

# Phylogénie du rhinocérotyde *Diaceratherium* Dietrich, 1931 (Mammalia, Perissodactyla)

Alba Boada Saña



Mémoire de Master 2 Paléontologie Paléobiologie et Phylogénie (2007-2008)

*Institut des Sciences de l'Évolution, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier 2*

Effectué sous la direction de :

**Pierre-Olivier Antoine** (Laboratoire des Mécanismes et Transferts en Géologie, Université de Toulouse, CNRS-IRD-OMP),

**Francis Duranthon** (Laboratoire d'étude et de conservation du patrimoine, Université de Toulouse) et

**Sophie Hervet** (Association Rhinopolis, Gannat)

**Illustration en couverture** : crâne de *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853) provenant de l'Oligocène terminal ou du Miocène basal de Bézac (Ariège), conservé dans les collections de l'Université de Toulouse. Vue occlusale. L'échelle est en centimètres.

## RÉSUMÉ

Les Teleoceratina forment un groupe de rhinocérotidés aux membres généralement brachypodes, connu depuis l'Oligocène supérieur jusqu'au Miocène terminal en Eurasie, Afrique et Amérique du Nord (Heissig, 1999 ; Antoine *et al.*, 2000). Les 282 caractères anatomiques définis par Antoine (2002) sont contrôlés chez tous les représentants de *Diaceratherium* et chez les espèces les mieux représentées des autres genres de téléocératinés (*Prosantorhinus*, *Brachypotherium* et *Teleoceras*). Ces taxons sont ensuite intégrés dans une analyse de parcimonie pour la première fois focalisée sur ce groupe supra-générique. Un seul arbre parcimonieux est obtenu par recherche heuristique de Hennig86 et PAUP 4.0 (1214 pas ; IC=0,28 ; IR=0,44). La topologie du cladogramme parcimonieux est de la forme [Rhinocerotidae [Elasmotheriinae [Rhinocerotinae [Aceratheriini [Rhinocerotini [Rhinocerotina [Teleoceratina]]]]]]]. Les relations phylogénétiques obtenues au sein des Teleoceratina sont de la forme [*B. perimense* [*B. brachypus* [[*T. fossiger*, *P. douvillei*] [*D. fatehjangense* [*D. aurelianense* [*D. lamilloquense* [*D. aginense*, *D. lemanense*]]]]]]]. Le nouveau binom *Diaceratherium fatehjangense* n. comb. est proposé pour « *Teleoceras fatehjangense* (Pilgrim, 1910) », qui apparaît comme groupe frère des autres *Diaceratherium* et ne peut plus être attribué à *Brachypotherium* ou à *Teleoceras*. En accord avec Bonis (1973) et Antoine *et al.* (2006), les résultats obtenus confirment que l'espèce *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902) doit être considérée comme un synonyme junior de *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853). Deux espèces de *Diaceratherium*, *D. lemanense* et *D. aginense*, sont associées dans l'Aquitainien inférieur de Gannat et de Paulhiac (MN 1), ce qui contredit l'hypothèse de lignée anagénétique considérée jusqu'alors pour le genre *Diaceratherium*.

MOTS CLÉS : Mammalia, Rhinocerotidae, Teleoceratina, *Diaceratherium*, analyse de parcimonie, phylogénie, *Diaceratherium fatehjangense* n. comb. , Oligocène supérieur – Miocène terminal, Eurasie.

## RESUMEN

Los Teleoceratina forman un grupo de rinocerontes con los miembros por lo general braquipedos, conocido desde el Oligoceno superior al Mioceno terminal en Eurasia, África y América del Norte (Heissig, 1999 ; Antoine *et al.*, 2000). Los 282 caracteres anatómicos definidos por Antoine (2002) han sido controlados para todos los representantes de *Diaceratherium* y las especies mejor representadas de los otros géneros de Teleoceratina (*Prosantorhinus*, *Brachypotherium* y *Teleoceras*). A continuación los taxones han sido integrados en un análisis de parsimonia, representando el primer estudio focalizado sobre este grupo supra-générico. Un solo árbol parsimonioso ha sido obtenido mediante la búsqueda de heurística de Hennig86 y PAUP 4.0 (1214 pasos ; IC=0,28 ; IR=0,44). La topología del cladograma parsimonioso es de la forma [Rhinocerotidae [Elasmotheriinae [Rhinocerotinae [Aceratheriini [Rhinocerotini [Rhinocerotina [Teleoceratina]]]]]]]. Las relaciones filogenéticas obtenidas para los Teleoceratina son de la forma [*D. aurelianense* [*D. lamilloquense* [*D. aginense*, *D. lemanense*]]]]]]]. El nuevo binomio *Diaceratherium fatehjangense* n. comb. es propuesto para « *Teleoceras fatehjangense* (Pilgrim, 1910) », taxon que aparece como grupo hermano de los otros *Diaceratherium* por lo que no puede ser atribuido a *Brachypotherium* o a *Teleoceras*. De acuerdo con Bonis (1973) et Antoine *et al.* (2006), los resultados obtenidos confirman que la especie *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902) debe ser considerada como un sinónimo junior de *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853). Dos especies de *Diaceratherium*, *D. lemanense* y *D. aginense*, se encuentran en asociación en el Aquitaniense inferior de Gannat y de Paulhiac (MN 1), lo que contradice la hipótesis de una línea anagénética considerada hasta el momento para el género *Diaceratherium*.

PALABRAS CLAVE : Mammalia, Rhinocerotidae, Teleoceratina, *Diaceratherium*, análisis de parsimonia, filogenia, *Diaceratherium fatehjangense* n. comb. , Oligoceno superior – Mioceno terminal, Eurasia.



# SOMMAIRE

1. INTRODUCTION	1
2. MATÉRIEL ET MÉTHODES	2
2.1. Matériel disponible	2
2.2. Méthodes	3
2.2.1. Analyse phylogénétique	4
2.2.2. Nomenclature anatomique	5
2.2.3. Mesures	
3. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE (Teleoceratina)	5
4. ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE	10
4.1. Analyse de référence	10
4.2. Implications taxonomiques chez les Teleoceratina	19
4.3. Variations ontogénétiques	21
4.4. Diagnose émondée des <i>Diaceratherium</i>	22
5. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES	27
REMERCIEMENTS	28
BIBLIOGRAPHIE	29
ANNEXES 1 à 6	32



# 1. INTRODUCTION

Les Rhinocerotidae, connus depuis l'Éocène supérieur en Eurasie, sont très abondants au Cénozoïque moyen, avec une grande diversité spécifique et morphologique (Antoine *et al.*, 2003a). Aujourd'hui, seules subsistent cinq espèces en Asie et en Afrique, regroupées au sein des Rhinocerotina (*sensu* Antoine, 2002). Parmi les groupes frères possibles de ce clade (Fig. 1), les Teleoceratina forment un groupe de rhinocérotidés aux membres raccourcis (brachypodes), à l'allure hippopotamoïde et aux mœurs probablement amphibies connu depuis l'Oligocène supérieur jusqu'au Miocène terminal en Eurasie, Afrique et Amérique du Nord (Heissig, 1999 ; Antoine *et al.*, 2000). Même si plusieurs analyses phylogénétiques incluant des Teleoceratina sont parues depuis une quinzaine d'années (Cerdeño, 1995 ; Antoine, 2002 ; Antoine *et al.*, 2003b), aucune phylogénie focalisée sur les Teleoceratina n'est parue à ce jour. En particulier, le genre le plus ancien et le moins spécialisé du groupe, *Diaceratherium* Dietrich, 1931, devrait permettre d'affiner les relations phylogénétiques entre les différents groupes de Rhinocerotinae : Rhinocerotina, Teleoceratina et Aceratheriina (Fig.1 ; Antoine *et al.*, 2003b).

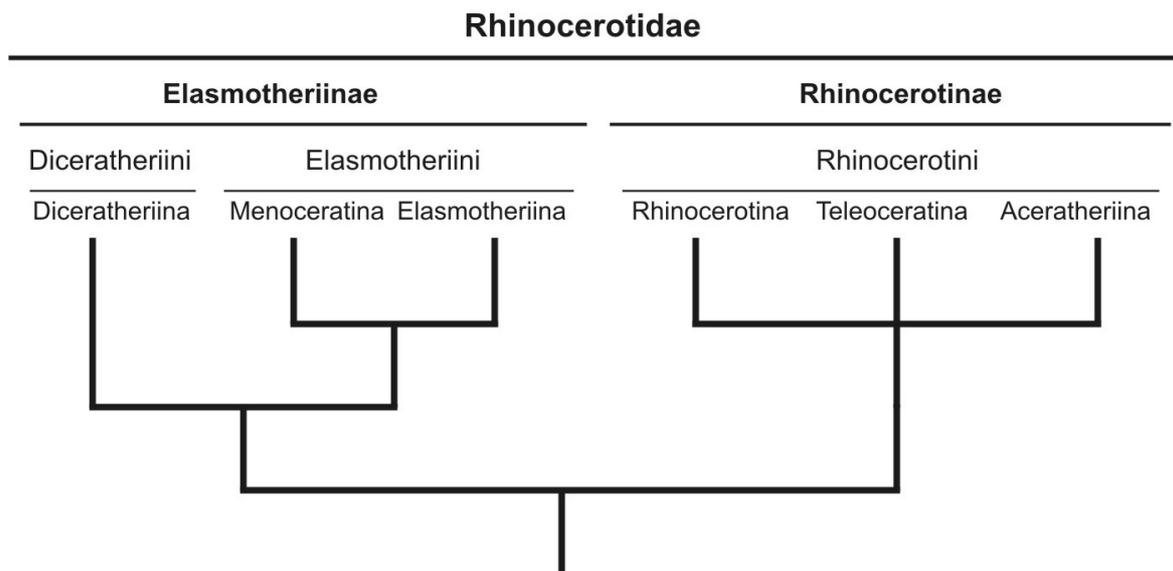


Fig. 1 : Relations phylogénétiques au sein des Rhinocerotidae, montrant les différents groupes supragénériques reconnus classiquement et l'ambiguïté des relations chez les Rhinocerotinae. D'après Antoine *et al.* (2003b).

Si l'on excepte une mention récente dans l'Oligocène supérieur de Thaïlande, *Diaceratherium* est classiquement restreint à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur d'Europe occidentale (Antoine *et al.*, 2000 ; Marivaux *et al.*, 2004). Selon Michel *et al.* (1987), Duranthon (1991) et Cerdeño (1993), la première occurrence de ce genre est située à la biozone MP29 avec *D. lamilloquense* Michel, 1983 ; au sommet de l'Oligocène et au Miocène basal (MP30-MN1) le genre est représenté par *D. lemanense*

(Pomel, 1853), dont *D. tomerdingense* (Dietrich, 1931) est un synonyme récent. Cette espèce est présente jusqu'à la fin de l'Aquitanien (MN1-MN2), où elle coexiste avec *D. aginense* (Répelin, 1917). Le brachypode *D. aurelianense* (Noel, 1866), qui en prend ensuite le relais, subsiste pendant la MN3 et le début de la MN4 en Europe. Durant cette dernière période, *Diaceratherium* coexiste avec les premières formes européennes attribuées à *Brachypotherium*, genre très brachypode qui va le remplacer du point de vue écologique (Fig. 2).

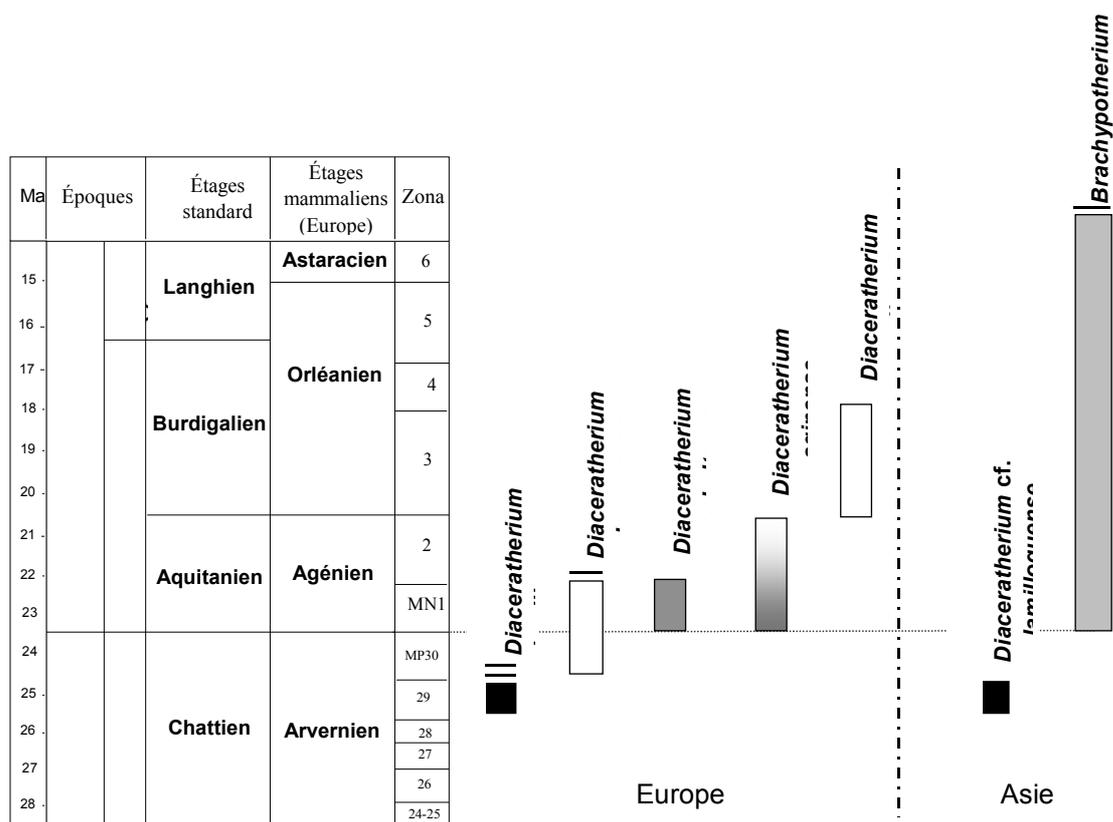


Fig. 2 — Correlations chronobiostratigraphiques pour l'Oligocène supérieur et le Miocène inférieur-moyen. D'après Pilbeam *et al.* (1979, 1996), Antoine *et al.* (2003a) et Marivaux *et al.* (2004). La ligne pointillée horizontale marque la limite MP30-MN1 ; celle pointillée verticale sépare les espèces du genre *Diaceratherium* connues en Europe et en Asie.

Ce travail consiste à contrôler les caractères anatomiques (crâniens, dentaires et postcrâniens) définis par Antoine (2002) chez tous les représentants de *Diaceratherium* et chez les espèces les mieux représentées des autres genres de téléocératins (*Prosantorhinus*, *Brachypotherium* et *Teleoceras*), afin de les intégrer dans une analyse de parcimonie. Cette analyse a pour objectif de proposer des relations de parenté entre les espèces de ce genre eurasiatique aux membres trapus, et de déterminer leurs affinités phylogénétiques, puis de les interpréter en termes de répartitions biostratigraphique et paléogéographique.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Matériel disponible

Pour réaliser cette étude, ont été analysés les spécimens conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse (MHNT), à l'Université Paul-Sabatier de Toulouse (UPS), dans les collections de l'Association Rhinopolis à Gannat (AR), au Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille (MHNM), et à l'Université de Provence d'Aix-Marseille I (UPM I). Des spécimens de *D. lemanense* et de *D. aginense*, en collection au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), et le squelette type de *Diaceratherium asphaltense*, en collection dans la faculté des sciences de l'Université de Lyon (FSL), ont été étudiés par le biais de photographies (Tableau 1).

La grande taille de l'échantillon disponible a permis de caractériser les variations intraspécifiques, notamment ontogénétiques, chez *D. lemanense*, *D. aginense* et *D. lamilloquense*. De telles variations avaient été mentionnées chez le téléocératiné *Prosantorhinus douvillei* et l'élasmothériiné *Hispanotherium beonense* par Antoine (2002).

<b>Taxon terminal</b>	<b>Contrôle des caractères : Observation directe // Bibliographie</b>
<i>Diaceratherium lemanense</i> (Pomel 1853)	AR ; MNHN ; MHNT ; MHNM // Viret 1929; Lavocat 1951; Michel 1983; Duranthon 1990 ; Osborn 1900; de Bonis 1973.
<i>Diaceratherium aurelianense</i> (Nouel 1866)	— // Osborn 1900; Mayet 1908; Ginsburg <i>et al.</i> 1981; Antunes et Ginsburg 1983; Cerdeño 1989; Cerdeño 1993; Antoine <i>et al.</i> 2000; Aguilar <i>et al.</i> 2003.
<i>Diaceratherium asphaltense</i> (Depéret et Douxami, 1902)	— // Matériel photographique du squelette type (en collection dans FSL).
<i>Diaceratherium aginense</i> (Répelin 1917)	AR ; MHNT; MHNM // Répelin 1917; Viret 1929; de Bonis 1973; Duranthon 1990.
<i>Diaceratherium lamilloquense</i> Michel 1983	MHNT // Michel 1983.
<i>Brachypotherium brachypus</i> (Lartet, 1837)	— // Osborn 1900; Cerdeño 1993; Antoine <i>et al.</i> 2000; Antoine 2002; Antoine <i>et al.</i> 2003b.
<i>Brachypotherium fatehjangense</i> (Pilgrim, 1910)	MHNT // Heissig 1972; Antoine <i>et al.</i> 2003b.
<i>Prosantorhinus douvillei</i> (Osborn, 1900)	— // Cerdeño <i>et al.</i> 1996; Mayet 1908 ; Wermelinger 1998 ; Ginsburg <i>et al.</i> 1981; Antoine <i>et al.</i> 2000; Antoine <i>et al.</i> 2002; Antoine <i>et al.</i> 2003b.

Tableau 1 — Modalités de contrôle des états de caractères pour les espèces de Teleoceratina intégrées dans l'analyse. La colonne « Observation directe » renseigne sur le lieu de conservation des spécimens observés directement pendant cette étude.

### 2.2. Méthodes

L'arrangement supragénérique correspond à celui établi dans la présente analyse phylogénétique. La méthodologie utilisée est celle d'Antoine (2002), notamment en ce qui concerne le traitement de la variabilité intraspécifique et l'intégration du groupe de branchement. Tous les caractères à états multiples

sont additifs (morphoclines), sauf les caractères 72, 94, 102, 140 et 187. Neuf changements d'état de caractère sont ici proposés, par rapport aux caractères déterminés par Antoine (2002) (annexe 1 : en gras).

Les stades nouveau-né et juvénile correspondent aux individus aux os non épiphysés et dotés de denture lactéale) et le stade sub-adulte à ceux dont les os sont majoritairement épiphysés et à la denture mixte (dents de lait et définitives). Les individus aux os épiphysés et dotés de denture définitive complètement fonctionnelle sont les seuls à être considérés comme adultes. Seul l'état des caractères de l'adulte ont été considérés dans l'analyse, sauf pour les caractères de la denture lactéale.

### 2.2.1. Analyse phylogénétique

L'enracinement est effectué à partir de quatre extra-groupes, comme dans Antoine (2002) et Antoine *et al.* (2003b) : le tapiridé actuel *Tapirus terrestris* Linné, 1758, le rhinocérotidé éocène *Hyrachyus eximius* Leidy, 1871 et les rhinocérotidés oligocènes *Trigonias osborni* Lucas, 1900 et *Ronzotherium filholi* (Osborn, 1900).

Pour le groupe de branchement (*sensu* Antoine 2002), ont été pris des représentants de chaque taxon supra-générique des deux sous-familles de rhinocérotidés (Antoine *et al.*, 2003b). Pour les Elasmotheriinae, ont été intégrés *Diceratherium armatum* Marsh, 1875 (Diceratheriini), *Menoceras arikareense* (Barbour, 1906) (Menoceratina) et *Hispanotherium beonense* (Antoine, 1997) (Elasmotheriina). Outre les Teleoceratina, détaillés plus bas, les Rhinocerotinae sont représentés par deux Rhinocerotina actuels, *Dicerorhinus sumatrensis* (Fischer, 1814) et *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822 et un fossile, *Lartetotherium sansaniense* (Lartet, 1837), trois Aceratheriina miocènes, *Aceratherium incisivum* Kaup, 1832, *Alicornops simorrense* (Lartet, 1851) et *Hoploacera theium tetradactylum* (Lartet, 1851). Enfin, deux rhinocérotidés inermes miocènes *Protaceratherium minutum* (Cuvier, 1822) et *Plesiaceratherium mirallesi* (Crusafont, Villalta et Truyols, 1955) complètent le groupe de branchement.

Au sein des Teleoceratina, groupe interne *sensu stricto*, dix taxons terminaux ont été considérés, avec en premier lieu, les cinq espèces généralement reconnues au sein du genre *Diaceratherium* : *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853), *Diaceratherium aurelianense* (Nouel, 1866), *Diaceratherium aginense* (Répelin, 1917), *Diaceratherium lamilloquense* (Michel, 1983) et *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902). Ce dernier taxon, présent au Miocène basal de France, a été intégré à l'analyse pour tester sa synonymie possible avec *D. lemanense*, notamment soutenue par Bonis (1973) et Antoine *et al.* (2006). Les spécimens de Gannat « B » et « Novembre », rapportés à *Diaceratherium*,

mais d'attribution spécifique problématique et de niveau de prélèvement inconnu (« B »), sont également intégrés à l'analyse comme taxons terminaux. Le grand téléocératiné brachypode *Brachypotherium fatehjangense* (Pilgrim, 1910) *sensu* Antoine *et al.* (2003b) du Miocène d'Asie du Sud, est inclus dans l'analyse en raison de ses affinités génériques controversées. En effet, depuis sa parution en 1910, ce taxon a été rapporté successivement aux genres *Teleoceras* Hatcher, 1894, *Indotherium* Kretzoi, 1942, *Aprotodon* Forster Cooper, 1915 et *Brachypotherium* Roger, 1904. De même, deux autres espèces du genre *Brachypotherium* Roger, 1904 sont représentées : *B. perimense* (Falconer et Cautley, 1847) et *B. brachypus* (Lartet, 1837). Enfin, les espèces *Teleoceras fossiger* (Cope, 1873) et *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900), au squelette très dérivé (extrémités trapues), caractérisés par une importante variabilité intraspécifique (Wermelinger, 1998 ; Antoine, 2002), complètent l'échantillon des Teleoceratina. Toutes ces espèces sont connues dans l'Oligocène et le Miocène d'Eurasie, exception faite de *Teleoceras fossiger*, taxon du Miocène supérieur d'Amérique du Nord.

Les cinq espèces du genre *Diaceratherium* et *Brachypotherium fatehjangense* (voir 3.1. Analyse de référence) ont été codées à partir de l'observation personnelle directe des spécimens et à partir de la littérature (Tableau 1).

### 2.2.2. Nomenclature anatomique

La terminologie anatomique et les dimensions et angles de vue sont conformes aux *Nomina Anatomica Veterinaria* (1983). La terminologie spécifique aux Rhinocerotidae correspond à celles proposées par Heissig (1972) et Antoine (2002). Les termes et abréviations utilisés sont indiqués en annexe 3.

### 2.2.3. Mesures

Les mesures ont été prises au pied à coulisse sont données en millimètres (annexe 4). Les mesures en italique ou indiquées par le symbole « \* » ne sont pas sûres. Les mesures prises à partir de la littérature sont ici indiquées en gris. L'intérêt des mesures est restreint à quelques caractères métriques de l'analyse (car. 23 , 34, 63, 190, 210, 252 et 253).

## 3. PALÉONTOLOGIE SYSTÉMATIQUE (TELEOCERATINA)

Classe MAMMALIA Linné, 1758

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1845

Famille RHINOCEROTIDAE Owen, 1845

Sous-famille RHINOCEROTINAE Owen, 1845

Tribu Rhinocerotini Owen, 1845

Sous-tribu Teleoceratina Hay, 1902

Genre *Diaceratherium* (Dietrich, 1931)

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

ESPÈCE TYPE.– *Diaceratherium tomerdingense* Dietrich, 1931, synonyme junior d'« *Aceratherium lemanense* Pomel, 1853 ».

### ***Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853)**

- 1822 – Très grand Lophiodon de Gannat – Cuvier : II : 537, III: 394-396.  
1824 – *Badacatherium borbonicum* – Croizet (manuscrit)  
1846 – *Rhinoceros incisivus* d'Auvergne – de Blainville : pl. IX, X, XII.  
1853 – *Acerotherium lemanense* – Pomel : 77.  
1854-55 – *Acerotherium Gannatense* Duvernoy : 171-173 ; pl. V, VI, VII.  
1900 – *Acerotherium lemanense* – Osborn : 240-241, 243-245 ; text-fig. 8 B-C, 12 B ; Tableau p 265.  
1908 – *Acerotherium lemanense* – Mayet : 274, 279 ; Tableau pp 88.  
1908 – *Acerotherium gannatense* – Mayet : 265, Tableau pp. 88.  
1911 – *Acerotherium lemanense* – Roman : 58-64; text-fig. 19; pl VIII, fig. 1a, 1b, 2a, 3.  
1917 – *Aceratherium lemanense* – Repelin : 9, 44.  
1929 – *Aceratherium lemanense* – Viret : 258-261, 264-265, 279, 283, 286, 289, ; pl. XXVII, fig. 1-6.  
1931 – *Diaceratherium tomerdingense* – Dietrich : 203  
1951 – *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* – Lavocat : 113-115.  
1973 – *Diaceratherium paulhiacensis* – de Bonis : 13.  
1973 – *Brachypotherium lemanense* – de Bonis : 123-128.  
1981 – *Brachypotherium lemanense* – Ginsburg *et al.* : 355, 357, 360.  
1983 – *Diaceratherium lemanense* – Antunes et Ginsburg : 20, 24, 45.  
1983 – *Diaceratherium lemanense* – Michel : 4-144.  
1987 – *Diaceratherium lemanense* – Brunet *et al.* : 59, 63-64 ; text-fig. 1.  
1989 – *Diaceratherium lemanense* – Guérin : 7.  
1989 – *Diaceratherium lemanense* – Cerdeño : 205, 214-215.  
1989 – *Brachydiceratherium lemanense* – Cerdeño: 202-204.  
1990 – *Diaceratherium lemanense* – Duranthon : 90-215 ; pl. I, fig. 1-2, pl. II, fig. 2-4, pl. III, fig. 1-4, pl. V, fig. 2, 4, 6, pl. VI, fig. 2, 5, 9.  
1992 – *Diaceratherium lemanense* – Brujn *et al.*: 107.  
1993 – *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* – Cerdeño : 25.  
1997 – *Diaceratherium lemanense* – Hugueney : 418, 420-421, 427; Tableau 4.  
1997 – *Diaceratherium lemanense* – Antoine et Duranthon : 208.  
1995 – *Diaceratherium lemanense* – Cerdeño : Tableau 1.  
1999 – *Brachydiceratherium lemanense* – Heissig : 181; Tableau 16.1.  
1999 – *Aeratherium filholi* – Hugueney *et al.*: 850.  
2003 – *Aceratherium lemanense* – Hugueney *et al.* : 720, 725.  
2003 – *Diaceratherium lemanense* – Aguilar *et al.* : 15.  
2006 – *Diaceratherium lemanense* – Antoine *et al.* : 877-879, 882-883 ; text-fig. 2.5.

LECTOTYPE.– Crâne MNHN AC 2375, Br. VI 177-1 *in* Lavocat (1951) (figuré par Blainville, 1841, Pl. IXa) et fragment de mandibule associé MNHN AC 2376, Br. VI 177-2 *in* Lavocat (1951) (fig. Blainville, 1841, Pl. IXa). A notre connaissance, aucun lectotype n'avait été désigné précédemment.

PARALECTOTYPES : Carpe gauche (MNHN AC-2373), figuré par Blainville (1839, Pl. IX, X, XII) et par Duvernoy (1853, Pl. VII, Fig. 2) désigné comme lectotype par Lavocat (1951) ; un humérus; un radius et un métacarpien III (non retrouvés en collection au MNHN) (Blainville, 1841, Pl. Xb); une astragale; un calcanéum et un métatarsien (Blainville, 1841, Pl. XIb) (non retrouvés en collection au MNHN); une incisive (Blainville, 1841, Pl. XII 1d); la

rangée dentaire MNHN 1876-10 Cr. 13 AC 2372 (Blainville, 1841, Pl. XII 1d) ; un fragment de mandibule (symphyse) N° MNHN AC 2302 de Randan (Blainville, 1841, Pl. XII 1b); une série de quatre molaires (Blainville, 1841, Pl. XII 2b).

DIAGNOSE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

LOCALITÉ TYPE.— Gannat (Allier, France).

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.— Europe occidentale et centrale.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE.— Oligocène supérieur (MP30) et Miocène inférieur (MN1).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.— Voir Tableau 1, annexe 2.

### *Diaceratherium aurelianense* (Nouel, 1866)

1859 – *Rhinoceros brachypus* – Lartet : 98-99.

1866 – *Rhinoceros aurelianensis* – Nouel

1898 – *Rhinoceros aurelianensis* – Osborn : 59.

1900 – *Teleoceras aurelianensis* – Osborn : 240, 249, 250-251, 252, 254 ; Tableau p 265 ; text-fig. 12 D.

1908 – *Teleoceras aurelianensis* – Mayet : 45-271 ; Tableau, p. 88, 321 ; text-fig. 29, 32-37; pl. I, fig. 1-6, pl. II, fig. 1 (type)-4, pl. III, fig. 1.

1917 – *Teleoceras aurelianense* – Répelin : 6, 12-13, 15, 17-18, 27, 29-30, 35, 37-38, 40, 42-45

1929 – *Brachypotherium aurelianense* – Viret : 264, 267.

1949 – *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianense* – Zbyszewsky : 14 ; pl. 1, fig. 4-6, 8, 10, 12, pl. 2, fig. 13, 15, pl. 3, fig. 16, 18, 20-24, pl. 4, pl. 5, fig. 29, 32, 35.

1953 – *Brachypotherium (Teleoceras) aurelianensis* – Bergounioux, Zbyszewsky et Crouzel : 12.

1981 – *Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis* – Ginsburg *et al.* : 355-360; text-fig. 14-25.

1983 – *Diaceratherium aurelianensis* – Antunes et Ginsburg: 20-45, 47; text-fig. 1-6; pl. II, fig. 4-8, pl. III, fig. 1-10.

1983 – *Diaceratherium aurelianensis* – Michel : 42, 144; Tableau 1, 42.

1983 – *Diaceratherium aurelianensis* – Cerdeño : 203.

1988 – *Brachypotherium aurelianensis* – Santafé et Belinchon : 217-221; pl. 1.

1989 – *Brachypotherium aurelianense* – Guérin : 7.

1989 – *Brachypotherium aurelianense* – Cerdeño : 47, 53, 203, 207-218, 260, 263, 281; text-fig. 35-37; pl. 30, fig. 1; pl. 31, fig. 1-5.

1989 – *Brachypotherium (Diaceratherium) aurelianensis* – Cerdeño : 202.

1989 – *Diaceratherium aurelianensis* – Cerdeño : 204-206.

1990 – *Diaceratherium aurelianensis* – Duranthon : 42, 64, 159.

1993 – *Diaceratherium aurelianense* – Cerdeño : 25-65; Fig. 1-3; Tableau IX; pl. I-III, pl. IV, fig. 1-10.

1995 – *Diaceratherium aurelianense* – Cerdeño : Tableau 1.

1996 – *Diaceratherium aurelianense* – Cerdeño : 111, 114, 117.

1998 – *Diaceratherium aurelianense* – Wermelinger : 8-131.

1999 – *Diaceratherium aurelianense* – Heissig : 182; text-fig. 16.14 ; Tableau 16.1

2000 – *Diaceratherium aurelianense* – Antoine *et al.* : 573-575.

2001 – *Diaceratherium aurelianensis* – Ginsburg : 383-384, 386, 388-392.

2003 – *Diaceratherium aurelianense* – Aguilar *et al.* : 15-16 ; text-fig. 7.

2006 – *Diaceratherium aurelianense* – Antoine *et al.* : 882.

LECTOTYPE.— Crâne avec mandibule associée mentionné par Nouel (1866) et décrit par Mayet (1908), conservé au Muséum National d'Histoire Naturelle, à Paris.

DIAGNOSE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

LOCALITÉ TYPE.— Neuville-aux-Bois (Loiret, France), MN3.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.— Europe occidentale.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE.— Miocène inférieur, Orléanien inférieur (MN3-MN4).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.— Voir Tableau 1.

### *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902)

1902 – *Diaceratherium asphaltense* – Depéret et Douxami : 11.

1908 – *Diaceratherium asphaltense* – Mayet : Tableau p. 88.

1929 – *Diaceratherium asphaltense* – Viret: 284.

1999 – *Diaceratherium asphaltense* – Hugueney *et al.*: 850.

1999 – *Diaceratherium asphaltense* – Heissig : 181 ; Tableau 16.1.

LECTOTYPE.— Squelette type conservé dans les Collections de l'Université Claude Bernard Lyon 1 (UCBL).

DIAGNOSE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

LOCALITÉ TYPE.— Pyrimont-Challonges (Savoie, France), MN1.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.— Europe occidentale.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE.— Miocène inférieur, Aquitaniens inférieur (MN1).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.— Voir Tableau 1.

### *Diaceratherium aginense* (Répelin, 1917)

1913 – *Aceratherium lemanense* – Vasseur

1917 – *Teleoceras aginense* – Répelin : 5-41; pl. I – XIV ; pl. V, fig. 1-2 ; pl. VI, fig. 1-2.

1929 – *Brachypotherium (Teleoceras) aginense* – Viret : 264-267, 279 ; pl. XXVIII, fig. 7.

1951 – *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* – Lavocat : 113-114.

1951 – *Teleoceras aginense* – Lavocat : 114-115.

1973 – *Brachypotherium aginense* – de Bonis : 128-149, 166; text-fig. 26-35 (?).

1981 – *Brachypotherium aginense* – Ginsburg *et al.* : 355, 359-360.

1983 – *Diaceratherium aginense* – Antunes et Ginsburg : 20, 24-25, 40, 45, 47.

1983 – *Diaceratherium aginense* – Michel : 4, 10, 26-27, 44, 56, 67, 69, 74, 80, 86, 88, 91, 102, 108, 113, 117, 124, 133, 139, 141, 144; Tableaux 1-10, 16-22, 24-26, 28-40, 41.

1987 – *Diaceratherium aginense* – Bonis *et al.* : 59, 63-64; text-fig. 1 (Laugnac); pl. I, fig. 7, 12.

1988 – *Teleoceras aginense* – Santafé et Belinchon : 220-221.

1989 – *Diaceratherium aginense* – Cerdeño : 205, 214.

1989 – *Brachypotherium aginense* – Cerdeño : 202.

1990 – *Diaceratherium aginense* – Duranthon : 90-243; Tableaux 4-30, 35, 38; text-fig. 18-19; pl. I, fig. 3, pl. II, fig. 5-6, pl. IV, fig. 3-4, pl. V, fig. 7-8, pl. VI, fig. 3, 6-7, 10-12, pl. VII, fig. 1, 3, pl. IX, fig. 1.

1992 – *Diaceratherium aginense* – Brujn *et al.* : 108-109.

1999 – *Diaceratherium aginense* – Heissig : 181; text-fig. 16.13 (type, depuis Répelin, 1917).

2003 – *Diaceratherium aginense* – Aguilar *et al.* : 15.

2003b – *Diaceratherium aginense* – Antoine *et al.* : 580, 591; Tableaux 1, 4 ; text-fig. 4.

2006 – *Diaceratherium aginense* – Antoine *et al.* : 882.

LECTOTYPE.— Crâne (« crâne B ») et mandibule associée appartenant à un jeune adulte, décrits et figurés par Répelin (1917). (Fig. 3).

DIAGNOSE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

LOCALITÉ TYPE.— Laugnac (Lot-et-Garonne, France), MN2.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.— Europe occidentale et centrale.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE.— Miocène inférieur, Agénien (MN1-MN2).

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.— Voir Tableau 1, annexe 2.



Fig. 3.— Crâne type de *D. aginense*, d'après Répelin (1917)

### *Diaceratherium lamilloquense* Michel, 1983

- 1888 – *Rhinoceros lamilloquense* sp. – Landesque : 32.  
1911 – *Aceratherium filholi* Osborn – Roman : 51 ; pl. V, fig.4.  
1948 – *Aceratherium lemanense* – Richard  
1983 – *Diaceratherium lamilloquense* n. sp. – Michel : Tableaux 1-2, 5-15, 19, 24-25, 30, 32-35, 39-40 ; text-fig. 4-11, 12b, 13b, 15, 20b, 21b, 22b, 23b ; pl. A-B; pl. I-III, pl. VII, fig. a-g, pl. VIII, fig. a-e, pl. IX, fig. d-f, pl. X, fig. c, pl. XI, pl. XIII, fig. a, d, pl. XIV, fig. a,  
1987 – *Diaceratherium lamilloquense* – Brunet *et al.* : 59, 61-63, 64; text-fig. 1 (La Milloque); pl. I, fig. 2 (type) –18.  
1989 – *Diaceratherium lamilloquense* – Guérin : 7.  
1989 – *Diaceratherium lamilloquense* – Cerdeño : 205.  
1990 – *Diaceratherium lamilloquense* – Duranthon : 90, 92, 94, 95-144, 174, 176, 203, 206, 210, 215, 243 ; Tableau 4-30, 35, 38 ; text-fig. 18-19 ; pl. II, fig. 1, pl.IV, fig. 1-2, pl. V, fig. 1, 3, 5, pl.VI, fig. 1, 4, 8, pl. VII, fig. 2-4, pl.VIII, fig. 2, 4, pl. IX, fig. 2, pl. X-XIII, pl. XIV, fig. 1-3.  
1997 – *Diaceratherium lamilloquense* – Antoine et Duranthon : 208.  
1999 – *Brachydiceratherium lamilloquense* – Hessig : 181; Tableau 16.1.  
2003 – *Diaceratherium lamilloquense* – Aguilar *et al.*: 15.  
2006 – *Diaceratherium lamilloquense* – Antoine *et al.* : 882.

HOLOTYPE.– Mandibule (n°L.M.1986 M.P. 18, coll. Brunet, Faculté Sciences, Poitiers) portant du côté gauche : d1-m1-(m2) et du côté droit : d1 alvéole-d2-m1 et les bourgeons dentaires de i2-p2-m2. Décrite et figurée par Michel, 1983 (pl. A et B) et conservée à l'Université de Poitiers.

PARATYPE.– Mandibule avec la série d1-m1 associée (L.M.1969 M.P.4 - L.M.1968 M.P.1 - L.M.1968 M.P.8 - L.M.1966 M.P.6 - L.M.1968 M.P.12 - L.M.1968 M.P.14 - L.M.1966 M.P.11), McIII (L.M. 1966 M.P. 16), McIV (L.M. 1968 M.P. 21), McV (L.M. 1968 M.P. 22), Cuboïde (L.M. 1967 M.P. 14), Naviculaire (L.M. 1966 M.P. 17). Décrit et figuré par Michel (1983), pl. A et B.

DIAGNOSE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

LOCALITÉ TYPE.– La Milloque (Lot-et-Garonne, France), MP29.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.– Europe occidentale.

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE.– Oligocène supérieur, Arvernien (MP29), placé entre Boningen et Coderet (cf. Fahlbusch, 1976).

MATÉRIEL EXAMINÉ.– Voir Tableau 1, annexe 2.

### « *Brachytherium fatehjangense* (Pilgrim, 1910) »

- 1910 – *Teleoceras fatehjangense* n. sp. – Pilgrim : 66.  
1912 – *Teleoceras fatehjangense* – Pilgrim : 3, 32 ; text-fig. 4 ; pl. 11.  
1929 – *Teleoceras fatehjangensis* – Matthew : 461.  
1934 – Specimen *incertae sedis* – Forster-Cooper : 599-600; fig. 13B.  
1934 – Referred to *R. blandfordi* – Forster-Cooper : 604; text-fig. 18A.  
1942 – *Indotherium fatehjangense* – Kretzoi : 315.  
1943 – *Indotherium fatehjangense* – Kretzoi : 268; text-fig. 1, 2.  
1972 – *Aprotodon fatehjangense* – Heissig : 73-79; pl. 9, fig. 2-11, pl. 14, fig. 10-12, pl. 15, fig. 13-15, pl. 16, fig. 20-22, pl. 17, fig. 11-15, 27-28, pl. 18, fig. 10-12, pl. 19, fig. 16, 17, pl. 23, fig. 13-16, pl. 24, fig. 28-30.  
1997 – *Aprotodon fatehjangense* – Welcomme *et al.* : 532-537.  
2000 – *Aprotodon fatehjangense* – Antoine *et al.* : 574.  
2000 – *Aprotodon fatehjangense* – Antoine et Welcomme : 796.  
2003b – « *Aprotodon* » *fatehjangense* – Antoine *et al.* : 580, 591 ; Tableaux 1, 4 ; text-fig. 4.  
2006 – *Brachytherium fatehjangense* – Chavasseau *et al.* : 354-356, 360; Tableau 1 ; text-fig. 3 A-C.

HOLOTYPE.– C312, fragment de maxillaire avec P4-M2 gauches et droites, conservé à l'Indian Museum, Calcutta.

DIAGNOSE ÉMENDÉE : voir partie 4.4.

LOCALITÉ TYPE.– Fatehjang, Pakistan.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE.– Asie du Sud (Pakistan, Inde, Thaïlande, Myanmar).

RÉPARTITION STRATIGRAPHIQUE.– MN1-MN10 dans le Piémont himalayen (Antoine, soumis)

MATÉRIEL ÉTUDIÉ.– Voir Tableau 1, annexe 2.

## 4. ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE

À partir de la matrice de caractères (annexe 5), la commande heuristique «mh\*bb\*» de Hennig86, version 1.5 (Farris 1988) et la recherche heuristique «hsearch» de PAUP 4.0b10 (1000 réplifications) permettent d'obtenir un seul arbre parcimonieux (1214 pas). L'indice de cohérence de l'arbre est très faible (IC= 0,28), plus faible que son indice de rétention (IR= 0,45). L'homoplasie domine, peu structurée. La plupart des convergences touchent des taxons terminaux.

Vingt-sept caractères sont constants (car. 5, 7, 21, 32, 33, 43, 64, 66, 69, 78, 93, 96, 106, 123, 127, 131, 132, 136, 137, 141, 145, 163, 167, 215, 217, 237, 273 ; annexe 1 et 6) : les états alternatifs caractérisent des taxons terminaux absents de la présente analyse (Antoine 2002, 2003b).

Quarante-neuf des caractères restants ne sont pas porteurs d'information phylogénétique (IR=0 : car. 1, 2, 6, 26, 29, 38, 41, 48, 51, 55, 58, 63, 68, 71, 76, 89, 98, 102, 104, 108, 116, 128, 139, 148, 155, 156, 160, 162, 165, 166, 170, 174, 175, 185, 187, 197, 198, 200, 209, 211, 219, 221, 239, 245, 255, 269, 270, 276, 280 ; ; annexe 1 et 6). Ces derniers caractères, souvent homoplastiques, abaissent significativement l'indice de rétention global, en même temps qu'ils font augmenter la longueur de l'arbre. Ces autapomorphies revêtent toutefois un intérêt diagnostique.

La grande majorité des 206 caractères informatifs restants est homoplastique ou très homoplastique (IR≤80) : dans l'échantillon taxinomique considéré, seuls 33 caractères sont non homoplastiques (IC=IR=1 ; car. 4, 8, 9, 24, 31, 74, 81, 82, 92, 103, 113, 117, 126, 133, 153, 158, 169, 184, 186, 192, 195, 225, 229, 233, 236, 240, 267, 281 ; ; annexe 1 et 6), parmi lesquels cinq ont une distribution ambiguë (car. 28, 30, 52, 164, 171 ; ; annexe 1 et 6).

### 4.1. Analyse de référence

La distribution des caractères aux nœuds de l'arbre parcimonieux est détaillée nœud par nœud dans le Fig. 4 et dans les paragraphes suivants ; les synapomorphies sont ordonnées par degré croissant d'homoplasie.

Le nœud 2 (Fig. 4 ; annexe 6) confirme la monophylie des Rhinocerotidae contrôlés dans l'analyse. Il est soutenu par huit synapomorphies, dont trois non homoplastiques (81-82, i3 et c absentes ; 184, fosse alaire présente sur l'atlas) et six synapomorphies très homoplastiques (79, i2 en forme de défenses ; 252, rapport DT/H compris entre 1 et 1,2 sur l'astragale ; 154, parolophide isolé en éperon sur p2 ; 220, tubérosité postérieure allongée sur le magnum ; 44, crête sagittale présente sur le processus basilaire de l'occipital).

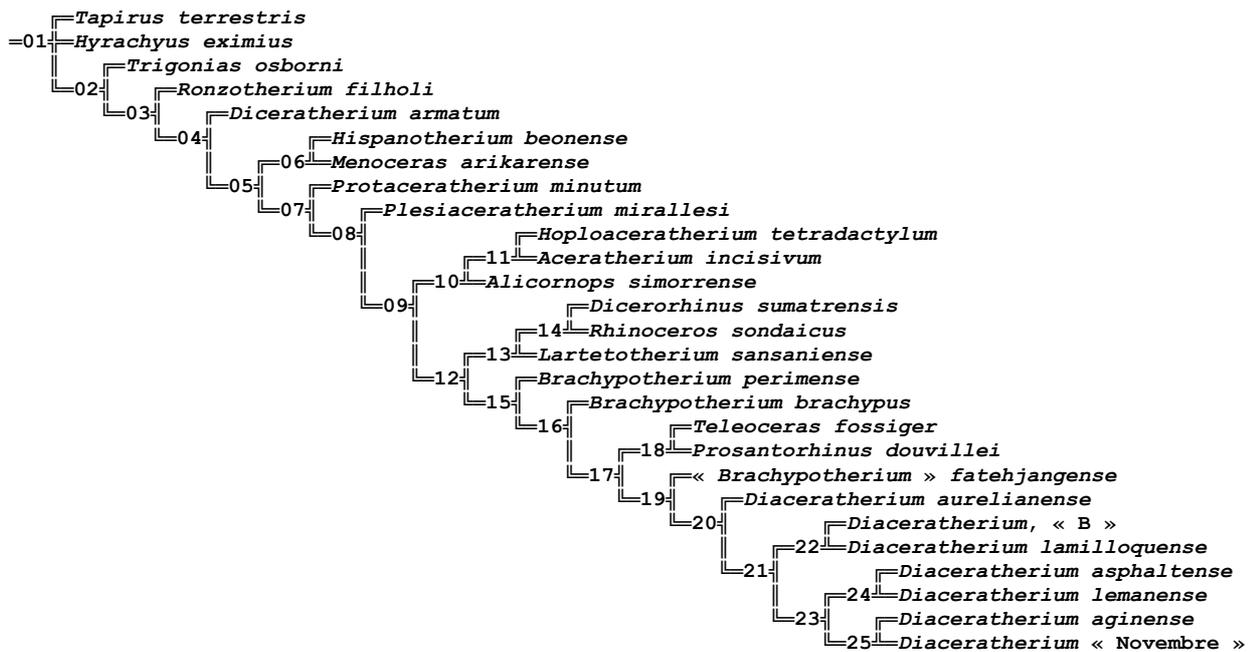


Fig. 4. — Arbre parcimonieux (1214 pas ; IC = 0,28 ; IR = 0,45) obtenu avec les commandes heuristiques « mh\*bb\* » de Hennig86, version 1.5 (Farris 1988) et « Hsearch » de PAUP 4.0b10 (« stepwise addition », 1000 réplifications ; Swofford 1998). Les nombres encadrés (de 1 à 25) sont les numéros des nœuds évoqués dans le texte.

Quatre synapomorphies homoplastiques soutiennent le nœud 3 (Fig. 4 ; annexe 6), dont trois crâniodentaires et une postcrânienne (42, apophyse postglénoïde convexe sur le squamosal ; 75, C absente avec une réversion, peu probable, chez *Menoceras arikareense* ; 15, profil dorsal concave sur le crâne ; 268, section transversale du naviculaire en forme de rectangle).

La monophylie du groupe interne *sensu lato* (Teleoceratina plus taxons du groupe de branchement) défini *a priori* (Fig. 4 : nœud 4 ; annexe 6) est soutenue par neuf synapomorphies, dont une non homoplastique (133, ectolophe et métalophe fusionnés en ectométalophe sur la M3), une peu homoplastique (168, plis secondaires présents sur D2) et huit très homoplastiques (115, étranglement du protocône plutôt présent sur M1-2 ; 264, facette pour le péroné plutôt absente sur le calcanéum ; 122, profil postérieur de l'ectolophe concave sur M1-2 ; 207, articulation postéro-proximale avec le semi-lunaire en contact ou absente sur le scaphoïde ; 70, racines des dents jugales reliées ; 274, élargissement distal de la diaphyse du Mt III présent chez l'adulte ; 22, bord postérieur du ptérygoïde vertical ou presque). Ce nœud isole le dicérathériiné *Diceratherium armatum* des taxons issus du nœud 5 (Fig. 4 ; annexe 6). La monophylie du groupe des Elasmotheriinae *sensu* Antoine *et al.* (2003b), c'est-à-dire [Diceratheriini [Elasmotheriina, Menoceratina]], n'est donc pas corroborée ici. Les affinités controversées de *Protaceratherium minutum*, déjà mises en évidence par Antoine (2002) et Antoine *et al.* (2003b), sont la cause la plus probable de cette paraphylie. Le présent échantillonnage taxinomique n'est pas suffisant pour envisager une position plus solide de cette espèce.

Douze synapomorphies distinguent la dichotomie suivante (Fig. 4 : nœud 5 ; annexe 6) ; dont deux dentaires sont exemptes d'homoplasie (74, I3 absente ; 103, métalophe dirigé vers l'arrière et l'intérieur sur P3-4), une réversion (207, articulation postéro-proximale avec le semi-lunaire présente sur le scaphoïde), une peu homoplastique (73, I2 absente) et huit très homoplastiques (115, étranglement du protocône toujours présent sur M1-2 ; 84, crochet toujours présent sur P2-4 ; 259, orientation trochlée/articulation distale peu oblique sur l'astragale ; 256, *collum tali* bas sur l'astragale ; 146, débouché lingual de la vallée postérieure étroit et en V sur les prémolaires inférieures ; 159, cingulum labial plutôt absent sur les molaires inférieures ; 201, radius et cubitus en contact et parfois soudés ; 121, métalophe court sur M1-2).

Les Elasmotheriini, de la forme [Elasmotheriina, Menoceratina] (Fig. 4 : nœud 6 ; annexe 6) sont définis par 18 synapomorphies non ambiguës, dont une dépourvue d'homoplasie (233, cavité cotyloïde subtriangulaire sur le coxal), une réversion (154, parolophide recourbé, sans constriction sur p2), une très peu homoplastique (235, tête du fémur pincée médialement) et 15 très homoplastiques (264, facette pour le péroné toujours présente sur le calcanéum ; 226, facette postérieure pour le Mc III toujours présente sur le Mc II ; 124, cingulum postérieur bas et réduit sur M1-2 ; 88, cingulum lingual toujours réduit à un bouton sur P2-4 ; 159, cingulum labial toujours absent sur les molaires inférieures ; 70, Racines des dents jugales coalescentes ; 49, foramen magnum subtriangulaire sur l'occipital ; 130, mésostyle présent sur M2 ; 234, grand trochanter du fémur bas ; 275, facette pour le cuboïde présente sur le Mt III ; 176, rugosités verticales externes présentes sur d2-3 ; 194, articulation distale de l'humérus en forme de sablier en vue articulaire ; 244, coulisse médiodistale profonde sur le tibia ; 266, *tuber calcanei* élançé sur le calcanéum ; 254, orientation de la facette pour le péroné oblique sur l'astragale ; 261, expansion de la facette Cc 1 plutôt basse et large sur l'astragale).

Le nœud 7 (Rhinocerotinae ; Fig. 4 ; annexe 6), isole *Protaceratherium minutum* des autres Rhinocerotinae. Ce nœud n'est soutenu que par une réversion (268, section transversale du naviculaire en forme de losange) et deux caractères très homoplastiques (107, antécrochet plutôt absent sur P4 ; 3, incisure nasale allongée).

Le clade suivant, non nommé (Fig. 4 : nœud 8 ; annexe 6), met *Plesiaceratherium mirallesi* en position de groupe frère du clade [Aceratheriini, Rhinocerotina]. Il est soutenu par 12 synapomorphies, parmi lesquelles une non homoplastique (186, cavités condyliennes réniformes sur l'atlas), une réversion (274, élargissement distal de la diaphyse du Mt III absent chez l'adulte), deux caractères peu homoplastiques (134, M3 triangulaire ; 168, plis secondaires présents sur D2) et huit très homoplastiques (54, symphyse épaisse ; 142, trigonide arrondi sur les dents jugales inférieures ; 39, tubercule articulaire net et individualisé sur le squamosal ; 150, cingulum labial réduit sur les prémolaires inférieures ; 196, gouttière distale sur l'épicondyle présent sur l'humérus ; 114, cingulum lingual plutôt présent sur les

molaires supérieures ; 11, arcade zygomatique basse ; 191, bord médial de la cavité glénoïde rectiligne sur l'omoplate).

*Protaceratherium minutum* et *Plesiaceratherium mirallesi* sont ici considérés comme des *Rhinocerotinae incertae sedis*, ce qui était déjà le cas dans l'analyse proposée par Antoine *et al.* (2003b).

Six synapomorphies permettent de rapprocher les Aceratheriini et les Rhinocerotini (Fig. 4 : nœud 9 ; annexe 6), dont une réversion (256, *collum tali* haut sur l'astragale), deux synapomorphies peu homoplastiques (232, insertion du muscle extenseur du carpe en relief sur les métacarpiens ; 46, processus posttympanique et processus paroccipital nettement séparés sur le squamosal et l'occipital) et trois très homoplastiques (119, pli du métacône absent sur M1-2 ; 135, étranglement du protocône absent sur M3 ; 258, bord caudal de la trochlée subrectiligne en vue proximale sur l'astragale).

La dichotomie suivante correspond aux Aceratheriini (Fig. 4 : nœud 10 ; annexe 6) ; elle met *Alicornops simorreense* en position de groupe frère des deux autres acérathériinés intégrés dans l'analyse, sur la base de six synapomorphies crânio-dentaires homoplastiques (47, processus posttympanique peu développé sur le squamosal ; 135, étranglement du protocône toujours présent sur M3 ; 80, i2 divergentes ; 86, échancrure du métalophe présente sur P2-4 ; 37, processus zygomatique sur le maxillaire en naissance brutale ; 112, crista plutôt présente sur les molaires supérieures).

Le clade d'acérathériinés formé par *Hoploaceratherium tetradactylum* et *Aceratherium incisivum* (Fig. 4 : nœud 11 ; annexe 6) est caractérisé par une réversion (259, orientation trochlée/articulation distale très oblique sur l'astragale) et trois très homoplastiques (118, pli du paracône faible sur M1-2 ; 91, P1 parfois absente chez l'adulte ; 228, absence de la facette pour le trapèze sur le Mc II). Dans la présente analyse, les acérathériinés sensu stricto n'apparaissent donc pas ici comme groupe-frère des Rhinocerotina, contrairement à ce qui était révélé dans certains arbres parcimonieux d'Antoine *et al.* (2003b).

La tribu des Rhinocerotini (Fig. 4 : nœud 12 ; annexe 6) est de la forme [Rhinocerotina, Teleoceratina]. Cette monophylie est soutenue par une réversion (3, incisure nasale courte) et quatre synapomorphies crânio-dentaires peu homoplastiques (12, processus postorbitaire absent sur l'arcade zygomatique ; 35, crêtes fronto-pariétales très séparées ; 177, repli ectolophide absent sur d2-3 ; 149, cingulum labial absent sur les prémolaires inférieures).

Le nœud 13 (Fig. 4 ; annexe 6) correspond aux Rhinocerotina, sous la forme [*Lartetotherium sansaniense* [*Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros sondaicus*]]. Leur monophylie est soutenue sans ambiguïté par cinq synapomorphies, dont un caractère crânien dépourvu d'homoplasie (24, extrémité rostrale des nasaux large) et quatre homoplastiques (27, corne nasale médiane présente ; 114, cingulum lingual plutôt présent sur les molaires supérieures ; 88, cingulum lingual parfois réduit à un bouton sur P2-4 ; 87, cingulum lingual plutôt présent sur P2-4).

Le nœud 14 (Fig. 4 ; annexe 6) isole le clade actuel [*Dicerorhinus sumatrensis*, *Rhinoceros sondaicus*] du rhinocerotiné miocène *Lartetotherium sansaniense*. Ce nœud est appuyé par huit synapomorphies : un caractère crânien non homoplastique (4, cloison nasale parfois ossifiée), une réversion (256, *collum tali* bas sur l'astragale) et six homoplasies (216, bord proximal du trapézoïde dissymétrique en vue antérieure; 91, P1 parfois absente chez l'adulte ; 277, tubérosité postéroproximale en bande sur le Mt IV ; 88, cingulum lingual toujours réduit à un bouton sur P2-4 ; 40, profil transversal du tubercule articulaire concave sur le squamosal ; 149, cingulum labial toujours absent sur les prémolaires inférieures).

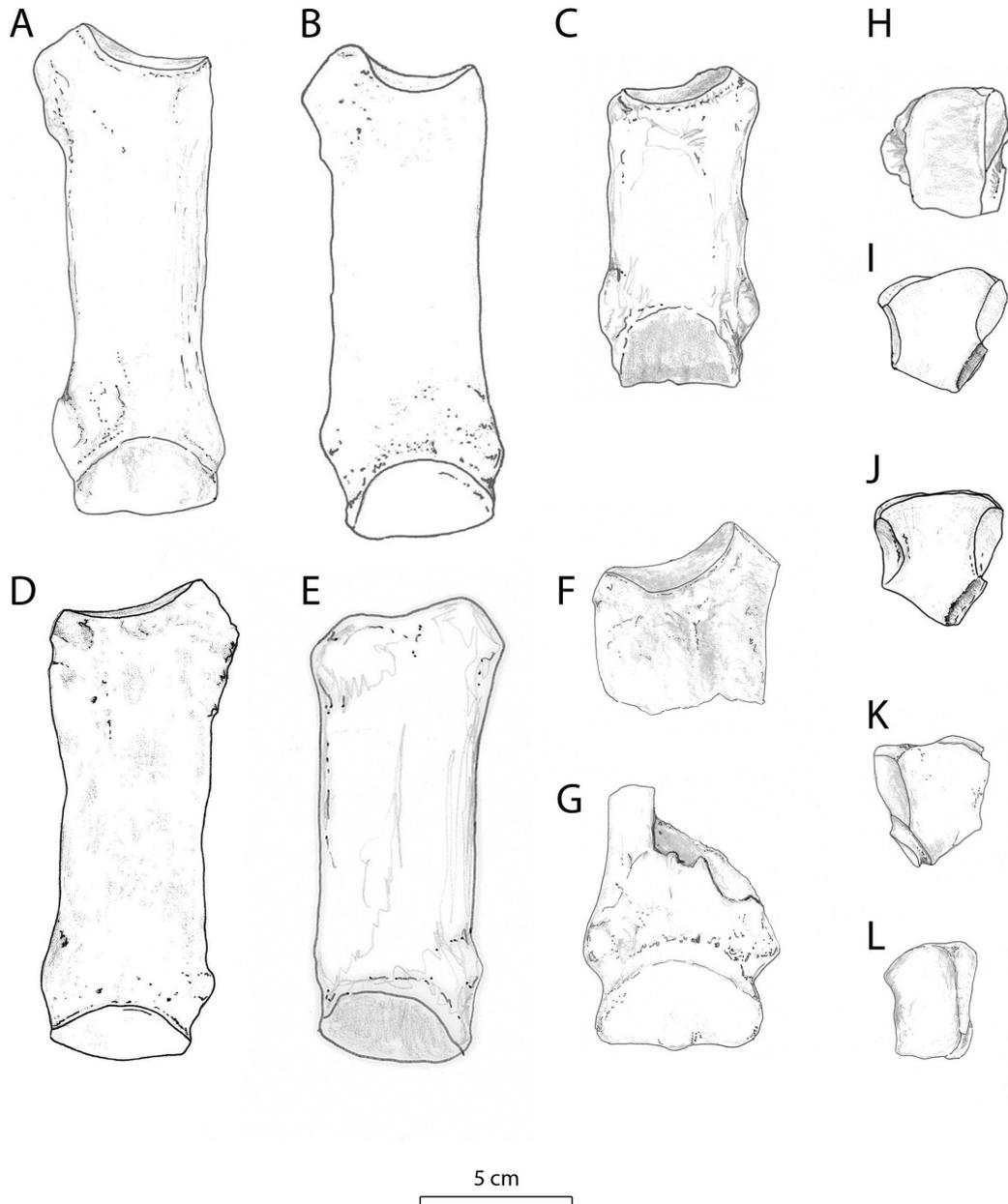
La monophylie des Teleoceratina (Fig. 4 : nœud 15 ; annexe 6) est solidement soutenue par cinq synapomorphies : une exempte d'homoplasie (229, facette pour le magnum invisible sur le Mc III en vue antérieure), une réversion (114, cingulum lingual toujours présent sur les molaires supérieures) et quatre peu homoplastiques (252, rapport DT/H supérieur ou égal à 1,20 sur l'astragale ; 203, deuxième articulation distale présente sur le radius et le cubitus ; 202, coulisse des extenseurs du carpe faiblement développée sur le radius). À l'exception d'un caractère dentaire, les Teleoceratina sont uniquement définis par des caractères postcrâniens.

La dichotomie suivante (Fig. 4 : nœud 16 ; annexe 6) isole *Brachypotherium perimense* du clade regroupant les autres téléocératinés, parmi lesquels *B. brachypus* et *B. fatehjangense*. Le genre *Brachypotherium* n'est donc pas monophylétique dans la présente analyse. Même si aucun caractère n'est dépourvu d'homoplasie, ce nœud est caractérisé sans ambiguïté par deux réversions très homoplastiques (201, radius et cubitus indépendants ; 258, bord caudal de la trochlée subrectiligne sur l'astragale en vue proximale), un caractère peu homoplastique (282, insertion des muscles interosseux courte sur les métapodes, Fig. 5) et quatre homoplastiques (119, pli du métacône présent sur M1-2 ; 243, coulisse médiolabiale toujours absente sur le tibia ; 47, processus posttympanique du squamosal peu développé ; 57, sillon lingual absent sur le *corpus mandibulae*).

Seules trois synapomorphies crânio-mandibulaires, dont une réversion (35, crêtes frontopariétales peu séparées) et deux homoplasies (42, apophyse postglenoïde en dièdre droit sur le squamosal ; 60, ramus mandibulaire incliné vers l'avant), soutiennent le nœud 17 (Fig. 4 : clade sans nom ; annexe 6), qui rapproche *B. brachypus* des téléocératinés restants.

Le nœud 18 (Fig. 4 ; annexe 6), qui réunit *Prosantorhinus douvillei* et *Teleoceras fossiger*, est soutenu par une réversion (203, deuxième articulation distale absente sur le radius et le cubitus) et six synapomorphies homoplastiques (95, métalophe transversal dur P2 ; 40, profil transversal du tubercule articulaire concave sur le squamosal ; 114, cingulum lingual plutôt présent sur les molaires supérieures ;

149, cingulum labial absent sur les prémolaires inférieures ; 272, facette postérieure pour le Mt II absente sur le Mt III ; 130, mésostyle présent sur M2).



**Fig. 5.** – McIII vue dorsale **A** : *Diaceratherium lamilloquense* d. (Castelmaurou, MP 29 ; CAM31, MHNT) ; **B** : Individu “Novembre” de Gannat d. (Gannat, MN 1 ; B2-3246, AR) ; **C** : *D. aurelianense* g. (Quinta da Narigão IVb, MN 3-4 ; modifié d’après Antunes et Ginsburg, 1983 : Fig. 3a) ; **D** : *D. lemanense* g. (Gannat ; B2-1482, AR) ; **E** : *D. asphaltense* g. (Pyrimont-Challonges, MN1 ; squelette type, UCBL) ; **F** : “*Brachypotherium*” *fatehjangense* prox g. (Kumbi 4, MN1-2 ; Pak 56, MHNT) ; **G** : “*B.*” *fatehjangense* dist g. (Kumbi 4, MN1-2 ; Pak 57, MHNT). McIV vue proximale **H** : *D. aurelianense* g. (Quinta do Trindade IVb, MN 3-4 ; modifié d’après Antunes et Ginsburg, 1983 : Fig. 5c) ; **I** : *D. lemanense* g. (Gannat ; B2-7179) ; **J** : *D. lemanense* (Gannat ; B2-1493) ; **K** : *D. lamilloquense* d. (Castelmaurou, MP 30 ; CAM31, MHNT) ; **L** : “*Brachypotherium*” *fatehjangense* g. (Kumbi 4a, MN1-2 ; Pak 1116, MHNT). C. 282- insertion des muscles interosseux sur les métapodes : 0, longue (C) ; 1, courte (A, B, D, E, F, G). C. 230- face proximale sur le McIV : 0, trapézoïdale (H, L) ; 1, pentagonale (I, J, K). Le trait représente 5 cm.

Le nœud 19 (Fig. 4 ; annexe 6) met « *Brachypotherium fatehjangense* » (Miocène inférieur et moyen d'Asie du sud) en position de groupe frère des espèces européennes attribuées au genre *Diaceratherium*. Cette espèce asiatique apparaît donc à la fois phylogénétiquement isolée des autres espèces de *Brachypotherium* intégrées à l'analyse et proche de celles de *Diaceratherium*. De ce fait, il nous semble justifié de l'insérer dans ce dernier genre. *Diaceratherium* est ici un genre monophylétique caractérisé par une apophyse postérieure basse sur le tibia (caractère 246).

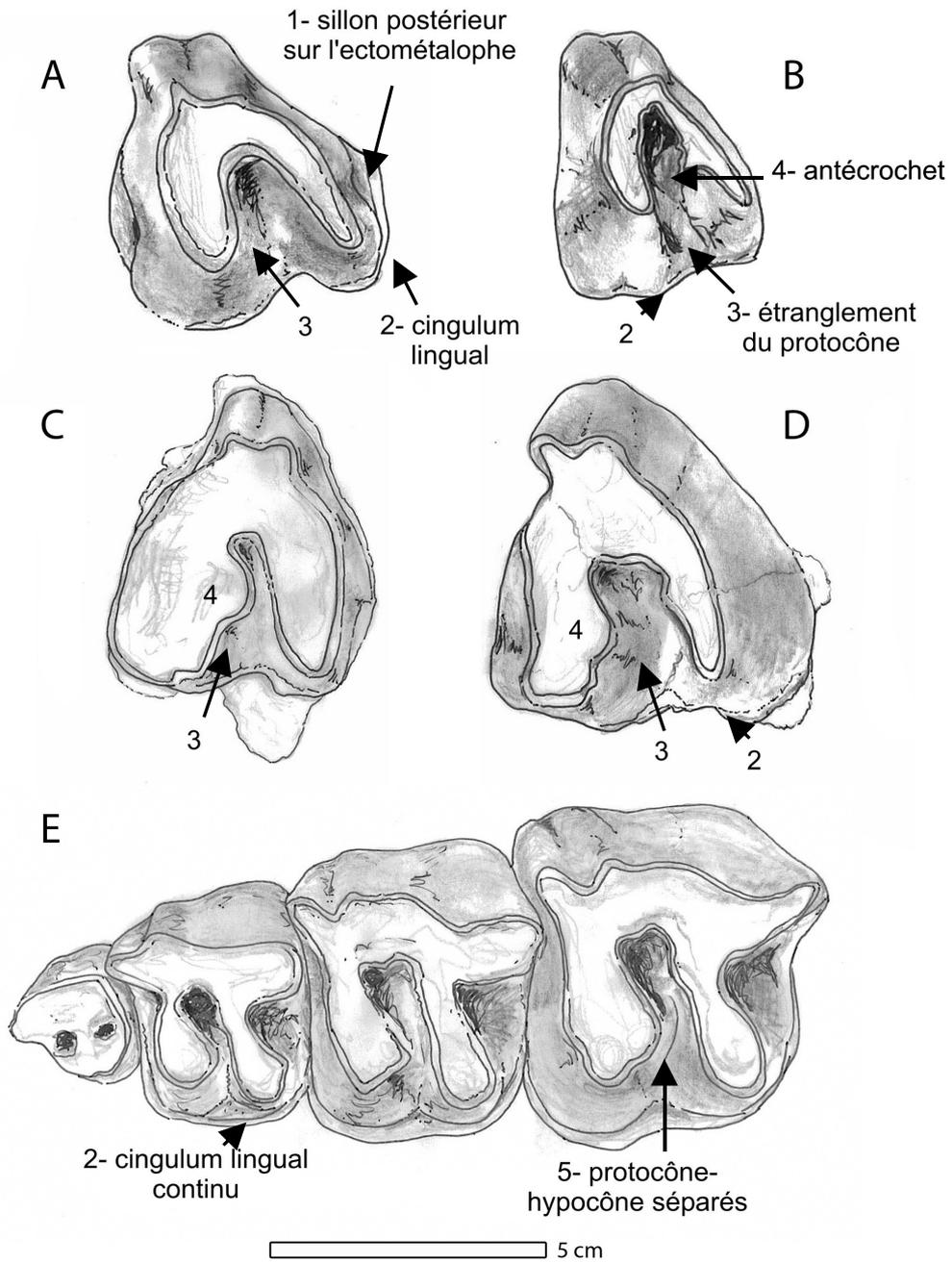
La dichotomie suivante (Fig. 4 : nœud 20 ; annexe 6) n'est soutenue que par deux caractères dentaires : une réversion (134, M3 quadrangulaire, Fig. 6) et une synapomorphie peu homoplastique (118, pli du paracône faible sur M1-2) ; elle rapproche de façon non ambiguë *Diaceratherium aurelianense* des autres espèces européennes de *Diaceratherium* (Fig. 4 : nœud 21 ; annexe 6).

Le nœud 22 lie *Diaceratherium lamilloquense* et l'individu « B » de Gannat (Fig. 4 ; annexe 6); ce nœud est caractérisé par l'absence de facette pour le trapèze sur le Mc II (caractère 228). Ces deux taxons terminaux ne peuvent être distingués sur la base des 17 caractères postcrâniens contrôlés à la fois chez l'individu « B » et chez *Diaceratherium lamilloquense*.

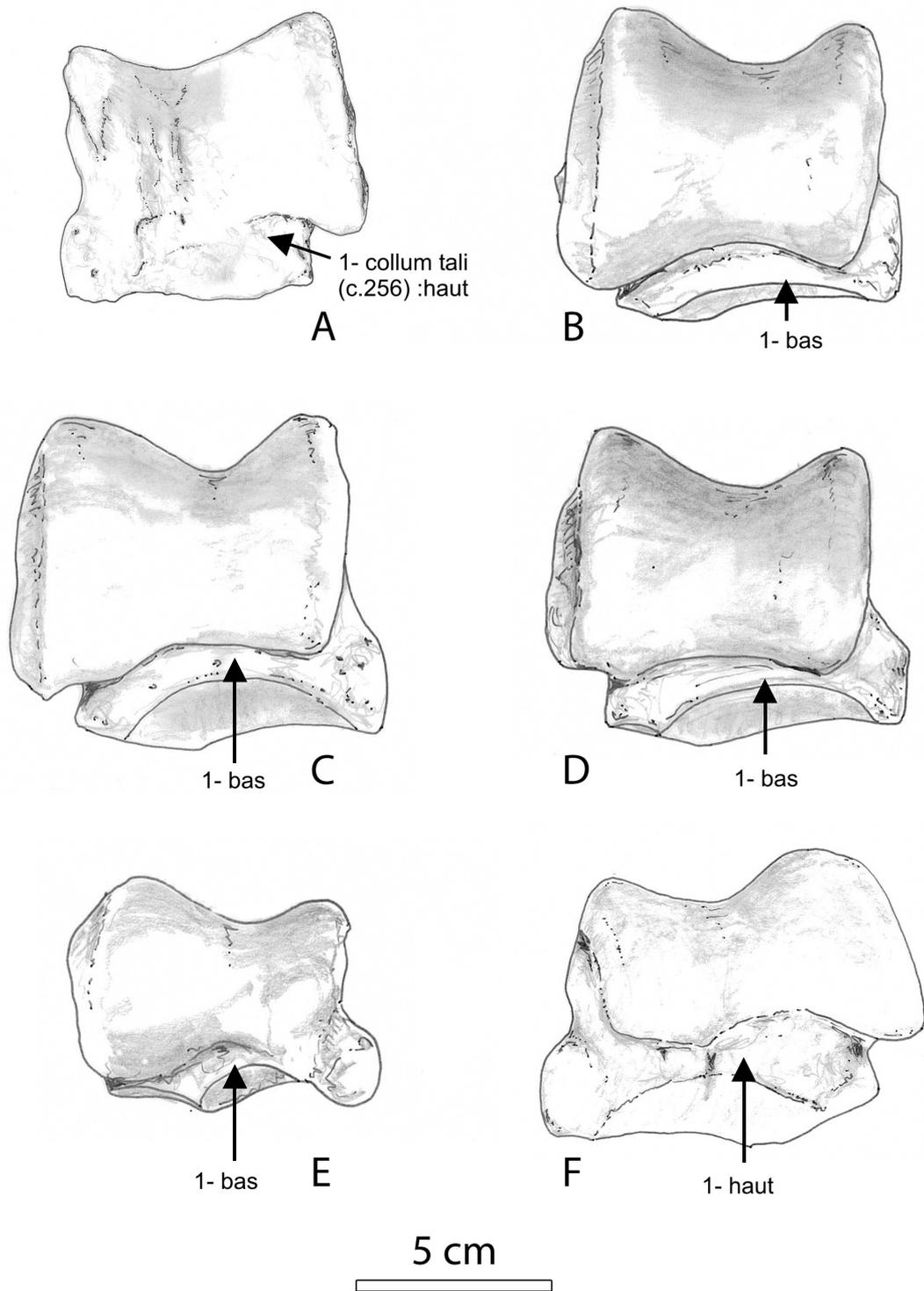
Le nœud 23 regroupe les clades [*D. lemanense*, *D. asphaltense*] et [*D. aginense*, « Novembre »] (Fig. 4 ; annexe 6). L'ensemble des *Diaceratherium* de l'Aquitaniens d'Europe se caractérise par la morphologie de l'astragale, avec deux réversions (*collum tali* bas ; rapport DT/H compris entre 1 et 1,20 ; Fig. 7).

Le clade (Fig. 4 : nœud 24 ; annexe 6) rassemble *D. lemanense* et *D. asphaltense* grâce à l'absence de l'échancrure sur la face médiale du magnum. Ce caractère très homoplastique (IR=16) est notamment acquis indépendamment chez *D. fatehjangense*.

Le dernier clade [*D. aginense*, « Novembre »] (Fig. 4 : nœud 25 ; annexe 6) est caractérisé par une seule synapomorphie postcrânienne contrôlée dans les deux taxons terminaux, très homoplastique (IR=33) : la facette postérieure par le Mt II parfois absente sur le Mt III (car. 272). Les autres caractères sont optimisés chez ce clade. « Novembre » peut être interprété comme un représentant atypique de *D. aginense*.



**Fig. 6** —. M3 g. vue occlusale **A** : *Diacatherium lemanense* (Bézac, MN1 ; crâne UPS-BEZ1, MHNT) ; **B** : *D. aurelianense* (Quinta do Narigão, n°34 ; modifié d'après Antunes et Ginsburg, 1983 : Pl. II fig. 4a) ; **C** : *D. lamilloquense* (Castelmaurou, MP 29 ; CAM62', MHNT) ; **D** : "*Brachypotherium*" *fatehjangense* (Kumbi 4a, MN1-2 ; Pak1012b, MHNT) ; **E** : série P1-P4 *D. lemanense* (Gannat, MN 1 ; crâne 2, AR). C. 134- M3: 0, quadrangulaire (A, C) ; 1, triangulaire (B,D). 1, C. 138 ; 2, C. 114 ; 3, C. 135 ; 4, C. 110, 5, C. 108. Les flèches indiquent l'état de caractère correspondant. Le trait représente 5 cm.

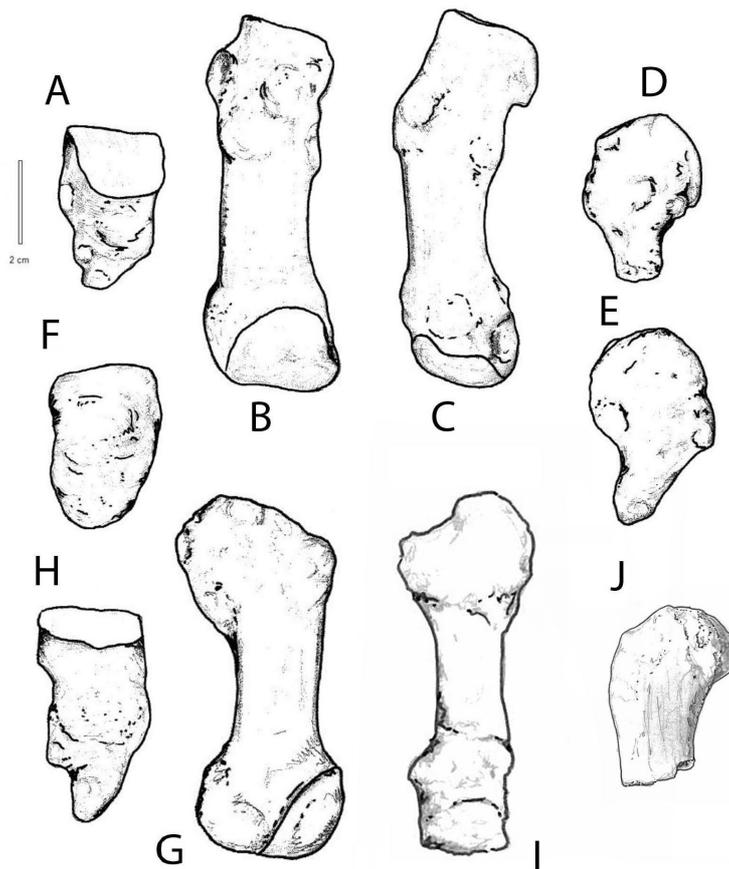


**Fig. 7** – Astragale vue dorsale **A** : *Diaceratherium lamilloquense* g. (Castelmaurou, MP 29 ; CAM3', MHNT) ; **B** : *D. lemanense* d. (Gannat ; B2-1547, AR) ; **C** : *D. aginense* d. (Gannat, MN 1 ; B2-3086, AR) ; **D** : Individu "Novembre" de Gannat d. (Gannat, MN 1 ; B2-3270, AR) ; **E** : *D. aurelianense* g. (Quinta da Noiva Ivb, MN 3-4 ; modifiée d'après Antunes et Ginsburg, 1983 : Fig. 6a) ; **F** : "*Brachypotherium*" *fatehjangense* d. (Dera Bugti 6, MN1-2 ; Pak183, MHNT). Les flèches indiquent l'état du car. 256. Le trait représente 5 cm.

## 4.2. Implications taxinomiques chez les Teleoceratina

Afin de déterminer les relations phylogénétiques de la sous-tribu des Teleoceratina, groupe interne *sensu stricto*, une analyse supplémentaire a été réalisée, focalisée sur ce clade aux membres généralement brachypodes.

Même si toutes les caractéristiques contrôlées chez l'individu « B » de Gannat sont rigoureusement identiques à celles de *Diaceratherium lamilloquense*, seul le caractère 228 discrimine ce clade des autres Teleoceratina contrôlés. De plus, ce caractère très homoplastique est partagé avec le clade d'acérathériinés [*Hoploaceratheium tetradactylum*, *Aceratherium incisivum*]. Le niveau exact de récolte de « B », issu d'anciennes récoltes, dans l'ensemble fossilifère de Gannat (MP29-MN1 ; Hugueney, 1997 ; Hugueney *et al.*, 1999) est en outre inconnu. Sur la base d'une vingtaine de caractères seulement, l'attribution de cet individu à *Diaceratherium lamilloquense* ne peut être exclue, mais elle demande à être confirmée par d'autres découvertes.



**Fig. 8** – McV vue dorsale **A** : *Diaceratherium lemanense* d. (Gannat ; B2-1460) ; **B** : Individu “B” de Gannat d. (Gannat ; B2-1382) ; **C** : *D. aginense* g. (Gannat, MN 1 ; B2-1495) ; **F** : *D. lemanense* d. (Gannat ; B2-1535) ; **H** : Individu “Novembre” de Gannat g. (Gannat, MN 1 ; B2-3227) ; **I** : *D. lamilloquense* d. (Castelmaurou, MP 29 ; CAM80, MHNT) ; . Vue latérale **D-E** : *D. lemanense* d.-g. (Gannat ; B2-1460 - B2-1481) ; **G** : Individu “B” de Gannat d. (Gannat ; B2-1382) ; **J** : “*Brachypotherium*” *fatehjangense* g. (Dera Bugti 6, MN1-2 ; Pak1469, MHNT). C. 231- McV: 0, fonctionnel (B, C, G, I, J phalange 1 associée); 1, vestigial (A, D, E,F, H). Le trait représente 2 cm.

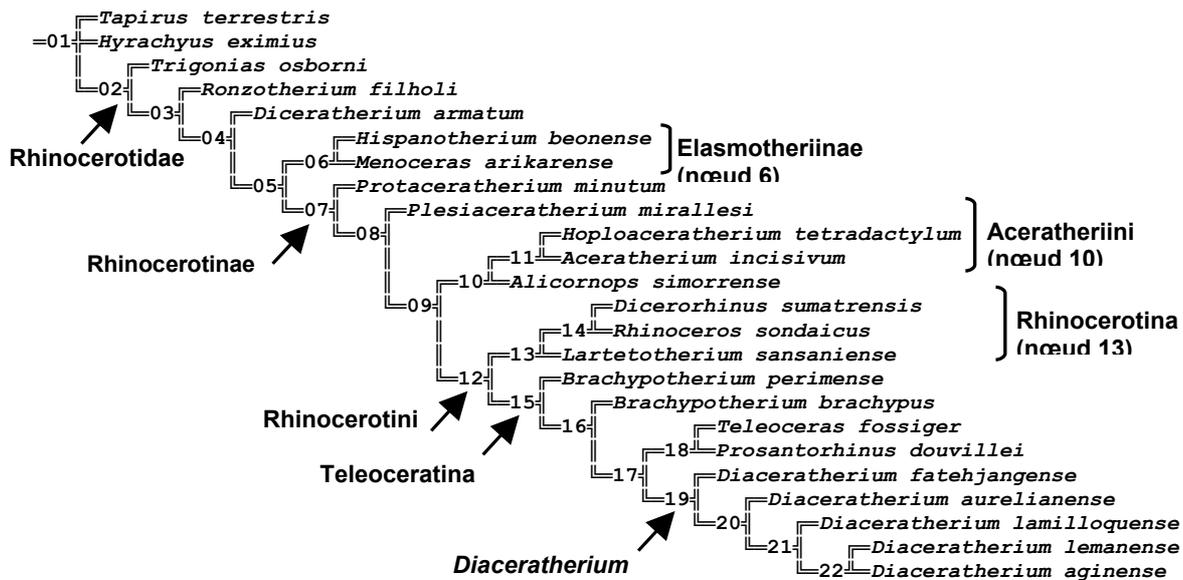
Trois des sept différences observées entre l'individu « Novembre » de Gannat (subadulte) et l'espèce *Diaceratherium aginense* correspondent à des variations ontogénétiques observées chez ce taxon (voir partie 4.3.). Les autres différences attestées (219<sup>(0)</sup>, 224<sup>(0)</sup>, 226<sup>(2)</sup>, 227<sup>(1)</sup>) sont peut-être liées à la tridactylie qui caractérise cet individu (contrairement au reste de l'hypodigme de *D. aginense*). Tous les états de caractères correspondants sont en effet présents chez *D. lemanense*, seule espèce tridactyle au sein des *Diaceratherium* (Fig. 8).

Des six différences observées entre *D. asphaltense* et *D. lemanense* (sur 119 caractères codés chez les deux groupes), quatre correspondent à des caractères pour lesquels des phénomènes de variabilité intraspécifique sont également observés chez *D. aginense* (47, 48, 226, 227), cependant que les autres peuvent être dues à un biais lié au nombre réduit de spécimens (112, 121). À partir des résultats obtenus, et en accord avec de Bonis (1973), l'espèce *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902) doit être considérée comme un synonyme junior de *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853).

Une fois ces trois taxons terminaux problématiques exclus (« Individu B », « Novembre » et « *D. asphaltense* » ; Fig. 9), le même arbre de longueur minimale 1204 pas (I.C.= 0,28 ; I.R.= 0,43) est obtenu par les commandes heuristiques de Hennig86 et de PAUP 4.0. La seule différence avec l'arbre parcimonieux de l'analyse de référence est sa longueur réduite de dix pas.

Le genre *Brachypotherium* n'est pas monophylétique dans l'analyse, mais paraphylétique ou polyphylétique selon les espèces que l'on y inclut : *B. perimense* apparaît comme groupe-frère des autres Teleoceratina contrôlés et *B. brachypus* comme groupe-frère de *Diaceratherium*. Du point de vue de la similitude globale, les différences observées entre ces deux *Brachypotherium* (66 différences/199 caractères, soit 33,16%) sont plus nombreuses qu'entre *Prosantorhinus douvillei* et *Teleoceras fossiger*, deux taxons caractérisées par une forte variation intraspécifique (Antoine, 2002).

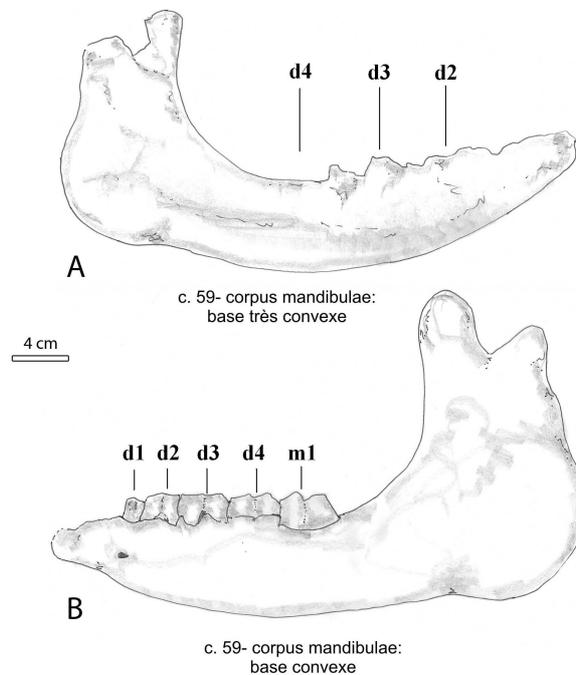
D'après l'arbre de référence, le genre *Diaceratherium* est monophylétique et inclut « *Teleoceras fatehjangense* (Pilgrim, 1910) ». Cinq espèces forment désormais le genre *Diaceratherium* : *D. lemanense* (Pomel, 1853), *D. aurelianense* (Nouel, 1866), *D. fatehjangense* (Pilgrim, 1910), *D. aginense* (Répelin, 1917) et *D. lamilloquense* Michel, 1983. Par conséquent, conformément aux résultats obtenus, le genre *Diaceratherium* est présent à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur à la fois en Europe et en Asie (Brunet *et al.*, 1987; Duranthon, 1990; Antoine *et al.*, 2000 ; Marivaux *et al.*, 2004 ; Antoine, soumis).



**Fig. 9.**— Arbre parcimonieux (1204 pas ; IC = 0,28 ; IR = 0,43) obtenu avec les commandes heuristiques « mh\*bb\* » de Hennig86, version 1.5 (Farris 1988) et Hsearch de PAUP 4.0b10 (« stepwise addition », 1000 répliquations ; Swofford 1998). Les nombres (de 1 à 25) sont les numéros des nœuds.

### 4.3. Variations ontogénétiques

Le contrôle de la variabilité ontogénétique a pu être réalisé chez *Diaceratherium lemanense*, *Diaceratherium aginense* et *Diaceratherium lamilloquense*, seuls taxons chez lesquels cette source de variabilité est contrôlable à partir de l'échantillon disponible.



**Fig. 10** —. Mandibule, vue labiale **A**: *Diaceratherium lamilloquense* nouveau né d. (La Milloque, MP 29 ; LM.1986.MP.17, d'après Michel, 1983) ; **B**: *D. lamilloquense* juvénile g. (La Milloque, MP 29 ; holotype LM.1986.MP, d'après Michel, 1983). Variabilité ontogénétique observée (caractère 59, annexe 1). Le trait représente 4 cm.

Six changements d'état de caractère sont observés entre le stade juvénile et le stade adulte. Deux concernent la mandibule : la symphyse moyennement relevée (53<sup>(1)</sup>) et la base du *corpus mandibulae* rectiligne (59<sup>(0)</sup>) (Fig. 10). Quatre variations postcrâniennes ont été observées, comme la présence de l'articulation postéro-proximale avec le semi-lunaire sur le scaphoïde (207<sup>(0)</sup>), le contact toujours présent des facettes pour le pyramidal et le Mc V sur l'unciforme (222<sup>(2)</sup>) (cette variabilité ne concerne que les *D. lemanense* tridactyles), le *collum tali* bas (256<sup>(1)</sup>) et l'expansion de la facette Cc 1 toujours présente (260<sup>(0)</sup>). Pour ces trois derniers caractères, une telle variabilité avait déjà été observée chez l'élasmothériiné *Hispanotherium beonense* par Antoine (2002). L'état de caractère chez les spécimens adultes est ici indiqué entre parenthèse.

#### 4.4 Diagnose émendée des *Diaceratherium*

La diagnose émendée correspond à la liste des apomorphies non ambiguës (synapomorphies pour le genre et autapomorphies pour chaque espèce), ainsi que tout autre caractère d'intérêt diagnostique caractéristique de chaque espèce. Cette liste est également détaillée dans le Tableau 2.

Genre ***Diaceratherium*** Dietrich, 1931 : Téléocératiné aux membres plus ou moins trapus mais dotés d'une apophyse postérieure basse sur le tibia.

***Diaceratherium lemanense*** (Pomel, 1853) : *Diaceratherium* tridactyle de petite taille ; cingulum labial toujours présent sur les molaires supérieures ; sillon postérieur toujours présent sur l'ectométalophe de la M3 ; mésostyle présent sur D3-4 ; di1 absente ; repli de l'ectolophide présent sur d2-3 ; *foramen vertebrale lateralis* présent sur l'atlas ; facette axoïdienne concave transversalement sur l'atlas ; coulisse des extenseurs du carpe profonde et large sur le radius ; facettes proximales pour le cubitus toujours fusionnées sur le radius ; échancrure médiale absente sur le magnum (Fig. 11 ).

***Diaceratherium aurelianense*** (Nouel 1866) : *Diaceratherium* très brachypode, avec échancrure du métalophe sur P2-4 ; cingulum lingual toujours absent sur les molaires supérieures ; mésostyle présent sur M2 ; tubérosité palmaire rectiligne sur le magnum ; reliefs intermédiaires bas et mousses sur les métapodes.

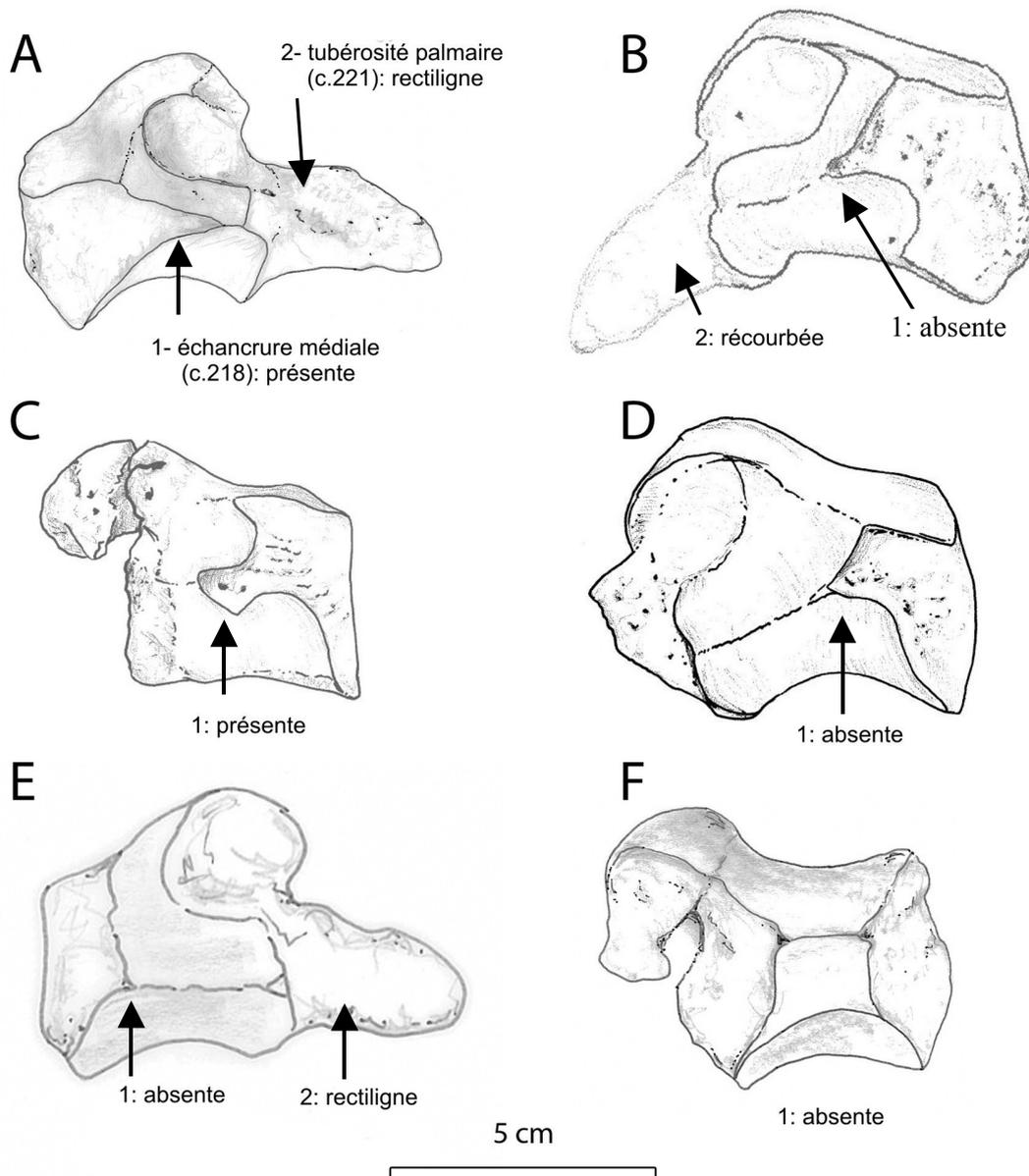
a	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. lemanense</i>
138 M3: sillon postérieur sur l'ectométalophe	?	?		absent	présent
177 d2-3: repli ectolophide	?	?		absent	présent
199 radius: facettes proximales pour le cubitus		toujours séparées		?	toujours fusionnées
222 unciforme: contact facettes pyramidal/Mc V			toujours absent		toujours présent
231 Mc V			fonctionnel		vestigial
b	<i>D. lemanense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. aurelianense</i>
86 P2-4: échancrure du métalophe			absente		présente
147 prémolaires inf: cingulum lingual			toujours présent		plutôt présent
195 humérus: cicatrice trochléenne			absente		présente
220 magnum: tubérosité postérieure		courte		?	allongée ?
280 métapodes: reliefs intermédiaires			hauts et tranchants		bas et mousses
282 métapodes: insertion des muscles interosseux			courte		longue
c	<i>D. lemanense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. fatehjangense</i>
17 espace entre les crêtes temporale et nuchale		déprimé	?	?	plane
18 pseudo-méat auditif externe		fermé partiellement	?	?	fermé complètement
48 processus paroccipital	polymorphe	bien développé	?	bien développé	peu développé
54 symphyse mandibulaire		épaisse	?	épaisse	très épaisse ?
57 corpus mandibulae: sillon lingual		présent	?	?	absent
70 dents jugales: racines			reliées	?	séparées
101 P3-4: constriction du protocône			toujours présente		plutôt présente
107 P4: antécrochet			toujours présent		toujours absent
118 M1-2: pli du paracône			faible		puissant
125 M1: métalophe			continu		hypocône individualisé ?
134 M3			quadrangulaire		triangulaire
151 d1 chez l'adulte		toujours présente	?	?	toujours absente
155 p2: paraconide			développé		réduit
173 D inférieures: étranglement de l'entoconide		présent	?	?	absent
209 scaphoïde: facette pour le magnum			concave		plane
216 trapézoïde: bord proximal			dissymétrique	?	symétrique
224 McII: facette pour le magnum			en bande		reniforme
227 McII: jonction des facettes pour le McIII	parfois absente		présente		absente
265 calcanéum: facette pour le tibia		toujours absente		?	toujours présente
d	<i>D. lemanense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. aginense</i>
60 ramus	incliné vers l'avant	?		incliné vers l'avant	vertical
83 prémolaires supérieures: cingulum labial		plutôt absent		?	toujours absent
128 M2: sillon à la base du protocône		toujours absent		?	toujours présent
162 m2-3: sillon lingual entoconide	absent		?	?	présent
203 radius-cubitus: deuxième articulation distale		absente		?	présente
207 scaphoïde: articulation postéro-proximale semi-lunaire	contact ou absente		présent	?	contact ou absente
275 MtIII: facette pour le cuboïde		absente		?	présente
e	<i>D. lemanense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. lamilloquense</i>
102 P3-4: protocône et hypocône			séparation		pont lingual
111 molaires supérieures: crochet			toujours présent		plutôt présent
112 molaires supérieures: crista		plutôt absente		toujours absente	toujours présente
135 M3: étranglement du protocône			toujours présent		toujours absent ?
228 McII: facette pour le trapèze			toujours présente		toujours absente
244 tibia: coulisse médiodistale		toujours absente		?	toujours présente ?
259 astragale: orientation trochlée/articulation distale		peu oblique		?	plus oblique
f	<i>D. lemanense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. lamilloquense</i>
218 magnum: échancrure de la face médiale		absent	?		présent
g	<i>D. lemanense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. lamilloquense</i>
221 magnum: tubérosité postérieure		recourbée	rectiligne	?	rectiligne
226 McII: facette postérieure pour le McIII		parfois absente		toujours présente	
252 astragale: rapport DT/H		compris entre 1-1,20		>/= 1,20	
256 astragale: collum tali		bas		haut	haut ?
262 astragale: face CcI		très concave		presque plane	?
h	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. lemanense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. lamilloquense</i>
105 P3: crista		toujours absente	plutôt absente	plutôt présente	toujours présente
210 scaphoïde: Hant-Hpost		identiques		Hant<Hpost	
279 membres		brachypodes		moins brachypodes	graciles
i	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. lemanense</i>	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. lamilloquense</i>
88 P2-4: cingulum lingual		réduit		continu	
90 P2-3: antécrochet		toujours présent	plutôt présent	toujours absent	plutôt absent
130 M2: mésostyle		présent	parfois absent		absent
214 pyramidal: articulation distale pour le semi-lunaire		dissymétrique		symétrique	
j	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. aginense</i>	<i>D. lemanense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. aurelianense</i>
149 prémolaires inférieures: cingulum labial		présent	?	absent ?	absent
230 McIV: face proximale		trapézoïdale		pentagonale	
264 calcanéum: facette pour le péroné		toujours présente		toujours absente	
266 tuber calcanei sur le calcanéum		massif		élané	?
k	<i>D. fatehjangense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. lemanense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. aginense</i>
247 tibia: apophyse postérieure		arrondie	arrondie ?	pointue	
l	<i>D. aginense</i>	<i>D. lamilloquense</i>	<i>D. lemanense</i>	<i>D. aurelianense</i>	<i>D. fatehjangense</i>
109 molaires supérieures: cingulum labial		plutôt absent	toujours présent	?	toujours absent

**Tableau 2.** Comparaison morphologique entre *Diaceratherium lemanense*, *D. aurelianense*, *D. fatehjangense* n.comb., *D. aginense* et *D. lamilloquense*. Sous-tableaux a-e, caractères diagnostiques respectivement : *Diaceratherium lemanense*, *D. aurelianense*, *D. fatehjangense* n.comb., *D. aginense* et *D. lamilloquense*. Sous-tableaux f-l, caractères conjointement présents par deux (successivement).

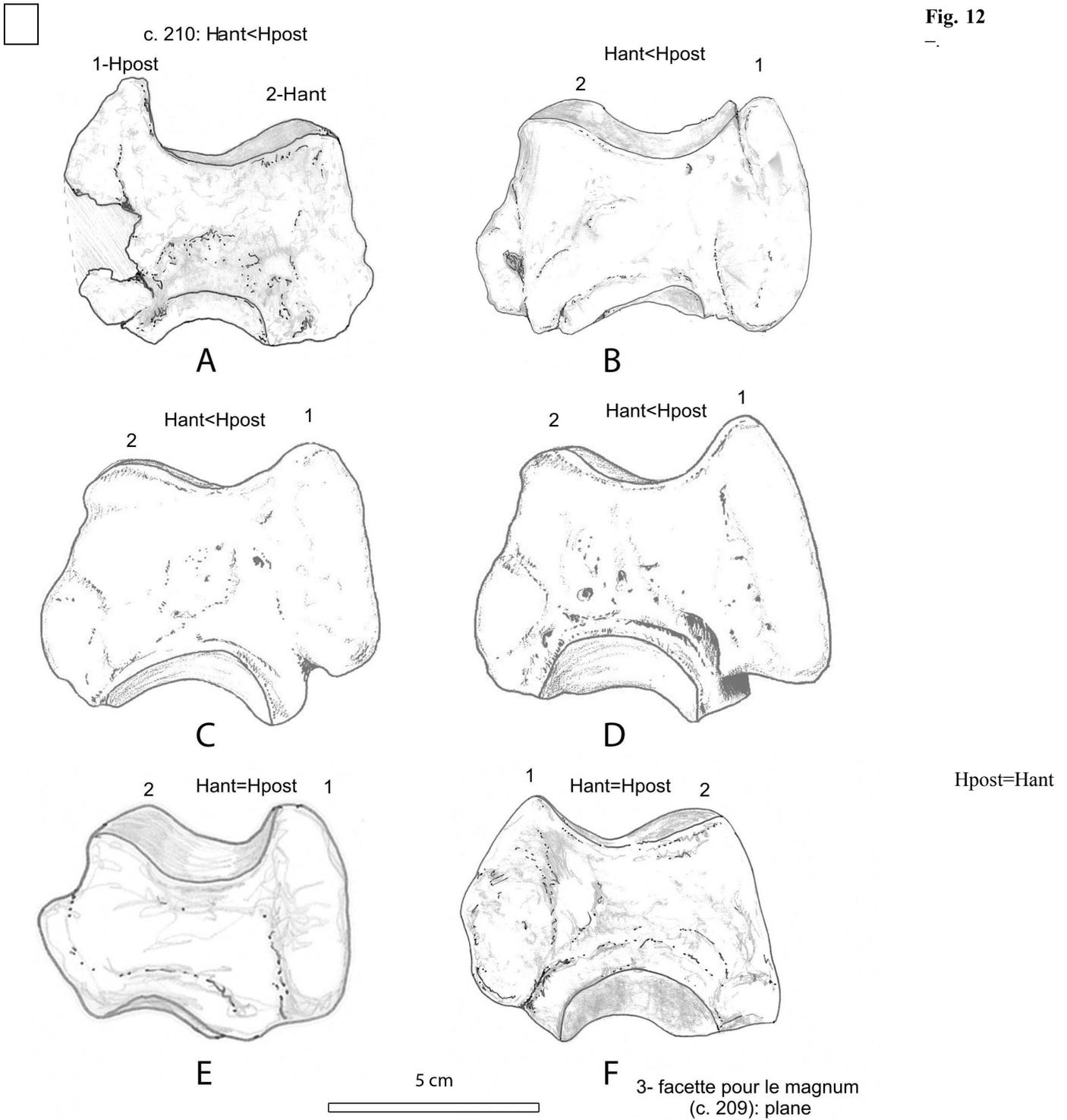
***Diaceratherium fatehjangense*** (Pilgrim, 1910) : *Diaceratherium* robuste et de très grandes dimensions, avec un processus paroccipital peu développé sur l'occipital ; racines des dents jugales séparées ; pli du paracône puissant sur M1-2 ; paraconide réduit sur p2 ; facette pour le magnum sur le scaphoïde plane (Fig. 12); échancrure médiale absente sur le magnum (Fig. 11).

***Diaceratherium aginense*** (Répelin, 1917): *Diaceratherium* de taille moyenne et aux membres robustes avec un processus postorbitaire présent sur le frontal ; ramus mandibulaire vertical ; sillon lingual toujours présent à la base du protocône de M2 ; mésostyle présent sur M2 ; sillon lingual de l'entoconide présent sur m2-3 ; deuxième articulation distale présente sur le radius et le cubitus ; échancrure de la face médiale plutôt superficielle sur le magnum (Fig. 11).

***Diaceratherium lamilloquense*** Michel, 1983: *Diaceratherium* de petite taille et aux membres graciles ; tubérosité postérieure rectiligne sur le magnum (Fig. 11); articulation distale très oblique par rapport à la trochlée sur l'astragale ; pont lingual entre protocône et hypocône sur P3-4 ; facette pour le trapèze absente sur le Mc II.



**Fig. 11**–. Magnum vue médiale **A** : *Diaceraotherium lamilloquense* d. (Castelmaurou, MP 29 ; CAM28, MHNT) ; **B** : *D. lemanense* G (Gannat ; B2-1476, AR) ; **C** : *D. aginense* g. (Gannat, MN 1 ; B2-7506, AR) ; **D** : Individu "Novembre" de Gannat g. (Gannat, MN 1 ; B2-3218, AR) ; **E** : *D. asphaltense* d. (Pyrimont-Challonges; squelette type, UCBL). Magnum vue latérale **F** : "*Brachypotherium*" *fatehjangense* d. (Kumbi 5, MN1-2 ; Pak 2114, MHNT). Les flèches indiquent l'état de caractère correspondant. Le trait représente 5 cm.



Scaphoïde vue médiale **A** : *Diaceratherium lamilloquense* g. (Castelmaurou, MP 29 ; CAM79', MHNT) ; **B** : Individu "B" de Gannat d. (Gannat ; B2-1385, AR) ; **C** : *D. lemanense* d. (Gannat ; B2- B2-1528, AR) ; **D** : *D. aginense* d. (Gannat, MN 1 ; B2-2144, AR) ; **E** : *D. asphaltense* d. (Pyrimont-Challonges, MN1 ; squelette type, UCBL) ; **F** : "*Brachypotherium*" *fatehjangense* g. (Kumbi 4c, MN1-2 ; Pak Pak850, MHNT). Les flèches indiquent l'état de caractère correspondant. Le trait représente 5 cm.

## 5. CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES

Les relations phylogénétiques entre les groupes supragénériques définis chez les Rhinocerotinae, jusqu'alors controversées (Cerdeño, 1995; Heissig, 1999 ; Antoine, 2002 ; Antoine et al., 2003b) apparaissent résolues, avec les Aceratheriini comme groupe frère du clade [Rhinocerotina, Teleoceratina]. Cette analyse de parcimonie montre également la monophylie du genre *Diaceratherium* au sein des Teleoceratina. D'après l'arbre de référence, la topologie de ce clade est de la forme [*D. fatehjangense* [*D. aurelianense* [*D. lamilloquense* [*D. aginense*, *D. lemanense*]]]].

L'attribution de « *Teleoceras fatehjangense* (Pilgrim, 1910) » au genre *Diaceratherium* affirme la présence du genre en Asie au Miocène, déjà évoquée à l'Oligocène supérieur par Marivaux *et al.* (2004). Par conséquent et dans l'état actuel des connaissances, *Diaceratherium* s'étend de l'Oligocène supérieur (MN29) au Miocène inférieur (MN4) en Europe (Brunet *et al.*, 1987; Duranthon, 1990; Antoine *et al.*, 2000) et de l'Oligocène supérieur (MP29?) au Miocène supérieur en Asie du sud (Marivaux *et al.*, 2004 ; Antoine, soumis).

En accord avec de Bonis (1973), les résultats obtenus confirment que l'espèce *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902) doit être considérée comme un synonyme junior de *Diaceratherium lemanense* (Pomel, 1853).

Contrairement à ce qui est généralement admis (par exemple : de Bonis, 1973; Michel, 1983; Brunet *et al.*, 1987 ; Duranthon, 1990 ; Cerdeño, 1993), les résultats obtenus montrent que le genre *Diaceratherium* ne constitue pas une lignée anagénétique, avec des espèces se succédant chronologiquement. L'évolution de ce genre monophylétique est bien plus complexe, avec plusieurs cladogenèses successives ; des taxons contemporains sont largement répandus sur le continent eurasiatique, que ce soit à l'Oligocène ou au Miocène : *D. cf. lamilloquense* et *D. lamilloquense*, respectivement dans l'Oligocène supérieur de Thaïlande et d'Europe occidentale (Brunet *et al.*, 1987 ; Duranthon, 1990 ; Marivaux *et al.*, 2004) ; *D. lemanense* et *D. aginense*, associés à Gannat et Paulhiac, deux gisements de l'Aquitainien inférieur (MN1) ; *D. fatehjangense* (MN1-10 d'Asie du sud), contemporain de *D. lemanense* (MP30-MN1), *D. aginense* (MN1-2), et *D. aurelianense* (MN3-4).

L'importante homoplasie existant chez les Rhinocerotidae et déjà évoquée notamment par Antoine (2002) et Antoine *et al.* (2003b) est confirmée. Chez les Teleoceratina cette variabilité est, en grande partie, restreinte au squelette postcrânien. Au niveau de la variabilité intraspécifique, les différences observées entre les taxons peuvent être dues à un biais d'échantillonnage.

À l'issue de ce travail, différents points restent toutefois à examiner : de nouvelles fouilles dans les environs de Gannat seraient nécessaires pour y confirmer la présence de *D. lamilloquense*, uniquement envisagée ici par le spécimen « B », dont le niveau de récolte est inconnu (Oligocène supérieur ou Miocène basal ?). La résolution des relations phylogénétiques au sein de *Brachypotherium* nécessiterait le même traitement que celui opéré dans le présent travail pour *Diaceratherium*. L'intégration éventuelle de nouveaux caractères anatomiques, spécifiques aux Teleoceratina, pourrait permettre de tester la solidité des relations phylogénétiques proposées dans cette étude.

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier M. Jean-François Lapeyre, directeur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, et Mr. Pierre Dalous, responsable des collections au MHNT, ainsi que l'Université Paul-Sabatier de Toulouse pour m'avoir accueillie et autorisé l'accès aux spécimens en collection au MHNT.

J'exprime toute ma gratitude à l'Association Rhinopolis (Gannat, Allier), qui effectue notamment des fouilles sur le gisement de Gannat, pour m'avoir accueillie et autorisé l'accès aux spécimens étudiés. Que le Conseil Général de l'Allier et l'Union Européenne qui financent le le projet "Voyage au pays des Rhinos" dans le cadre du programme Leader+ soient ici remerciés.

Je tiens à exprimer également ma reconnaissance aux conservateurs du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille (MHNM) pour m'avoir laissé étudier tout le matériel dont j'avais besoin. Je remercie l'Université de Provence d'Aix-Marseille I, et en particulier Loïc Villier, coresponsable du Musée de Paléontologie de la UPM I, pour son accueil et pour m'avoir permis d'analyser ses collections.

Je remercie Monique Vianey-Liaud et Laurent Marivaux, coordinateurs du Master 2 en Paléontologie Paléobiologie et Phylogénie à l' Université de Montpellier II.

Enfin, toute ma gratitude va à mes trois responsables de stage, Pierre-Olivier Antoine, Francis Duranthon et Sophie Hervet, pour m'avoir fait l'honneur de diriger ce travail. Merci à eux pour leur aide précieuse, leur gentillesse et pour tout ce qu'ils m'ont appris grâce à leur expérience.

Je tiens enfin à exprimer toute ma reconnaissance à Catherine pour les pauses et ses sourires, à Matthieu pour la mise en page des images et à toutes celles et ceux sans qui la rédaction de ce mémoire n'aurait pas été possible.

## BIBLIOGRAPHIE

- Aguilar J.P., Antoine P.-O., Crochet J.-Y., López-Martínez N., Métails G., Michaux J. et Welcomme, J.-L.** (2003). – Les mammifères du Miocène inférieur de Beaulieu. Comparaison avec Wintershof-West et le problème de la limite MN3-4. *Coloquios de Paleontologia* **1** : 1–24.
- Antoine P.-O.** (2002). – Phylogénie et évolution des Elasmotheriina (Mammalia, Rhinocerotidae). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, **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.**, soumis. – Rhinocerotids from the Siwalik faunal sequence. in The Neogene of the Siwaliks. D. Pilbeam, J. C. Barry et M. E. Morgan (eds.), Cambridge University Press.
- Antoine P.-O. et Duranthon F.** (1997). – Découverte de *Protaceratherium minutum* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le gisement orléanien (MN4) de Montréal-du-Gers (Gers). *Annales de Paléontologie* **83** (2) : 201–213.
- Antoine P.-O. et Welcomme J.-L.** (2000). A new rhinoceros from the Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan: the earliest elasmotheriine. *Palaeontology* **43**, 795-816.
- Antoine, P.-O., Bulot, C. et Ginsburg, L.** (2000). – Les rhinocérotidés (Mammalia, Perissodactyla) de l'Orléanien des bassins de la Garonne et de la Loire (France) : intérêt biostratigraphique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series IIA – Earth and Planetary Science* **330**: 571–576.
- Antoine P.-O., Fleury G. et Duranthon F.** (2001). – Le rhinocérotidé *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900) de l'Orléanien supérieur de Captieux (Gironde). *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* **137** : 87–91.
- Antoine P.-O., Ducrocq S., Marivaux L., Chaimanee Y., Crochet J.-Y., Jaeger J.-J. et Welcomme J.-L.** 2003a. Early rhinocerotids (Mammalia, Perissodactyla) from South Asia and a review of the Holarctic Paleogene rhinocerotid record. *Canadian Journal of Earth Sciences* **40**, 365-374.
- Antoine P.-O., Duranthon F. et Welcomme J.-L.** (2003b). – *Alicornops* (Mammalia, Rhinocerotidae) dans le Miocène supérieur des Collines Bugti (Balouchistan, Pakistan) : implications phylogénétiques. *Geodiversitas* **25** (3) : 575–603.
- Antoine, P.-O., Duranthon, F., Hervet, S. et Fleury, G.** (2006). – Vertébrés de l'Oligocène terminal (MP30) et du Miocène basal (MN1) du méso de Toulouse (Sud-Ouest de la France). *Comptes Rendus Palévol*, **5** (7): 875–884.
- Antunes M.C. et Ginsburg L.** (1983). – Les Rhinocérotidés du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra (Universidade Nova de Lisboa)*, Lisboa, **7** : 17–98.
- Becker D., Bürgin T. et Oberli U.** (2006). – Discovery of a juvenile *Diaceratherium lemanense* (Rhinocerotidae) from the Aquitanian molasse of Switzerland: systematics, biostratigraphical and paleobiogeographical implications. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **26** (3): 40A.
- Bell S.K. et Mc Kenna M.C.** (1997). – Classification of mammals above the species level. *Columbia University Press*: 631 p.
- Blainville de H.-M.** (1846). – Ostéographie ou Description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des mammifères récents et fossiles pour servir de base à la zoologie et à la géologie, Paris. *Arthus Bertrand* **7**.
- Bonis de L.** (1973). – Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs – Carnivores – Périssodactyles. *Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, Paris*, **28** : 1–192.
- Bulot C. et Ginsburg L.** (1987). – Gisements à mammifères miocènes du Haut Armagnac et âge des plus anciens Proboscidiens d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, **314** : 1011–1016.
- Bulot C., Ginsburg L. et Tassy P.** (1992). – Le gisement à mammifères miocènes de Castelnau-d'Arbieu (Gers). Données nouvelles et implications biostratigraphiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **35** (II) : 533–537.
- Bruijn de H., Daams R., Daxner-Höck G., Falhusch V., Ginsburg L., Mein P. et Morales J.** (1992). – Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *Newsletters on Stratigraphy* **26** (213) : 65–118.
- Brunet M.** (1979). – Les grands mammifères chefs de file de l'immigration oligocène et le problème de la limite Éocène-Oligocène en Europe. *Fondation Singer-Polignac (ed.)*, Paris : 281 p.
- Brunet M., Bonis de L. et Michel P.** (1987). – Les grands Rhinocerotidae de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur d'Europe occidentale: intérêt biostratigraphique. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **10** (A) : 59–66.
- Cerdeño E.** (1989). – Revision de la sistemática de los Rinocerontes del Neogeno de España. *Universidad Complutense de Madrid*, In Thèse : 306/89.
- Cerdeño E.** (1993). – Étude sur *Diaceratherium aurelianense* et *Brachypotherium brachypus* (Mammalia, Rhinocerotidae) du Miocène moyen de France. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 4ème série, section C*, **15** (1-4) : 25–77.

- Cerdeño E.** (1996). – Cladistic analysis of the family Rhinocerotidae (Perissodactyla). *American Museum of Natural History Novitates, New York*, **3143** : 1–25.
- Cerdeño E.** (1996). – *Prosantorhinus*, le petit rhinocérotidé téléocératine du Miocène d'Europe occidentale. *Geobios* **29** (1) : 111-124.
- Chavasseau O., Chaimanee Y., Tun S.-T., Soe A.-N., Barry J.-C., Marandat B., Sudre J., Marivaux L., Ducrocq S. et Jaeger J.-J.** (2006). – Chaungtha, a new Middle Miocene mammal locality from the Irrawaddy Formation, Myanmar. *Journal of Asian Earth Sciences* **28** : 354–362
- Cope E.-D.** (1873a). – Third notice of extinct Vertebrata from the Tertiary of the Plains. *Palaeontological Bulletin* **16**: 1–8.
- Cuvier G.** (1822). – Recherches sur les ossemens fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces. Tome **II** : 537 ; Tome **III**: 394–396.
- Depéret Ch.** (1887). – Recherches sur la succession des faunes des vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, **4** : 1–129.
- Depéret Ch.** (1902). – Les vertébrés oligocènes de Pyrimont-Challonges. *Mémoire Société de Paléontologie Suisse*, **XXIX**.
- Duranthon F.** (1900). – Étude paléontologique (Rongeurs, Anthracothériidés, Rhinocérotidés) de la molasse toulousaine (Oligo-Miocène). Biostratigraphie et implications géodynamiques. *Ecole Pratique des Hautes Etudes, Montpellier*, In Thèse.
- Duranthon F.** (1991). – Biozonation des molasses continentales oligo-miocènes de la région toulousaine par l'étude des mammifères. Apports à la connaissance du bassin d'Aquitaine (France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences-Series II 313, Paris* : 965–970.
- Duvernoy G.-L.** (1853). – Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **36**: 117–125, 169–176, 450–454.
- Duvernoy G.-L.** (1854 - 1855). – Nouvelles études sur les rhinocéros fossiles. *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, **7**: 1–144.
- Farris J.S.** (1988). – *Hennig86 Reference*. Version 1.5. Port Jefferson Station, New York: logiciel et guide.
- Foster-Cooper C.** (1934). – The extinct Rhinoceroses of Baluchistan. *Phil. Trans. Roy. Soc., London*, **123** (B) : 569-616.
- Ginsburg L., Huin J. et Locher J.-P.** (1981). – Les Rhinocerotidae (Perissodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur des Beilleaux à Savigné-sur-Lathan (Indre-et-Loire). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, section C*, **3** (4) : 25–77.
- Ginsburg L.** (2001). – Les faunes de mammifères terrestres du Miocène moyen des Faluns du bassin de Savigné-sur-Lathan (France). *Geodiversitas*, **23** (3) : 381–394.
- Ginsburg L. et Bulot C.** (1982). – Les carnivores du Miocène de Bézian près de la Romieu (Gers, France). *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Amsterdam*, **85** (B1): 53–76.
- Guérin C.** (1989). – La famille des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) : systématique, histoire, évolution, paléoécologie. *Cranium*, **6** (2): 3–14.
- Harrison J.A. et Manning E.M.** (1983). – Extreme carpal variability in *Teleoceras* (Rhinocerotidae, Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology* **3** (1): 58–64.
- Heissig K.** (1972). – Paläontologische und geologische Untersuchungen im Tertiär von Pakistan. 5. Rhinocerotidae (Mamm.) aus den unteren und mittleren Siwalik-Schichten. *Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen Neue Folge, Heft 152, München*.
- Heissig K.** (1999). – Family Rhinocerotidae, in RÖSSNER G.E. et HEISSIG K. (eds). The Miocene Land Mammal Faunas of Europe, Pfeil, Munich : 175–188.
- Hugueney M., Jonet P. et Mathis C.** (1984). – La position biostratigraphique du gisement de Gannat (Allier) au sein de l'Oligocène supérieur : données nouvelles obtenues par la découverte de petits mammifères. *Actes du symposium paléontologique G. Cuvier, Montbéliard 1983, E. Buffetaut, J.-M. Mazin and E. Salmon (Eds)*: 301–309.
- Hugueney M.** (1997). – Biochronologie mammalienne dans le Paléogène et le Miocène inférieur du centre de la France : Synthèse réactualisée. *Actes du Congrès BiochroM'97, J.P. Aguilar, S. Legendre et J. Michaux (Eds.)*. *Mém. Trav. E.P.H.E., Insitute Montpellier*, **21**: 417–430.
- Hugueney M., Berthet D., Bodergat A.-M., Escuillié F., Mourer-Chauviré C. et Watinne A.** (2003). – La limite Oligocène-Miocène en Limagne : changements faunistiques chez les mammifères, oiseaux et ostracodes des différents niveaux de Billy-Créchy (Allier, France). *Geobios* **36**: 719–731.
- Kaup J.J.** (1932). – Über *Rhinoceros incisivus* Cuv. Und eine neue Art, *Rhinoceros Schleiermachersi*. *Isis, Dresden*, **8**: 898–894.
- Klaits B.G.** (1973). – Upper Miocene Rhinoceroses from Sansan (Gers), France: The manus. *Journal of Paleontology* **47** (2): 315–326.

- Lartet E.** (1837). – Note sur les ossements fossiles des terrains tertiaires de Simorre, de Sansan, etc., dans le département du Gers, et sur la découverte récente d'une mâchoire de singe fossile. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, **4** : 85–93.
- Landesque L.** (1888). – L'Agenais et le Périgord dans les époques du Miocène inférieur et du Miocène moyen. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, **17** : 24-37.
- Lavocat R.** (1951). – Révision de la Faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Ed. Sciences et Avenir, Paris* : 107–115.
- Marivaux L., Chaimanee Y., Yamee C., Srisuk P. et Jaeger J.-J.** (2004). – Discovery of *Fallomus ladakhensis* Nanda et Sahni, 1998 (Mammalia, Rodentia, Diatomyidae) in the lignites of Nong Ya Plong (Phetchaburi Province, Thailand) : systematic, biochronological and paleoenvironmental implications. *Geodiversitas* **26** (3) : 493–507.
- Mayet L.** (1908). – Étude des mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. *Annales de l'Université de Lyon* **24**. 2ème édition.
- Osborn F.-H.** (1898a). – A complete skeleton of *Teleoceras fossiger*. Notes upon the growth and sexual characters of this species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **10** (4) : 51–60.
- Osborn, F.-H.** (1900). – Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. *Bulletin American Museum of Natural History* **13** : 229–257.
- Pilbeam D.R., Behrensmeyer A.K., Barry J.C., Shah S.M.I. et al.** (1979). – Miocene sediments and Faunas of Pakistan. *Postilla* 179: 45 p.
- Pilbeam D., Morgan M., Barry J.C. et 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.** (1910). – Notices of new mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Records of the Geological Survey of India* **15** (1) : 63–71.
- Pilgrim G.E.** (1912). – The vertebrate fauna of the Gaj Series in the Bugti Hills and the Punjab. *Memoirs Palaeontologia Indica, New Series, Calcuta* **4** (2): 1–82.
- Pomel M.** (1853). – Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire, et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. 76–78.
- Répin J.** (1917). – Études paléontologiques dans le Sud-Ouest de la France: Les Rhinocerotidés de l'Aquitainien Supérieur de l'Agenais (Laugnac). *Annales du Musée d'Histoire Naturelle de Marseille* **16** : 1–47.
- Roman F.** (1911). – Les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe. *Musée Science Naurelle, Lyon*, **11**: 1–92.
- Roman F.** (1924). – Contribution a l'étude de la faune de mammifères des Littorinenkalk (Oligocène supérieur) du Bassin de Mayence. Les Rhinocéros. *Travaux de Laboratoire de Géologie de l'Université de Lyon* **47**: 258–267.
- Roman F. et Viret J.** (1934). – La faune de mammifères du Burdigalien de la Romieu (Gers). *Mémoires de la Société Géologique de France* **29**.
- Santafé-Llopis J. et Belincho-Garcia M.** (1988). – *Brachypotherium aurelianense* (NOUEL) (*Perissodactyla, Rhinocerotidae*) del Mioceno inferior continental valenciano (Buñol, Valencia). *Acta Geologica Hispanica* **23** (3) : 217–222.
- Scott W.B.** (1941). – Perissodactyla. The mammalian fauna of the White River Oligocene. *Transactions of the American Philosophical Society (New Series)* **28**: 747–980.
- Swofford D. L.** (2002). – PAUP\*. *Phylogenetic Analysis Using Parsimony (\*and Other Methods)*. Version 4.4, Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Vasseur G.** (1912). – Découverte d'un gisement de Vertébrés dans l'Aquitainien supérieur de l'Agenais. L'âge géologique de la faune de St-Gérard-le-Puy. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* **155** : 987–989.
- Viret J.** (1929). – Les faunes de mammifères de l'Oligocène Supérieur de la Limagne Bourbonnaise. *Annales de l'Université de Lyon* **47**.
- Welcomme J.-L., Antoine P.-O., Duranthon F., Mein P. et Ginsburg L.** (1997). – Nouvelles découvertes de Vertébrés miocènes dans le synclinal de Dera Bugti (Balouchistan, Pakistan). *C. R. Acad. Sc., Sc. de la Terre et des Planètes, Paris*, **325**: 531-536.
- Wermelinger M.** (1998). – Etude ostéologique du membre thoracique de *Prosantorhinus cf. douvillei* (petit rhinocéros du gisement miocène (MN4b) de Montreal-du-Gers (Gers, France). Étude ostéologique du membre thoracique. *Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse-3*, In Thèse: 98-TOU3-4077.3131

# ANNEXES

## ANNEXE 1 – CARACTÈRES CLADISTIQUES UTILISÉS POUR L'ANALYSE PHYLOGÉNÉTIQUE DES RHINOCEROTIDAE, MODIFIÉE 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 caractères manquants sont codés « ? », et les caractères non-applicables « - ». Les modalités du codage sont détaillées dans Antoine (2002, 2003). Les modifications sur les caractères d'Antoine (2002) et Antoine *et al.* (2003b) apparaissent ici en gras.

### 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 ( $l/L ?100 < 50$ ) ; 1, brachycéphale ( $l/L ?100 > 50$ )
- 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 mandibulaire : 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 ≤ 50) ; 2, très courte (I P/M ≤ 42)  
 64 Dents jugales : replis d'émail = 0, nuls ; 1, débutants ; 2, développés ; 3, exacerbés  
 65 Dents jugales : cément = 0, absent ; 1, présent  
 66 Dents jugales : cément = 0, quantité faible ou variable ; 1, abondant  
 67 Dents jugales : aspect de l'émail = 0, ridulé sur toute sa surface ; 1, ridulé et arborescent au sommet ; 2, chagriné et arborescent  
 68 Dents jugales : couronne = 0, basse ; 1, haute  
 69 Dents jugales : couronne = 0, haute ; 1, hypsodontie partielle ; 2, subhypsodontie ; 3, hypsodontie  
 70 Racines des dents jugales = 0, séparées ; 1, reliées ; 2, coalescentes  
 71 I1 = 0, présente ; 1, absente  
 72 I1 : section de la couronne = 0, en amande ; 1, ovale ; 2, demi-lune  
 73 I2 = 0, présente ; 1, absente  
 74 I3 = 0, présente ; 1, absente  
 75 C sup = 0, présente ; 1, absente  
 76 i1 = 0, présente ; 1, absente  
 77 i1 = 0, collet marqué ; 1, couronne réduite  
 78 i2 = 0, présente ; 1, absente  
 79 i2 = 0, incisiforme ; 1, en forme de défense  
 80 i2 = 0, parallèles ; 1, divergentes  
 81 i3 = 0, présente ; 1, absente  
 82 C inf = 0, présente ; 1, absente  
 83 Prémolaires supérieures : cingulum labial = 0 toujours présent ; 1, plutôt présent ; 2, plutôt absent ; 3, toujours absent  
**84 P2-4 : crochet = 0, toujours absent ; 1, plutôt absent ; 2, plutôt présent ; 3, 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, plutôt réduit à un bouton ; 2, , 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, plutôt jonction avec l'ectolophe ; 2, 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, plutôt absent ; 2, toujours 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 lingualement ; 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 ( $150 \leq \text{Isc} \leq 200$ ) ; 1, très allongée ( $\text{Isc} \geq 200$ ) ; 2, spatulée ( $\text{Isc} \leq 150$ )  
 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 : tubercule antérieur sur l'extrémité distale = 0, absent ; 1, présent  
**207 Scaphoïde : articulation postéro-proximale avec le semi-lunaire = 0, présente ; 1, parfois en contact ou absente ; 2, toujours en 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 : Hant-Hpost = 0, identiques ; 1, Hant < Hpost  
 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, plutôt profonde ; 3, 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 médiolaterale = 0, toujours présente ; 1, parfois absente ; 2, toujours absente
- 244 Tibia : coulisse médiolaterale = 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 (≥ 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 ; 2, toujours absente**
- 261 Astragale : expansion de la facette Cc 1 = 0, toujours basse et large ; 1, plutôt basse et large ; 2, plutôt haute et étroite ; 3, 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, parfois absente ; 2, toujours absente**  
273 Mt III : facettes pour le Mt IV = 0, distinctes ; 1, parfois reliées  
274 Mt III : élargissement distal de la diaphyse chez l'adulte = 0, absent ; 1, présent  
275 Mt III : facette pour le cuboïde = 0, absente ; 1, présente  
276 Mt III : facette pour le cuboïde = 0, petite ; 1, grande  
277 Mt IV : tubérosité postéroproximale = 0, isolée ; 1, en bande  
278 Phalange 1 Mt III : surfaces d'insertion paires = 0, latérales ; 1, plutôt antérieures  
279 Membres = 0, graciles ; 1, brachypodes  
280 Métapodes : reliefs intermédiaires = 0, hauts et tranchants ; 1, bas et mousses  
281 Métapodes centraux : tubercule postérodial sur la diaphyse = 0, absent ; 1, présent  
282 Métapodes : insertion des muscles interosseux = 0, longue ; 1, courte.

## ANNEXE 2 – LISTE DU MATÉRIEL EXAMINÉ (OBSERVATION DIRECTE)

### *Diaceratherium lemanense*

Matériel examiné.– Bézac : Crâne (UPS-BEZ1) ; fémur (UPS-BEZ). Paulhiac : crâne (sn MHNM). Gannat : (71) crâne juvénile (moulage MHNT) Gannat (1891); (216) Crâne (moulage MHNT) Gannat (1978); denture supérieure paralectotype (moulage MHNT) Gannat (1978). Carpe gauche (paralectotype, MNHN AC-2373). Gannat : crâne J (B2-5), crâne 2016, crâne (B2-2); mandibule inférieure (B2-1375), (B2-1365) J; M3 (B2-6088); d1(B2-7492); atlas (B2-7118); omoplate (B2-1615), (B2-1692), (B2-1981), (B2-2064); humérus (B2-0009), (B2-1733); radius (B2-100-1473); cubitus (B2-2166-1472); scaphoïde (B2-1452), (B2-1528), (B2-7476); semi-lunaire (B2-1455-1478), (B2-7478), (B2-1529); pyramidale (B2-1456-1474), (B2-1712), (B2-7477); trapézoïde (B2-1458-1477), (B2-1533), (B2-7482); magnum (B2-1454-1476), (B2-1530), (B2-7481); unciforme (B2-1453-1475), (B2-1531), (B2-7480); McII (B2-1462), (B2-1661), (B2-7180); McIII (B2-1461-1489), (B2-3069); McIV (B2-1375), (B2-1463-1483), (B2-7179), (B2-1972); McV (B2-1460-1481), (B2-1535), (B2-7484), (B2-0049), (B2-1024); tibia (B2-1320) (J-subA), (B2-1520) J, (B2-7453); astragale (B2-1321), (B2-1521), (B2-2030), (B2-1547), (B2-2066); calcanéum (B2-1905), (B2-1548), (B2-1322) J-subA, (B2-1522); naviculaire (B2-1550) J-subA, (B2-0035); cuboïde (B2-1906), (B2-1549) J-subA, (B2-1523); ectocuneiforme (B2-1810); MtIII (B2-1896), (B2-1973), (B2-1704) J; MtIV (B2-7147) entre d'autres métapodes et phalanges non indiqués ici.

### *Diaceratherium aginense*

Matériel examiné.– Gannat : omoplate (B2-3156), (B2-1393), (B2-2027) J, (B2-1872), (B2-2064); radius (B2-7424-7286) J, (B2-7392) J, (B2-1813), (B2-3157); cubitus (B2-7423-7393) J, (B2-1814); scaphoïde (B2-3188-3159), (B2-1493), (B2-2144), (B2-1566) J, (B2-7394-7068) J, (B2-3221), (B2-3025); scaphoïde (B2-7502), (B2-3258) "novembre"; semilunaire (B2-1391-3163), (B2-1501), (B2-2145), (B2-7396-7427) J, (B2-3068-3027); pyramidale (B2-3026-3068), (B2-3219-3260) "novembre"; magnum (B2-3192), (B2-1496), (B2-7505), (B2-7506), (B2-2146), (B2-7399) J, (B2-7056) J, (B2-3218-3264) "novembre"; trapezoïde (B2-3194-3160), (B2-1499), (B2-1571), (B2-7400), (B2-3030-7087), (B2-3262) "novembre"; unciforme (B2-3190-3164), (B2-1497-1793), (B2-2112), (B2-7398-7425) J, (B2-7459), (B2-7509), (B2-3217-3263) "novembre"; McII (B2-3195-3166), (B2-1892), (B2-2144), (B2-1567), (B2-3033), (B2-3268-3247) "novembre"; McIII (B2-3196-3162), (B2-1502), (B2-2141), (B2-7402-7288) J, (B2-3032), (B2-3216-3246) "novembre"; McIV (B2-3197-3164), (B2-1789), (B2-2142), (B2-7139) J, (B2-3034), (B2-3216-3246) "novembre"; McV (B2-3035-3066), (B2-1919), (B2-1649), (B2-7510-7511), (B2-3227-3265) "novembre"; tibia (B2-1396-0010), (B2-1716), (B2-1395), (B2-7253), (B2-7023-7443); péroné (B2-1356), (B2-1830), (B2-1614); astragale (B2-1552), (B2-1432-1442), (B2-1718), (B2-7138), (B2-3084-7001), (B2-7097), (B2-7255-7000) J, (B2-7067-3086), (B2-3134), (B2-1788), (B2-3270) "novembre"; calcanéum (B2-1551), (B2-1431-1441), (B2-1717), (B2-7083) J, (B2-3269) "novembre"; naviculaire (B2-1447), (B2-7007), (B2-7229), (B2-7752), (B2-7448), (B2-0014), (B2-7277) J, (B2-3272) "novembre"; cuboïde (B2-1553), (B2-1434), (B2-1721), (B2-7082), (B2-7081), (B2-3271) "novembre"; ectocunéiforme (B2-1555), (B2-1444), (B2-7008), (B2-7231); MtIII (B2-1556), (B2-1435-1445), (B2-7228), (B2-7013), (B2-3275) "novembre"; MtIV (B2-1557), (B2-1436-1446), (B2-1719), (B2-7202), (B2-7051). Laugnac (MHNM): crâne type (L1086) sub-A; crâne (L1085) J; fragment post crâne (L1079 1); nasaux isolés g.– d. (L134-1,4); pre-maxillaire (L134-2); II (L173-1,2); II (L172-1,2); P4 g. (L433-1); mandibule inférieure (L1090 1-2); mandibule inférieure d. (L421 1-5) sub-A; mandibule inférieure d. (L196) J; omoplate g. frag. (L425-1); omoplate d. frag. (L422 1-4); humérus g. dist. (L525); humérus d. prox. (L533-1); humérus d. dist. (L527-2); humérus g. prox. (L423 1); humérus g. prox. (L537); cubitus g. (L526 1-3); membre ant. (sn) (sans pyramidal, pisciforme, ph.2-3 McIII, ph.3 McII, McV et ph McV); main d. (sn) (sans ph.2 McV); main g. (L1082 17) (sans pisciforme, pyramidale et ph. McV); main d. (L424 1-20) (sans pisciforme, ph.3 McIV et ph.2 McV); semi-lunaire g. (L7033); membre post. g. (sn) (sans péroné, ph. 1 et 3 MtIII et ph.3 MtIV); fémur d. (L1076-1); tête de fémur (L682-2); tibia g. (L636-1,3); péroné d. (54); pied g. (L1082-17) (sans endocunéiforme, ph.3 MtIII et ph. MtIV); pied d. (L1083-17) (sans endocunéiforme); astragale g. (L743-1). Et d'autres métapodes pas indiqués ici.

### *Diaceratherium lamilloquense*

Matériel examiné.– Fragment de l'arcade zygomatique (CAM61); fragment de la partie sagittale du frontale (CAM60); fragment presque complet du nasale (CAM59); fragment de mandibule avec série p2-m3 d. associée (CAM66); fragment de mandibule g. (CAM66'); i2 (CAM67); i2 (CAM67'); série p3-m3 g. (CAM69'-70'-73'-71'-72'); II(CAM76); P4 d. (CAM65); M1 d. (CAM75) et M3 d. (CAM62) (série CAM 65-75-62); fragment de M3 d. (CAM67); série P4-M3 g. (CAM64-74-63-62'); humérus g. (CAM21'); humérus d. (CAM 21); cubitus d. (CAM 23); cubitus g. (CAM 23'); radius d. (CAM 22); radius g. (CAM 22'); scaphoïde d. (CAM 79); magnum d. (CAM 28); fragment de magnum g. très usé (CAM 28'); pyramidale d. (CAM 27'); pyramidale g. (CAM 27); semi-lunaire d. (CAM 25); fragment de semi-lunaire g. (CAM 25'); unciforme d. (CAM 29); fragment d'unciforme g. (CAM 29'); trapézoïde d. (CAM 26'); trapézoïde g. (CAM 26'); McII (CAM 32)-III (CAM 31)-IV (CAM 30) d.; McII (CAM 10)-McIII (CAM 31')-fragment proximale de McIV g. (CAM30'); McV g. fonctionnel (CAM80); Ph 1 (CAM14')-Ph 3 (McII) d. (CAM20'); Ph 1 (CAM34)-Ph 3 (McII) g. (CAM20); Ph 1 (CAM12)-Ph 2 (CAM15)-Ph 3 (McIII) d. (CAM18'); Ph 1 (McIII) g. (CAM33'); Ph 1 (CAM38)-Ph 2 (CAM17')-Ph 3

(McIV) d. (CAM19); Ph 1 (CAM 13')-Ph 2 (CAM16')-Ph 3 (McIV) g. (CAM19'); Ph 1 (McV) d. (CAM37'); fémur d. (CAM1); tibia d. (CAM2); tibia g. (CAM2'); rotule d. très usée (CAM77'); rotule g. (CAM77); calcanéum d. très usé (CAM4); calcanéum g. (CAM4'); ectocunéiforme g. (CAM7); mésocunéiforme (CAM8); astragale d. (CAM3); astragale g. (CAM3'); cuboïde g. (CAM5); naviculaire g. (CAM78); MtII d. (CAM9'); MtIII (CAM10')-MtIV d. (CAM11'); MtII(CAM 9)-MtIII(CAM 32')-MtIV(CAM11) g; Ph 1 (CAM12')-Ph 2 (CAM15'); Ph 1(CAM33)-Ph 2(CAM3)-Ph 3 (MtIII) g. (CAM18); Ph 1 (MtIV) g. (CAM38'). (Castelmaurou, collection MHNT, squelette presque complet provenant d'un même individu adulte.

**« *Brachypotherium* » *fatehjangense***

Matériel examiné.— P2 g (Pak ss n°), P2 d (Pak ss n°), P3 g (Pak ss n°), P3 d (Pak ss n°), M1 g (Pak ss n°), M2 g (Pak ss n°), p2 g (Pak ss n°), p2 d (Pak ss n°), p3 g (Pak ss n°), p3 d (Pak ss n°), p4 g (Pak ss n°), p4 d (Pak ss n°), m1 g (Pak ss n°), m1 d (Pak ss n°), m2 g (Pak ss n°), m2 d (Pak ss n°), m3 g (Pak ss n°), m3 d (Pak ss n°), P2 d (Pak 2109), P3 d (Pak 2109), P4 d (Pak 2109), M1 g (Pak 2109), M2 d (Pak 2109), M3 g (Pak 2109), P2 g (Pak 1018), P2 g (Pak 76), P3 g (Pak 2204), P3 g (Pak 1443), P4 g (Pak 1017), P4 d (Pak 1652), P4 d (Pak 164), P4 d (Pak 1043), M1 d (Pak 1434), M1 d (Pak 878), M2 d (Pak 2207), M2 d (Pak 879), M3 g (Pak 1012b), M3 g (Pak 168), M3 d (Pak 1012c), M3 d (Pak 1436), p3 d (Pak 1069), d4 d (Pak 1069), m1 d (Pak 1069), p2 d (Pak 745), p4 g (Pak 1012d), m1 d (Pak 1656), m1 d (Pak 1446), m3 d (Pak 1549), m3 d (Pak 2106), m3 d (Pak 169), m3 d (Pak 2252), d3 g (Pak 1973), d3 d (Pak 1971), d3 d (Pak 1458), P3 d (Pak 1963), P3 d (Pak 2205a), P4 d (Pak 2205b), M1 d (Pak 847), p2 d (Pak 746), p3 g (Pak 1863), m1 g (Pak 74), m2 d (Pak 1657), m3 g (Pak 1053), d1 g (Pak 771), d2 g (Pak 771), d3 g (Pak 771), d4 g (Pak 771) ; humérus (Pak 174) ; radius (Pak 1086, Pak 1257, Pak 2078) ; cubitus (Pak 1979, Pak 2092, Pak 1478, Pak 2222), scaphoïde (Pak 850, Pak 881, Pak 1456, Pak 2225, Pak 2226) ; semi-lunaire (Pak 1102, Pak 1103, Pak 1981, Pak 125) ; pyramidal (Pak 1106) ; pisciforme (Pak 1200) ; trapézoïde (Pak 1108) ; magnum (Pak 2114, Pak 1550) ; unciforme (Pak 1710) ; McII (Pak 62) ; McIII (Pak 56) ; McV (Pak 1479) ; rotule (Pak 1130, Pak 1466, Pak 1684) ; tibia (Pak 69, Pak 1261) ; peroné (Pak 1289) ; astragale (Pak 883, Pak 183, Pak 1467, Pak 1468) ; calcanéum (Pak 1470, Pak 1471, Pak 2241) ; naviculaire (Pak 2082) ; cuboïde (Pak 1720, Pak 2243) ; etocuneiforme (Pak 2244) ; MtIII (Pak 63 (J), Pak 1738, Pak 1551) ; MtIV (Pak 1116, Pak 1475, Pak 2246).

### ANNEXE 3 – ABRÉVIATIONS (utilisées dans cette partie)

**IC** indice de cohérence ; **IR** indice de rétention ; **Isc** : indice d’allongement de l’omoplate ; **ant** antérieur(e) ; **d.** droit(e) ; **g.** gauche ; **I** largeur ; **L** longueur ; **H** hauteur ; **post** postérieur(e) ; **ant** antérieur(e) ; **prox** partie proximal(e) ; **dist** partie distal(e) ; **frag** fragmenté(e) ; **C** caractère.

**Mc** métacarpien ; **Mt** métatarsien ; **ph** phalange (s)

**Diale**, *Diaceratherium lemanense* (Pomel 1853) ; **Diaau**, *Diaceratherium aurelianense* (Noel 1866) ; **Diaas**, *Diaceratherium asphaltense* (Depéret et Douxami, 1902) ; **Diaag**, *Diaceratherium aginense* (Répelin 1917) ; **Diala**, *Diaceratherium lamilloquense* Michel 1983 ; **Brabr**, *Brachypotherium brachypus* (Lartet, 1837) ; **Brafa**, *Brachypotherium fatehjangense* (Pilgrim, 1910) ; **Prodo**, *Prosantorhinus douvillei* (Osborn, 1900) ; **Telfo**, *Teleoceras fossiger* (Cope, 1973) ; **Tapte**, *Tapirus terrestris* (Linné, 1758) ; **Hyrex**, *Hyrachyus eximius* Leidy, 1871 ; **Trios**, *Trigonias osborni* Lucas, 1900 ; **Ronfi**, *Ronzotherium filholi* (Osborn, 1900) ; **Rhiso**, *Rhinoceros sondaicus* Desmarest, 1822 ; **Promi**, *Protaceratherium minutum* (Cuvier, 1822) ; **Dicar**, *Diceratherium armatum* Marsh, 1875 ; **Manar**, *Menoceras arikareense* Troxell, 1921 ; **Hisbe**, *Hispanotherium (Aegycitherium) beonense* Antoine, 1997 ; **n. comb** nouvelle combinaison.

ANNEXE 4 – MESURES

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina <b>23</b>	Longueur (L)				Largeur zygomatique (l)				l/L x 100 moyen	Etat
	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.		
<i>Diaceratherium lemanense</i>	1	-	-	494	1	-	-	330	66,8	1
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	1	-	-	496,4	1	-	-	278,3	56,06	1
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	1	-	-	350	1	-	-	490	71,43	1
<i>Diaceratherium aginense</i>	2	531,25	550	540,62	2	300	340	320	59,19	1
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Individu "Novembre" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Individu "B" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium perimense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Brachypotherium brachypus</i>	1	-	-	600	1	-	-	360	60	1
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	1	-	-	450	1	-	-	300	66,7	1
<i>Teleoceras fossiger</i>	6	-	-	-	6	-	-	-	>60	1

a -. Caractère 23 : *D. aurelianense* d'après Mayet (1908) ; *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003b) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina <b>34</b>	largeur des frontaux				largeur zygomatique				l <sub>z</sub> moyen	Etat
	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.		
<i>Diaceratherium lemanense</i>	1	-	-	168	1	-	-	330	1,96	1
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	0	-	-	-	1	-	-	278,3	-	?
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Diaceratherium aginense</i>	1	-	-	168,3	2	300	340	320	1,9	1
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Individu "Novembre" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Individu "B" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium perimense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Brachypotherium brachypus</i>	1	-	-	250	1	-	-	360	1,44	0
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Teleoceras fossiger</i>	3	-	-	-	3	-	-	-	1,9	1

b -. Caractère 34 : *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003b) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina <b>63</b>	l <sub>p/M</sub> inf moyen	l <sub>p/M</sub> sup moyen	Etat
<i>Diaceratherium lemanense</i>	-	51,16	0
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	50,98	53,12	0
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	53	55,1	0
<i>Diaceratherium aginense</i>	54,42	54,42	0
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	52,89	56,45	0
Individu "Novembre" de Gannat	-	-	?
Individu "B" de Gannat	-	-	?
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	71,43	51,75	0
<i>Brachypotherium perimense</i>	-	-	0
<i>Brachypotherium brachypus</i>	53,7	52	0
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	52,1	54,4	0
<i>Teleoceras fossiger</i>	47,1	48,5	1

c -. Caractère 23 : *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003b) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina <b>190</b>	H				DAP				H/DAP x100 moyen	Etat
	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.		
<i>Diaceratherium lemanense</i>	1	-	-	48,8	0	-	-	-	?	1
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	1	-	-	387,5	1	-	-	>212,5	1,82 *	?
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Diaceratherium aginense</i>	3	273	358,88	324,4	1	-	-	-	-	1
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Individu "Novembre" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
Individu "B" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium perimense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium brachypus</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	1	-	-	338	1	-	-	250	135	2
<i>Teleoceras fossiger</i>	1	-	-	281	1	-	-	200	140	2

d -. Caractère 190 : *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003b) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina <b>210</b>	H <sub>ant</sub>				H <sub>post</sub>				H <sub>ant</sub> /H <sub>post</sub> moyen	Etat
	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.		
<i>Diaceratherium lemanense</i>	2	44,5	46,5	45,5	3	51	52,5	52,01	0,87	1
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	1	-	-	51,92	1	-	-	60	0,86	1
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	1	-	-	55,2	-	-	-	-	1	0
<i>Diaceratherium aginense</i>	8	46	56	50,75	9	55	67	58,59	0,87	1
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Individu "Novembre" de Gannat	2	49	50	49,5	2	60	60,5	60,25	0,82	1
Individu "B" de Gannat	1	-	-	46	1	-	-	50	0,92	1
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	5	49	58	53	4	57	62	59,37	0,89	1
<i>Brachypotherium perimense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
<i>Brachypotherium brachypus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Teleoceras fossiger</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0

e -. Caractère 210 : *D. aurelianense* d'après Cerdeño (1993) ; *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003b) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina <b>252</b>	DT				H				DT/H moyen	Etat
	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.		
<i>Diaceratherium lemanense</i>	5	73	90	81,6	5	70	80	78	1,05	1
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	8	75,5	94,2	82,06	8	60	78	65,38	1,25	2
<i>Diaceratherium aginense</i>	14	75	98	84,93	14	75	85	80,78	1,05	1
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	1	-	-	78	1	-	-	72	1,08	1
Individu "Novembre" de Gannat	1	-	-	87	1	-	-	85	1,02	1
Individu "B" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	1	-	-	95	1	-	-	76	1,25	2
<i>Brachypotherium perimense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
<i>Brachypotherium brachypus</i>	16	92,4	110,2	104,6	16	64	85,7	77	1,36	2
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	14	-	-	80	14	-	-	60	1,33	2
<i>Teleoceras fossiger</i>	14	-	-	80	14	-	-	60	1,33	2

f -. Caractère 252 : *D. aurelianense* d'après Cerdeño (1993) ; *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003b) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

Taxons terminaux restreints aux Teleoceratina 253	DAP				H				DAP/H moyen	Etat
	N	min.	max.	moy.	N	min.	max.	moy.		
<i>Diaceratherium lemanense</i>	6	47	60	51	5	70	80	78	0,65	1
<i>Diaceratherium asphaltense</i>	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Diaceratherium aurelianense</i>	5	48,5	56,2	51,64	15	64	85,7	76,56	0,67	1
<i>Diaceratherium aginense</i>	14	45	60	55,14	14	75	85	80,78	0,68	1
<i>Diaceratherium lamilloquense</i>	1	-	-	45	1	-	-	72	0,62	0*
Individu "Novembre" de Gannat	1	-	-	45	1	-	-	85	0,53	0*
Individu "B" de Gannat	0	-	-	-	0	-	-	-	-	?
<i>Brachypotherium fatehjangense</i>	4	48	51	51,5	1	-	-	76	0,68	1
<i>Brachypotherium perimense</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Brachypotherium brachypus</i>	10	50,3	61,7	57	16	64	85,7	77	0,74	1
<i>Prosantorhinus douvillei</i>	9	-	-	45,5	12	-	-	61,6	0,74	1
<i>Teleoceras fossiger</i>	14	-	-	45	14	-	-	60	0,75	1

g -. Caractère 253 : *D. aurelianense* d'après Cerdeño (1993) ; *B. perimense* d'après Antoine et al. (2003) et *B. brachypus*, *P. douvillei* et *T. fossiger* d'après Antoine (2002).

