

***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 Sartaaf (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 ; $\approx$ 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 [Menocerotina, 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; $\approx$ 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).

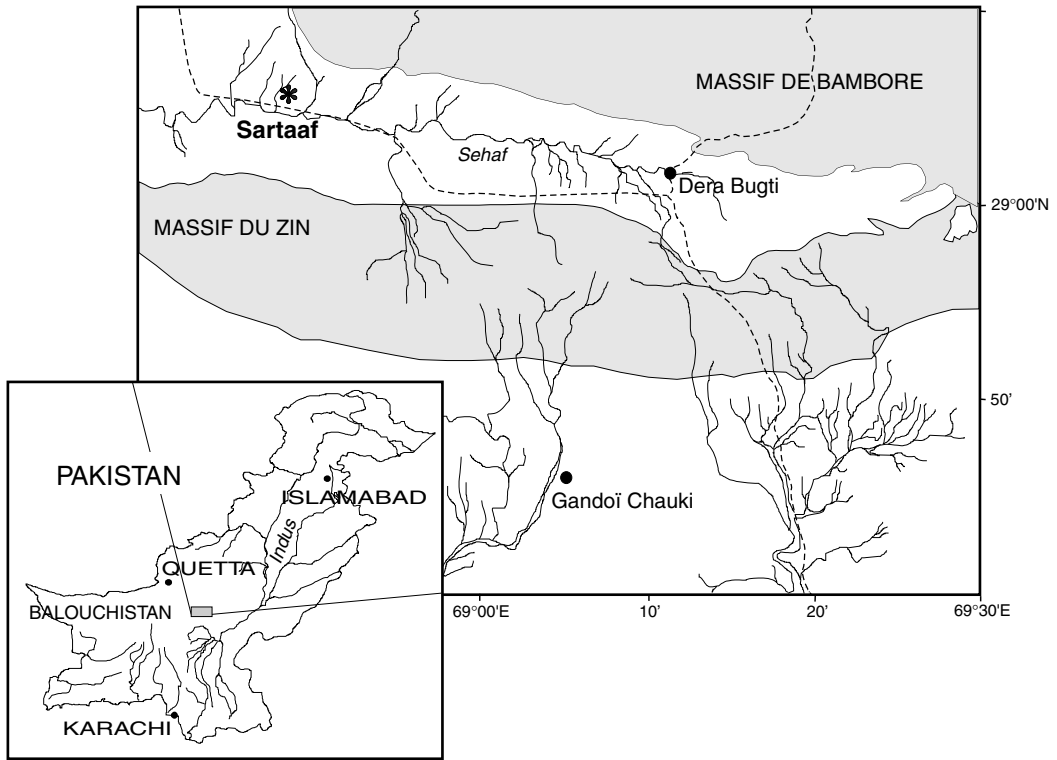


Fig. 1. — Localisation du gisement de Sartaaft (Collines Bugti, Balouchistan, Pakistan).

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 Sartaaft (Figs 1 ; 2). La liste faunique provisoire de Sartaaft, 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>Gaindatherium 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>Hoploaceratherium 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 ; Hünemann 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 rhinocerotidé de Sartaa, 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 rhinocerotidés 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-

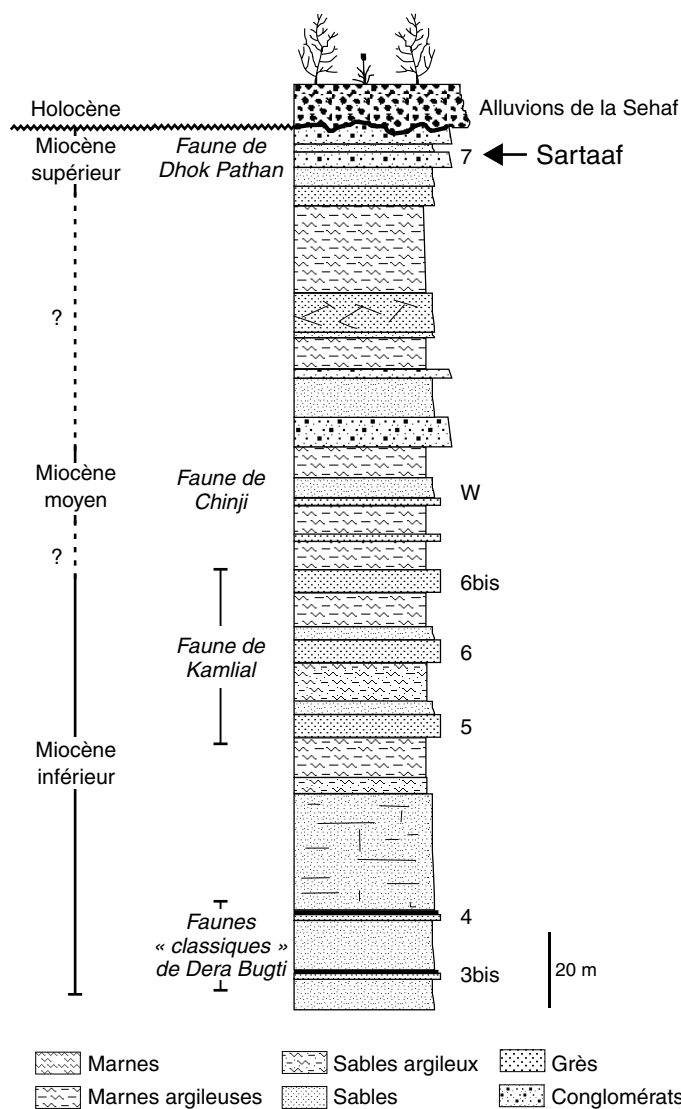


Fig. 2. — Coupe synthétique du Néogène du Synclinal de Dera Bugti (Collines Bugti, Balouchistan, Pakistan). Le gisement de Sartaa est indiqué par une flèche. Complété d'après Welcomme *et al.* (1997, 1999, 2001).

tion des spécimens examinés – est détaillé dans le Tableau 1, pour les taxons terminaux n'apparaissant pas dans Antoine (2002, 2003).

MÉTHODES

L'analyse phylogénétique est fondée sur les 282 caractères anatomiques décrits pour la phylogénie des rhinocérotidés élastothériinés par

Antoine (2002, 2003). Ces caractères ont été contrôlés chez 32 espèces de périssodactyles cératomorphes. L'enracinement est effectué à l'aide de quatre extra-groupes : le tapir actuel *Tapirus terrestris* Linné, 1758, le rhinocérotoïde éocène *Hyrachyus eximius* Leidy, 1871 et les rhinocerotidés oligocènes *Trigonias osborni* Lucas, 1900 et *Ronzotherium filholi* (Osborn, 1900).

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 *Teleoceratina* Hay, 1902 : l'analyse inclut ainsi les cinq espèces actuelles de rhinocéros, dont *Rhinoceros unicornis* Linné, 1758, de même que les rhinocérotinés *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* (Répin, 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 simorrese* (Lartet, 1851), désignée à partir de *Rhinoceros simorrese* 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. simorrese* – 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) ; calcaneum d. (BSP 1956 II 418) ; calcaneum 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 parolophide 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 parolophide, 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 parolophide 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 parolophide sagittal, vallée du trigonide superficielle, déterminant un « faux-

TABLEAU 2. — *Alicornops complanatum* (Heissig, 1972) n. comb. et *A. simorreense* (Lartet, 1851), dimensions comparées des segments de rangées dentaires inférieures (en mm). Pour chaque mesure, la colonne de gauche (en gras) correspond à la rangée dentaire Pak 1606, Sartaa (Miocène supérieur, Collines Bugti, Balouchistan). *, d'après Heissig (1972 : 64, tabl. 31) ; **, d'après Guérin (1980 : 248, tabl. 50) ; ***, d'après Cerdeño & Sánchez (2000 : 281, tabl. 2).

L p2-4			L p3-4		L m1-3			L p2-m3			
A. c.	A. s.		A. c.	A. s.	A. c.	A. s.		A. c.	A. s.		
*	**			**	*	**		*	**	***	
83	83-85	78-88,5	63	55-64	111	108-120	97,5-121	194	190-206	174,5-205	182-195

TABLEAU 3. — *Alicornops complanatum* (Heissig, 1972) n. comb., dimensions comparées des dents inférieures. Pour chaque dent, la colonne de gauche (en gras) correspond aux dimensions de la rangée dentaire Pak 1606, Sartaa (Miocène supérieur, Collines Bugti, Balouchistan) et la colonne de droite (en italique) à celles des restes de la Formation Dhok Pathan (« Middle Siwaliks » du Pakistan ; d'après Heissig [1972 : 64, tabl. 31]). Abréviations : H, hauteur de la couronne ; l, largeur ; L, longueur.

	p2		p3		p4		m1		m2		m3	
L	20	19-22	30	28-30	34,5	31-35	(35)	32-35	40,5	36-39	40	36-38
l ant	11	12-13	(15,5)	16-19	21	21-22	-	21-25	21	22-26	21	22-23
l post	(12)	15-16	20	21-24	21,5	25-26	-	23-27	(23,5)	23-27	21,5	24-25
H	(19)	-	22	-	23	-	(24)	36-39	27	25-34	33,5	(20)-32

fond », cingulum labial puissant et continu, absence de cingulum lingual et de constriction sur les conides linguaux (Fig. 3), faibles dimensions générales (Tableaux 2 ; 3). L'appartenance à « *C. i.* » *complanatum* ne fait d'ailleurs aucun doute tant la ressemblance est frappante avec l'holotype de ce taxon, une mandibule décrite et figurée par Heissig (1972 : 63-65 ; pl. 8, figs 1, 2), et découverte en association avec le palais du même individu près du village de Dhok Pathan, au nord du Pakistan (Heissig 1972 : 61-63 ; pl. 7, fig. 12). « *C. i.* » *complanatum* est également connu par quelques éléments du squelette appendiculaire (humérus, tibia, calcanéum, naviculaire, Mt II, Mt IV), qui indiquent un animal de dimensions réduites et aux membres trapus (Heissig 1972).

L'espèce *Chilotherium intermedium* est fondée sur une M2 droite (IMC n° C. 34) rapportée à « *Rhinoceros sivalensis* Falc. & Caut., var. *intermedius* Lyd. » et provenant des « Lower Siwaliks of Sind » (Miocène moyen ; Lydekker 1884 : 5 ; pl. 1, fig. 3). Matthew (1929) élève ensuite cette « variété » au rang d'espèce et la rapporte au genre *Chilotherium*, nommé par Ringström (1924) pour des rhinocéros inermes du Miocène supé-

rieur de Chine et du pourtour méditerranéen. Cette attribution générique est suivie par Colbert (1935) qui décrit des spécimens supplémentaires provenant également de la région des Siwaliks et conservés à l'AMNH. Sur la base de nouveaux spécimens récoltés dans le Néogène des Siwaliks lors des expéditions Dehm-Oettingen-Vidal en 1955-1956, Heissig (1972) propose ensuite une diagnose émondée de *C. intermedium* (Heissig 1972 : 61, traduction POA) : « petite espèce du genre *Chilotherium*, dépourvue de symphyse mandibulaire élargie et de dents jugales subhypodontes ; dents jugales supérieures dotées d'un puissant parastyle sagittal et d'un épais pli du paracône ; sillon du parastyle profond ; cingulum lingual faiblement développé ; prémolaires supérieures molariformes ; P2 et p2 réduites ». En outre, Heissig (1972) scinde *C. intermedium* en deux sous-espèces : *C. intermedium intermedium* (Lydekker, 1884), restreinte aux formations Chinji et Nagri (Miocène moyen et base du Miocène supérieur), et *C. i. complanatum*, représentée dans les gisements de la Formation Dhok Pathan (Miocène supérieur et base du Pliocène). *C. i. complanatum* est distinguée de la sous-espèce type par la faiblesse de l'antécrochet et l'absence

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 subhypsodonte, 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, chilothers). La topologie de l'arbre est très proche de celle de l'arbre de consensus strict proposé par Antoine (2003) pour les rhinocerotidés 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.

[illegible]

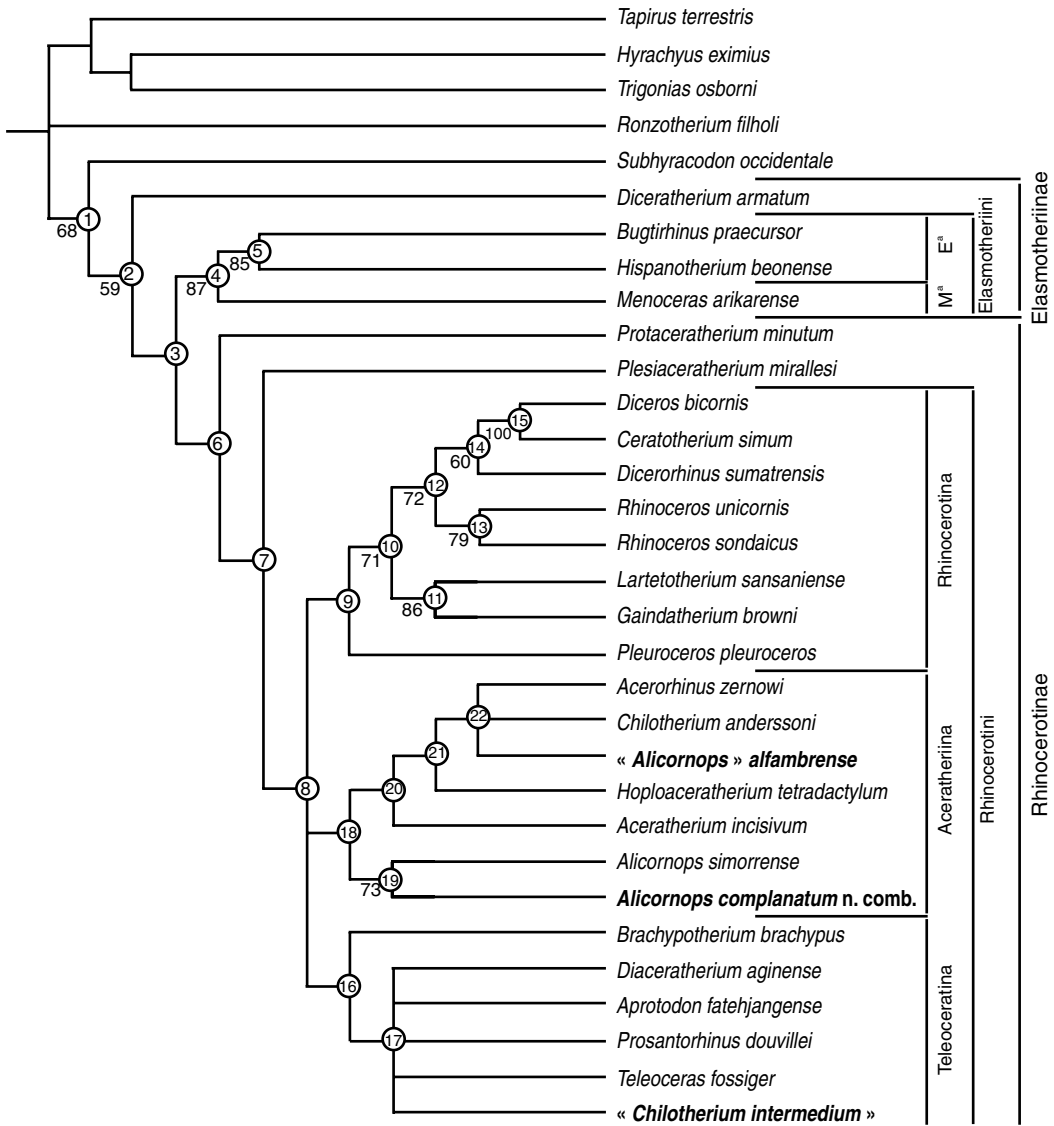


FIG. 4. — Arbre de consensus strict des six arbres également parcimonieux (1330 pas ; IC = 0,2639 ; IR = 0,4745) obtenus avec Hsearch de PAUP 4.0b10 (« stepwise addition », 100 réplifications ; Swofford 1998). Les nombres encadrés (de 1 à 22) sont les numéros des nœuds. Les nombres situés au-dessous des branches correspondent aux valeurs de bootstrap (500 réplifications ; 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**, Menocerotina.

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 ectométalophe 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 postérop proximale 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 processus 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 simplésiomorphies 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 [*Gaindatherium 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 33 0	2 33 0	3 16 37	4 50 50	5 0 100	6 33 33	7 100 100	8 100 100	9 100 100	10 12 30	11 6 44	12 25 66	13 4 0	14 25 0	15 9 30	16 2 50	17 7 40	18 11 40	19 12 16	20 10 27	21 2 50	22 5 20	23 6 16	24 2 100
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 25 66	3 33 33	2 50 85	1 100 100	5 20 0	2 50 0	1 100 100	0 100 100	1 100 100	7 14 25	10 20 50	10 20 20	4 25 50	4 25 40	3 33 66	6 16 37	1 100 100	5 40 57	0 100 100	8 12 0	6 16 16	3 33 75	5 20 55	4 25 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 14 33	5 20 50	2 50 0	1 100 100	11 18 43	6 33 63	4 25 0	7 14 14	3 33 71	3 33 33	6 33 50	5 40 50	3 33 33	4 25 57	4 25 40	0 100 100	7 14 57	1 100 100	7 28 37	5 20 20	0 100 100	6 33 33	3 40 60	5 5 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 50 83	1 100 100	2 50 66	4 25 50	5 20 50	1 100 100	2 50 0	4 25 62	2 50 0	2 50 0	15 20 57	6 33 71	11 18 18	5 20 50	12 25 40	4 25 57	4 25 25	5 60 0	6 33 50	1 100 100	0 100 100	10 30 41	4 25 40	0 100 100
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 14 50	2 50 0	6 16 61	11 18 43	13 23 50	9 33 25	1 100 100	2 50 0	14 21 47	0 100 100	11 27 57	4 25 25	10 30 70	14 21 59	6 50 80	11 18 25	6 33 20	14 21 57	9 33 75	3 33 33	2 50 0	9 11 20	4 25 70	2 50 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 14 50	7 14 50	0 100 100	3 33 0	5 20 66	2 50 0	0 100 100	3 66 0	9 11 11	6 16 28	0 100 100	0 100 100	1 100 100	5 20 69	12 25 67	1 100 100	1 100 100	4 25 40	3 33 0	7 28 28	0 100 100	7 14 57	7 14 45	9 11 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
1 100 100	5 20 42	16 18 62	3 33 0	6 16 58	5 20 50	19 15 33	10 20 50	1 100 100	5 20 60	2 50 0	5 40 0	15 20 52	2 50 0	16 18 45	3 33 50	5 40 57	2 50 0	2 50 0	1 100 100	6 16 28	3 33 50	0 100 100	4 25 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
1 100 100	2 50 0	1 100 100	4 25 0	3 33 0	3 33 0	1 100 100	3 33 33	4 25 50	5 20 33	6 16 16	7 42 50	4 25 0	3 66 66	4 25 25	3 33 0	4 25 25	1 100 100	5 40 25	5 20 33	1 100 100	6 33 50	5 20 50	1 100 100
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 16 37	4 25 40	1 100 100	7 14 33	3 33 33	3 33 0	20 15 28	3 33 50	6 16 28	3 33 33	2 50 0	4 25 57	5 16 50	2 50 80	6 16 50	8 12 12	4 25 0	9 11 27	4 25 40	8 12 36	7 14 40	7 28 61	2 50 50	3 33 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
0 100 100	5 20 33	5 40 0	6 16 28	4 25 0	8 25 50	11 27 20	4 25 66	1 100 100	7 28 66	3 33 71	7 28 54	1 100 100	9 22 58	5 20 50	2 50 91	1 100 100	5 20 50	2 50 50	1 100 100	1 100 100	6 16 16	4 25 40	2 50 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 33 60	7 14 33	7 28 44	5 20 20	3 33 0	4 25 40	7 14 40	4 25 50	3 33 81	4 25 66	4 25 57	7 28 28	3 33 33	8 12 30	2 50 0	4 25 70	3 33 50	5 20 50	4 25 66	3 33 60	11 18 0	1 100 100	17 17 44	12 25 59
265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282						
7 28 54	2 45 50	5 50 50	7 14 25	3 33 0	1 100 100	10 20 33	3 33 33	0 100 100	3 33 66	7 14 33	2 50 0	2 50 83	2 50 66	3 33 50	3 33 50	1 100 100	5 20 50						

TABLEAU 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) :	<u>73 ⁽¹⁾</u> , 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⁾ , <u>277 ⁽¹⁾</u> ,
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⁾ , <u>232 ⁽¹⁾</u> , -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⁾ , <u>27 ⁽¹⁾</u> , 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⁾ , <u>111 ⁽²⁾</u> , -125 ⁽⁰⁾ , -135 ⁽⁰⁾ , 151 ⁽²⁾ , 216 ⁽¹⁾ , 256 ⁽¹⁾ , <u>277 ⁽¹⁾</u> ,
13 (<i>Rhinoceros</i>) :	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⁾ , <u>-232 ⁽⁰⁾</u> , 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⁾ , <u>-249 ⁽⁰⁾</u> , 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 (<i>Alicornops</i>) :	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* [*Hoploceratherium 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 ciment 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 rhinocerotid 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 calcaneum (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 paroccipitalis sont fusionnés à leur base (IR = 0,75 ; réversion unique) ; les I1 (IR = 0,75) et i1 (IR = 0,50) sont absentes (perdues) ; une médifosse 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.

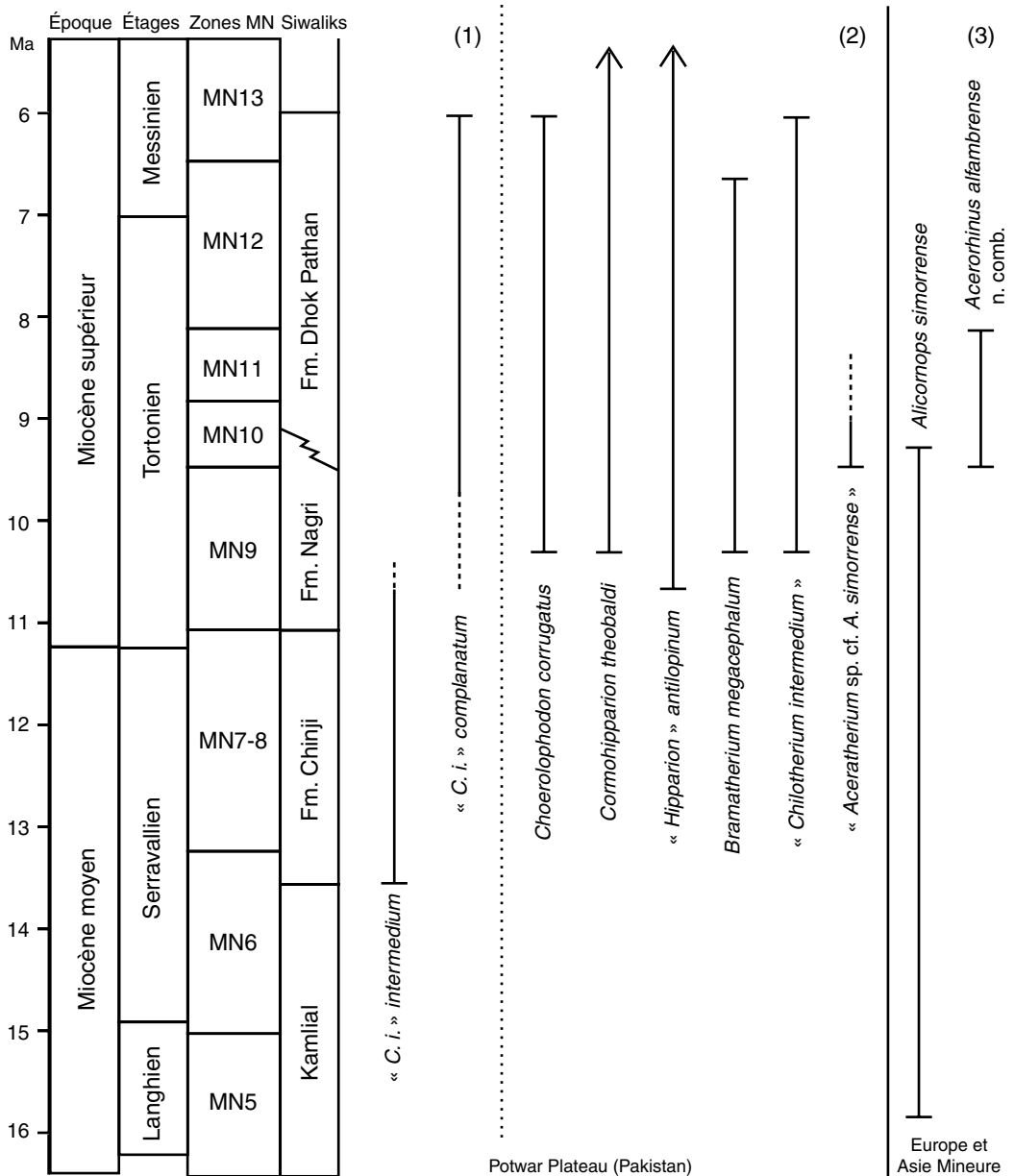


Fig. 5. — Corrélations chronostratigraphiques pour le Miocène moyen et supérieur des Siwaliks du Pakistan. D'après Pilbeam *et al.* (1979, 1996) et Johnson *et al.* (1985). À droite des cartouches, les trois colonnes délimitées par des traits pointillés correspondent respectivement à l'extension stratigraphique : 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'Aquitaniens de l'Agenais. Rongeurs-carnivores-périssodactyles. *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*" *tetractadactylum* (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 Nashornskelette (*Aceratherium incisivum* Kaup 1832) aus dem Jungtertiär vom Höwenegg 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, dolichocéphale ($l/L \times 100 < 50$) ; 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 coronoïde = 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 : ciment = 0, absent ; 1, présent
 66 Dents jugales : ciment = 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, plutôt 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 : $H_{\text{ant}} - H_{\text{post}} = 0$, identiques ; 1, $H_{\text{ant}} < H_{\text{post}}$
 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 médiales 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 médiolabiale = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente
 244 Tibia : coulisse médiolabiale = 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 postérop proximale = 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 mousses
- 281 Métapodes centraux : tubercule postérodistant sur la diaphyse = 0, absent ; 1, présent
- 282 Métapodes : insertion des muscles interosseux = 0, longue ; 1, courte.