absente
 171 di2 = 0, présente ; 1, absente
 172 D inférieures : étranglement du métaconide = 0, présent ; 1, absent
 173 D inférieures : étranglement de l'entoconide = 0, absent ; 1, présent
 174 D inférieures : pli du protoconide = 0, présent ; 1 absent
 175 d1 (chez le juvénile) = 0, présente ; 1, absente
 176 d2-3 : rugosités verticales externes = 0, absentes ; 1, présentes
 177 d2-3 : repli ectolophide = 0, présent ; 1, absent
 178 d2 : sillon antérieur ectolophide = 0, absent ; 1, présent
 179 d2 : paralophide = 0, simple ; 1, dédoublé
 180 d2 : vallée postérieure = 0, toujours ouverte ; 1, plutôt ouverte ; 2, plutôt fermée ; 3, toujours fermée
 181 d3 : paralophide = 0, dédoublé ; 1, simple
 182 d3 : sillon lingual entoconide = 0, toujours absent ; 1, parfois présent ; 2, toujours présent

Caractères du squelette postcrânien

- 183 Atlas : forme du canal rachidien = 0, en ampoule ; 1, en champignon
 184 Atlas : fosse alaire = 0, absente ; 1, présente
 185 Atlas : foramen vertebrale lateralis = 0, absent ; 1, présent
 186 Atlas : cavités condyliennes = 0, en virgule ; 1, réniformes
 187 Atlas : facette axoïdienne = 0, rectiligne ; 1, sigmoïde ; 2, concave transversalement
 188 Atlas : foramen transversarium = 0, présent ; 1, absent
 189 Atlas : foramen transversarium = 0, dans la continuité de l'articulation ; 1, masqué par l'articulation
 190 Omoplate = 0, allongée ($150 \leq I_{sc} \leq 200$) ; 1, très allongée ($I_{sc} \geq 200$) ; 2, spatulée ($I_{sc} \leq 150$)
 191 Omoplate : cavité glénoïde = 0, ovale ; 1, bord médial rectiligne
 192 Humérus : trochiter = 0, haut ; 1, bas
 193 Humérus : fossa olecrani = 0, haute ; 1, basse
 194 Humérus : articulation distale en vue articulaire = 0, en coquetier ; 1, en sablier
 195 Humérus : cicatrice trochléenne = 0, absente ; 1, présente
 196 Humérus : gouttière distale sur l'épicondyle = 0, absente ; 1, présent
 197 Radius : bord antérieur de l'articulation proximale = 0, rectiligne ; 1, en « M »
 198 Radius : bord médial de la diaphyse = 0, rectiligne ; 1, concave
 199 Radius : facettes proximales pour le cubitus = 0, toujours séparées ; 1, plutôt séparées ; 2, plutôt fusionnées ; 3, toujours fusionnées
 200 Radius : insertion du biceps brachial = 0, superficielle ; 1, très déprimée
 201 Radius-cubitus = 0, indépendants ; 1, en contact et parfois soudés
 202 Radius : coulisse des extenseurs du carpe = 0, profonde et large ; 1, faiblement développée

- 203 Radius-cubitus : deuxième articulation distale = 0, absente ; 1, présente
- 204 Radius : expansion postérieure de la facette pour le scaphoïde = 0, basse ; 1, haute
- 205 Cubitus : angle diaphyse/olécrane = 0, ouvert ; 1, fermé
- 206 Scaphoïde : articulation postéro-proximale avec le semi-lunaire = 0, présente ; 1, contact ou absente
- 208 Scaphoïde : facette pour le trapèze = 0, grande ; 1, petite
- 209 Scaphoïde : facette magnum en vue latérale = 0, concave ; 1, plane
- 210 Scaphoïde : $H_{ant} - H_{post} = 0$, identiques ; 1, $H_{ant} < H_{post}$
- 211 Semi-lunaire : articulation avec le cubitus = 0, absente ; 1, présente
- 212 Semi-lunaire : bord distal de la face antérieure = 0, pointu ; 1, arrondi
- 213 Semi-lunaire : face antérieure = 0, carénée ; 1, mousse
- 214 Pyramidal : articulation distale pour le semi-lunaire = 0, symétrique ; 1, dissymétrique ; 2, en L couché
- 215 Pyramidal : articulation distale = 0, triangulaire ; 1, elliptique
- 216 Trapézoïde : bord proximal en vue antérieure = 0, symétrique ; 1, dissymétrique
- 217 Magnum : bord proximal de la face antérieure = 0, subrectiligne ; 1, concave
- 218 Magnum : échancrure de la face médiale = 0, absente ; 1, présente
- 219 Magnum : échancrure de la face médiale = 0, superficielle ; 1, plutôt superficielle ; 2, toujours profonde
- 220 Magnum : tubérosité postérieure = 0, courte ; 1, allongée
- 221 Magnum : tubérosité postérieure = 0, recourbée ; 1, rectiligne
- 222 Unciforme : contact facettes pyramidal/Mc V = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, toujours présent
- 223 Unciforme : expansion postérieure de la facette pour le pyramidal = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente
- 224 Mc II : facette pour le magnum = 0, réniforme ; 1, en bande
- 225 Mc II : facette antérieure Mc III = 0, présente ; 1, parfois absente
- 226 Mc II : facette postérieure Mc III = 0, toujours absente ; 1, parfois présente ; 2, toujours présente
- 227 Mc II : jonction facettes Mc III = 0, absente ; 1, présente
- 228 Mc II : facette trapèze = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente
- 229 Mc III : facette magnum en vue antérieure = 0, apparente ; 1, invisible
- 230 Mc IV : face proximale = 0, trapézoïdale ; 1, pentagonale ; 2, triangulaire
- 231 Mc V = 0, fonctionnel ; 1, vestigial
- 232 Métacarpiens : insertion du muscle extenseur du carpe = 0, plane ; 1, en relief
- 233 Coxal : cavité cotyloïde = 0, ovoïde à circulaire ; 1, subtriangulaire
- 234 Fémur : grand trochanter = 0, haut ; 1, bas
- 235 Fémur : tête = 0, régulièrement hémisphérique ; 1, pincée médialement
- 236 Fémur : surface d'épiphyse de la tête = 0, plane ; 1, avec « croissant de lune »
- 237 Fémur : fovea capitis = 0, présente ; 1, absente
- 238 Fémur : fovea capitis = 0, haute et étroite ; 1, basse et large
- 239 Fémur : troisième trochanter = 0, développé ; 1, très développé
- 240 Fémur : lèvres médiale de la trochlée et diaphyse = 0, en rupture ; 1, rampe
- 241 Fémur : bord proximal de la trochlée rotulienne = 0, échancré ; 1, rectiligne
- 242 Tibia : sillon antérodistal = 0, présent ; 1, absent
- 243 Tibia : coulisse médiodistale = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente
- 244 Tibia : coulisse médiodistale = 0, superficielle ; 1, profonde
- 245 Tibia/péroné = 0, indépendants ; 1, en contact et parfois soudés
- 246 Tibia : apophyse postérieure = 0, haute ; 1, basse
- 247 Tibia : apophyse postérieure = 0, pointue ; 1, arrondie
- 248 Péroné : position de l'articulation proximale = 0, basse ; 1, haute
- 249 Péroné : extrémité distale = 0, grêle ; 1, robuste
- 250 Péroné : coulisse latérodistale = 0, faiblement imprimée ; 1, profonde
- 251 Péroné : position de la coulisse latérodistale = 0, postérieure ; 1, médiane
- 252 Astragale : rapport DT/H = 0, inférieur à 1 ; 1, compris entre 1 et 1,20 ; 2, supérieur ou égal à 1,20
- 253 Astragale : rapport DAP/H = 0, faible ($< 0,65$) ; 1, élevé ($\geq 0,65$)
- 254 Astragale : orientation de la facette pour le péroné = 0, subverticale ; 1, oblique
- 255 Astragale : facette pour le péroné = 0, plane ; 1, concave
- 256 Astragale : collum tali = 0, haut ; 1, bas
- 257 Astragale : butée postérieure sur la facette pour le cuboïde = 0, présente ; 1, absente
- 258 Astragale : bord caudal de la trochlée en vue proximale = 0, sinueux ; 1, subrectiligne
- 259 Astragale : orientation trochlée/articulation distale = 0, très oblique ; 1, peu oblique
- 260 Astragale : expansion de la facette Cc 1 = 0, toujours présente ; 1, parfois absente

- 261 Astragale : expansion de la facette Cc 1 = 0, toujours basse et large ; 1, plutôt basse et large ; 2, toujours haute et étroite
- 262 Astragale : face Cc 1 = 0, très concave ; 1, presque plane
- 263 Astragale : facettes Cc 2-Cc 3 = 0, toujours indépendantes ; 1, plutôt indépendantes ; 2, plutôt fusionnées ; 3, toujours fusionnées
- 264 Calcanéum : facette péroné = 0, toujours absente ; 1, plutôt absente ; 2, plutôt présente ; 3, toujours présente
- 265 Calcanéum : facette tibia = 0, toujours absente ; 1, parfois présente ; 2, toujours présente
- 266 Calcanéum : tuber calcanei = 0, massif ; 1, élancé
- 267 Calcanéum : insertion muscle long péronier = 0, marquée ; 1, effacée
- 268 Naviculaire : section transversale = 0, losange ; 1, rectangle
- 269 Cuboïde : face proximale = 0, ovale ; 1, en éventail
- 270 Ectocunéiforme : processus postérolatéral = 0, faible ; 1, très développé
- 271 Mt III : bord proximal de la face antérieure = 0, rectiligne ; 1, concave ; 2, sigmoïde
- 272 Mt III : facette postérieure Mt II = 0, présente ; 1, absente
- 273 Mt III : facettes pour le Mt IV = 0, distinctes ; 1, parfois reliées
- 274 Mt III : élargissement distal de la diaphyse chez l'adulte = 0, absent ; 1, présent
- 275 Mt III : facette pour le cuboïde = 0, absente ; 1, présente
- 276 Mt III : facette pour le cuboïde = 0, petite ; 1, grande
- 277 Mt IV : tubérosité postéroproximale = 0, isolée ; 1, en bande
- 278 Phalange 1 Mt III : surfaces d'insertion paires = 0, latérales ; 1, plutôt antérieures
- 279 Membres = 0, graciles ; 1, brachypodes
- 280 Métapodes : reliefs intermédiaires = 0, hauts et tranchants ; 1, bas et mous
- 281 Métapodes centraux : tubercule postérodistant sur la diaphyse = 0, absent ; 1, présent
- 282 Métapodes : insertion des muscles interosseux = 0, longue ; 1, courte.