



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 225–234



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

Ancylotherium cheboitense nov. sp., nouveau Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur des Tugen Hills (Kénya)

Claude Guérin ^{a,*}, Martin Pickford ^{b,c}

^a UMR 5125 du CNRS « Paléoenvironnements et Paléobiosphère » et UFR des sciences de la Terre, université Claude-Bernard-Lyon-1, 27–43, bd du 11 Novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

^b Chaire de paléanthropologie et de préhistoire, Collège de France, 11, place Marcellin-Berthelot, 75005 Paris, France

^c Laboratoire de paléontologie, UMR 5143 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005, Paris, France

Reçu le 12 février 2004 ; accepté le 11 octobre 2004

Disponible sur internet le 23 décembre 2004

Présenté par Yves Coppens

Résumé

Sept os en connexion d'un pied gauche, comprenant l'astragale, le calcanéum incomplet, le cuboïde, l'ensemble co-ossifié naviculaire + grand cunéiforme, le petit cunéiforme, les métatarsiens II, III et IV, ainsi qu'une molaire inférieure isolée, ont été découverts à Cheboit, district de Baringo, Kénya. Tous ces restes proviennent du membre Kapgoywa (5,9 à 6,1 Ma) à la base de la formation de Lukeino. Ils appartiennent à un *Ancylotherium* d'une espèce nouvelle, *A. cheboitense* nov. sp. Ce Schizotheriinae se caractérise par son squelette remarquablement trapu, son astragale haut et large, ses métatarsiens massifs, particulièrement le quatrième, dont la face antérieure de la diaphyse est très fortement déprimée. *A. cheboitense* est plus petit, mais bien plus massif que *Ancylotherium hennigi* et surtout que *Chemositia tugenensis*, deux espèces dont l'extension temporelle correspond partiellement à la sienne. Il pourrait représenter une tentative d'adaptation de la sous-famille à un milieu plus humide. **Pour citer cet article : C. Guérin, C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

***Ancylotherium cheboitense* nov. sp., new Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) from the Late Miocene of the Tugen Hills (Kenya).** Seven articulated bones of a left foot, comprising the talus, incomplete calcaneum, cuboid, co-ossified navicular + ectocuneiform, the mesocuneiform, metatarsals II, III and IV, as well as an isolated lower molar, were discovered at Cheboit, Baringo District, Kenya. All these remains came from the Kapgoywa Member (5.9 to 6.1 Ma) at the base of the Lukeino Formation. They belong to a new species of *Ancylotherium*, *A. cheboitense* nov. sp. This Schizotheriinae is characterised by its remarkably stocky skeleton, its high and wide talus, its massive metatarsals, in particular the fourth, of which the anterior surface

* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : claud.guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin), pickford@mnhn.fr (M. Pickford).

of the diaphysis is strongly depressed. *A. cheboitense* is smaller but much more massive than *Ancylotherium hennigi* and even more so than *Chemositia tugenensis*, both species that have (at least partly) about the same age. It could represent an attempt to adapt to a humid habitat. **To cite this article: C. Guérin, C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Perissodactyla ; Chalicotheriidae ; Schizotheriinae ; *Ancylotherium* ; Nouveau ; Miocène supérieur ; Kenya

Keywords: Perissodactyla; Chalicotheriidae; Schizotheriinae; *Ancylotherium*; New; Upper Miocene; Kenya

Abridged English version

Excavations led by M. Pickford and B. Senut in the Tugen Hills region (Baringo District, Kenya) at Cheboit yielded a rich mammalian fauna including eight specimens (seven articulated pieces of a left hind foot and an isolated lower molar) of a new species of Chalicotheriidae, *Ancylotherium cheboitense* nov. sp.

The chalicothere foot bones were recovered from a red clay palaeosol near the base of the Lukeino Formation. The lower molar was found slightly higher in the succession at the base of a widespread horizon of silicified shales. Both these levels are part of the Kapgoywa Member and they have normal palaeomagnetic polarity, and are thus between 5.9 and 6.1 Ma [18], an age estimate which is confirmed by radio-isotopic age determinations and biochronology [19]. The deposits contain abundant remains of *Primelephas gomphotheroides* and a primitive form of *Anancus kenyensis* as well as the suid *Nyanzachoerus tulotos*, all of which are typical of Late Miocene deposits of East Africa. Cheboit also yielded remains of the early bipedal hominid *Orrorin tugenensis* [20].

Three species of Chalicotheriidae are currently known in the Miocene of Africa:

- *Chalicotherium rusingense* Butler, 1965 is a small Chalicotheriinae of Early Miocene and basal Middle Miocene age (19–17.5 Ma) of Kenya and Uganda [2,3];
- *Chemositia tugenensis* Pickford, 1979 is a large Schizotheriinae from the Late Miocene of Mpesida, Kenya (ca 7 Ma). Its skeleton is incompletely known [17];
- *Ancylotherium hennigi* (Dietrich, 1942) is a large Schizotheriinae known in eastern and southern Africa from Late Miocene to Early Pleistocene times, between about 6.1 Ma and 1.7 Ma [2,3,5–9,11–15,18,20].

The connected elements of the left foot from Cheboit (n° BAR 323'01) comprise the talus, the incomplete calcaneum, the cuboid, co-ossified navicular + ectocuneiform, the mesocuneiform, the metatarsal II, III and IV (Figs. 1–3,5). With the exception of the calcaneum, the ensemble is well preserved.

The fourth metatarsal is particularly massive (Fig. 1), is not longer than the second (Fig. 3), while the third metatarsal (Fig. 2) is the longest. The foot is thus mesaxonic, a characteristic feature of the Schizotheriinae. In the M/1, the metaconid and metastylid are distinct but close to each other and not separated by a groove or slit, which confirms the subfamilial attribution of the fossils.

The neck of the talus is almost inexistent (Fig. 5), a feature that is considered by M.C. Coombs [4] to be a highly derived character that only *Ancylotherium* possesses among the Schizotheriinae. The molar is lightly worn, and has a hypsodonty index of about 69. This value is close to that of an M/2 of *Ancylotherium hennigi*, which is however much larger, as in a specimen from Omo Member G [8]; this is a relatively great hypsodonty index for the family but is characteristic of the genus.

Ancylotherium cheboitense is clearly distinct from *Ancylotherium hennigi* and from *Chemositia tugenensis*:

- it is smaller than these two species and is much more stocky;
- the talus is wide and low; that of *Ancylotherium hennigi* is much smaller and has different proportions, being relatively lower and narrower, and its antero-posterior diameter is relatively weaker (Table 1);
- the metatarsal IV is particularly massive; the anterior surface of the diaphysis is strongly depressed, not only longitudinally but also transversely, more so than in the Mt II and III. The Mt IV of *Ancylotherium hennigi*, and more so that of *Chemositia tugenensis*,

ensis, which have quite different morphology and proportions (Table 1, Figs. 1,4 and 6), are longer and more slender, with the anterior surface of the diaphysis less concave.

The Cheboit chalicothere is thus a new species, which seems to occupy a special place within the genus *Ancylotherium* by its dimensions and its remarkably stocky proportions, and by the exaggerated concavity of the anterior face of its metatarsals. It thus appears to be sensibly more evolved than its contemporary *A. hennigi*. The latter species is usually considered to be an inhabitant of wooded savannah and dry forest [4,8,19]. It was probably the same for *C. tugenensis*, which was taller and more slender. In contrast *A. cheboitense*, which is smaller and much stockier, was found in association with other large mammals typical of well wooded to forested environments, and in sediments that attest to relatively humid conditions at the time of deposition. This species provides evidence of an attempt by Schizotheriinae to adapt to this type of environment.

1. Introduction

Les fouilles réalisées dans la région des Tugen Hills (district du lac Baringo), sous la direction de M. Pickford et B. Senut, ont permis la mise au jour, dans le site de Cheboit, d'un chalicothère nouveau, représenté par une molaire inférieure et plusieurs éléments (tarse et métatarse) d'un pied en connexion.

2. Le contexte géologique et paléontologique

Les éléments de pied en connexion proviennent d'un paléosol d'argile rouge, proche de la base de la formation Lukeino. La molaire inférieure a été recueillie un peu plus haut dans la série, à la base d'un vaste horizon de schistes silicifiés. Les deux niveaux fossilifères font partie du membre Kapgoywa, que sa polarité magnétique normale (C3An.1-n) permet de dater de 5,9 à 6,1 Ma [18] ; cette datation est confirmée par la radiochronologie et la biochronologie [19]. Le site a livré de nombreux fossiles de *Primelephas gomphotheroides* et une forme primitive d'*Anancus kenyensis*, ainsi que le Suidé *Nyanzachoerus tulotos*, trois espèces caractéristiques du Miocène terminal d'Afrique orientale. Il a livré également des restes de l'Hominoïde bipède primitif *Orrorin tugenensis* [20].

À l'époque de la mise en place de la partie inférieure du membre Kapgoywa, le paléoenvironnement était probablement boisé à forestier, comme l'attestent l'abondance de singes Colobini (*Colobus*) et des antilopes adaptées à un tel milieu (*Aepyceros*, *Tragelaphus*, *Cephalophus*). L'aspect latéritique des paléosols confirme cette interprétation, car il leur faut un milieu relativement humide pour se constituer. Il n'y a pas trace de nodules carbonatés pédogéniques dans la formation Lukeino, ce qui montre qu'aucun des paléosols ne s'est formé en milieu semi-aride ou aride [19]. Les dépôts fluviatiles intercalés avec les paléosols ont livré de nombreux restes d'hippopotames et de crocodiles, et des coquilles de bivalves dulçaquicoles (*Pleiodon*). Globalement, il semble que ces dépôts se soient accumulés dans une plaine d'inondation traversée par des rivières aux eaux bien oxygénées. La partie supérieure du membre Kapgoywa est constituée de schistes argileux silicifiés, qui se sont déposés dans le paléolac Lukeino. Ce lac, formé originellement au nord du Bassin de Lukeino, a transgressé vers le sud et atteint Cheboit vers la fin de la mise en place du membre Kapgoywa.

3. Les Chalicotheriidae du Néogène d'Afrique

Trois espèces de Chalicotheriidae ont été jusqu'à présent reconnues dans le Néogène et le Quaternaire d'Afrique, *Chalicotherium rusingense* du Miocène inférieur à moyen, *Chemositia tugenensis* du Miocène supérieur et *Ancylotherium hennigi* du Miocène supérieur au Pléistocène.

- *Chalicotherium rusingense* Butler, 1965, est un petit Chalicotheriinae du Miocène de Napak (19,5 Ma) en Ouganda, de Koru (19,5 Ma), Mfwanganu (18 Ma), Moruorot (17 Ma), Rusinga (18 Ma) et Songhor (19,5 Ma) au Kenya; P.M. Butler [2] en a décrit une portion de maxillaire, une mandibule fragmentaire, la denture, le scaphoïde, les Mc III et IV, l'astragale, les Mt II et III, plusieurs phalanges de divers rangs. L. de Bonis et al. ont proposé en 1995 de placer l'espèce dans le nouveau genre *Butleria* [1], mais n'ont pas été suivis par McKenna & Bell (1997), ni, semble-t-il, par les auteurs ultérieurs.
- *Chemositia tugenensis* Pickford, 1979 est un grand Schizotheriinae du Miocène supérieur de Mpesida au Kenya (environ 7 Ma). Le matériel originel comprend un fragment de molaire supérieure, un frag-

ment de fémur, un calcanéum incomplet, un astragale, un Mt IV, une phalange I, une phalange II [17]. L'espèce n'est pas connue pour l'instant dans d'autres gisements. L'holotype est conservé aux National Museums of Kenya de Nairobi.

- *Ancylotherium hennigi* (Dietrich, 1942), d'abord attribué au genre *Metaschizotherium*, est le Chalicothère Schizotheriiné classique du Plio-Pléistocène africain. L'espèce est définie dans la formation de Laetolil à Laetoli (Tanzanie), où ses empreintes ont pu également être étudiées [9].
- *A. hennigi* est connu en Afrique orientale et australe : Omo-Shungura, du membre C moyen au membre G inférieur (de 2,4 à 1,9 Ma) en Éthiopie ; Chemeron Formation (entre 2 et 3 Ma) et Lukeino (entre 6,1 et 5,7 Ma) au Kenya ; Laetoli, formation des Laetolil Beds (environ 3,8 Ma) et Olduvai Bed I (2,1 à 1,71 Ma) en Tanzanie ; formation Nkondo (5 Ma) et 'Kaiso Village' (2,3 Ma) en Ouganda ; Makapansgat (3 Ma) en République sud-africaine [21]. L'espèce a donc vécu d'environ 6,1 Ma à 1,7 Ma. C'est une forme rare, dont on ne connaît pas encore toutes les parties de la denture et du squelette. On n'a guère décrit qu'un fragment d'arrière-crâne, dont la détermination est douteuse, des fragments de maxillaires et de mandibules portant des dents usées, une incisive inférieure, des jugales isolées, un fragment d'omoplate, un scaphoïde, un semi-lunaire, un pyramidal, deux métacarpiens II incomplets, un fragment proximal de métacarpien III, deux fragments de tibia, un bel astragale, deux calcanéums complets, un métatarsien IV complet, plusieurs phalanges [2,3,5–9,11–15,18,20]

Quelques trouvailles sporadiques n'ont pu être rapportées à une espèce précise.

P.M. Butler [3] rappelle la découverte d'une incisive et d'un fragment de molaire à Malembe, rapprochés de *Macrotherium* (c'est-à-dire de *Chalicotherium*) par Hooijer [11]. Butler note que la taille est bien supérieure à celle de *C. rusingense*, mais que le matériel est trop fragmentaire pour qu'on puisse être certain qu'il appartient bien à un chalicothère. Le site originellement considéré comme miocène est en fait oligocène, et l'un d'entre nous (MP), ayant eu l'occasion d'examiner ces restes, les attribue à un *Arsinoitherium*.

Un calcanéum incomplet et un scaphoïde indéterminés ont été recueillis dans la formation Nkondo en Ouganda, vieille de 5 Ma [10].

Une première phalange du doigt latéral de la main, attribuée à *Ancylotherium* sp., a été décrite [16] de la formation Namurungule (Samburu Hills, Nord du Kenya: 9,5 Ma). Elle est nettement plus petite que toutes les phalanges attribuées à *A. hennigi*.

Une autre phalange I, peut-être d'un doigt IV, a été récemment signalée de Chorora (bassin de l'Aouache, Éthiopie : 10 à 10,5 Ma) sous le nom d'*Ancylotherium* sp. cf. *tugenense* [6].

4. Définition

Le pied gauche du Chalicothère de Cheboit présente un certain nombre de caractères anatomiques qui donnent une idée suffisante quant à sa position systématique supra-spécifique : la mésaxonie évidente en fait un Schizotheriinae; l'astragale presque dépourvu de col permet de le rapporter au genre *Ancylotherium*. La morphologie et l'hypsodontie de la molaire inférieure confirment cette attribution.

Genre : *Ancylotherium* Gaudry, 1863

Espèce : *A. cheboitense* nov. sp.

Diagnose : grand Schizotheriiné au squelette trapu. Astragale haut et large. Métatarsiens massifs, particulièrement le quatrième, qui n'est pas plus long que le deuxième, le troisième étant le plus grand ; tous trois présentent une diaphyse à face antérieure fortement déprimée aussi bien longitudinalement que transversalement, la dépression étant maximale pour le Mt IV. Le Mt IV de *Ancylotherium hennigi* et surtout celui de *Chemositia tugenensis*, de morphologie bien différente, sont plus longs et plus élancés, avec une face antérieure de la diaphyse bien moins concave.

Locus typicus : Cheboit, district de Baringo, Kenya.

Stratum typicum : membre Kapgoywa (5,9 à 6,1 Ma), à la base de la formation de Lukeino.

Derivatio nominis : du nom du gisement. Cheboit est un lieu-dit dont le nom signifie « endroit ouvert » en langue tugen, indiquant que le secteur est moins boisé que ceux qui l'entourent.

Holotype : un pied gauche en connexion n° BAR 323'01 (Figs. 1–3,5), comprenant l'astragale, un fragment du calcanéum, le cuboïde, l'ensemble co-ossifié naviculaire + grand cunéiforme, le petit cunéiforme, les trois métatarsiens (II, III et IV).

Matériel rapporté : première molaire inférieure droite n° BAR 246'00.

Autre gisement : un métapode très endommagé n° BAR 591'99 de Sagatia (formation de Mabaget, 5 à 4,5 Ma) pourrait être un Mt III droit de *A. cheboitense*.

Tout le matériel est conservé au musée de Kipsaraman.

5. Description

- M/1 : la molaire est peu usée. Longue de 30,5 mm pour une largeur maximale de 18 mm, elle est plus étroite en avant (16 mm); sa hauteur maximale, située au métastylide, atteint 21 mm, l'indice d'hypsodontie s'établit à environ 69. Cette valeur est très voisine de celle d'une M/2 de *Ancylotherium hennigi*, par ailleurs nettement plus grande, de l'Omo Membre G [8] ; cette hypsodontie relativement forte est caractéristique du genre. Métaconide et métastylide sont distincts mais étroitement accolés et pas séparés par un sillon ou une échancrure. En face labiale, on observe de petits plis du protoconide et de l'hypoconide. La caractéristique morphologique la plus remarquable est la présence d'un cingulum lingual épais et continu, du paraconide à l'entoconide ; il n'y a pas d'autre cingulum.
- Astragale : en vue de face (Fig. 5), l'os est beaucoup plus large que haut, avec une poulie peu asymétrique ; le col est presque inexistant, ce qui est considéré par M.C. Coombs [4] comme un caractère hautement dérivé, que seul *Ancylotherium* présente chez les Schizotheriinae. La face postérieure ne présente qu'une seule facette articulaire, triangulaire, en position supéro-latérale, dont la pointe médiale est bordée par une éminence. La face inférieure comporte une seule facette articulaire répondant au naviculaire. Les dimensions sont données dans le Tableau 1. Les quelques dimensions mesurables sur le fragment d'astragale de *Chemositia tugenensis* sont plus faibles que pour leurs homologues de Cheboit. L'astragale de *Ancylotherium hennigi* est nettement plus petit, avec des proportions différentes ; il est relativement plus bas et moins large, et son diamètre antéro-postérieur médial est relativement plus faible.
- Calcaneum : il se caractérise par son articulation antérieure, formant un puissant gond transversal. La tubérosité et la partie médiale du *sustentaculum tali* sont brisées, interdisant toute mesure et toute comparaison.
- Cuboïde : s'articulant proximale avec le calcaneum, médialement avec l'ensemble naviculaire-grand cunéiforme, et distalement avec le Mt IV, c'est un os aplati, triangulaire, élargi en avant et en pointe vers l'arrière. La face proximale porte une forte crête antéro-postérieure séparant deux facettes articulaires elliptiques, la latérale étant la plus vaste. La face antérieure possède un bord médial arrondi et un bord latéral vertical muni d'une tubérosité à mi-hauteur. Le diamètre antéro-postérieur atteint 77,5 mm perpendiculairement à l'axe du pied (87,5 mm mesuré obliquement), le diamètre transversal 67,5 mm, la hauteur 45 mm.
- Ensemble naviculaire + grand cunéiforme : il constitue un os massif, en trapèze avec la grande base en avant. La surface articulaire proximale, qui répond à l'astragale, est ondulée, avec un bombement transverse oblique suivi d'une dépression. La partie correspondant au grand cunéiforme s'articule distalement avec le Mt III. Le diamètre antéro-postérieur atteint 73 mm, le diamètre transversal 82 mm, la hauteur 58 mm.
- Petit cunéiforme : c'est un demi-ellipsoïde allongé d'avant en arrière, élargi en avant, se terminant vers l'arrière en pointe. Il s'articule proximale et médialement avec l'ensemble précédent, distalement avec le Mt II. Dimensions : diamètre antéro-postérieur 51 mm, diamètre transversal 30 mm, hauteur 26,5 mm.
- Mt II (Fig. 3) : en vue de profil, l'os est concave en avant, avec une très puissante épiphyse distale très étendue vers l'avant et le bas. La face proximale est triangulaire, pointe en avant, avec un bord latéral déprimé, un bord médial sinueux et un bord postérieur globuleux. En vue de face, l'épiphyse proximale présente un bord supérieur irrégulier et un bord latéral sinueux. La section de la diaphyse est en parallélogramme, avec un bord antérieur faiblement concave. Les dimensions sont données dans le Tableau 1. Le Mt II d'*Ancylotherium pentelicum* (celui de *A. hennigi* est inconnu) est morphologiquement très différent de celui de Cheboit ([22] fig. 127).
- Mt III (Fig. 2) : c'est le plus long des métatarsiens, et cette mésaxonie permet de ranger le chalicothère de Cheboit parmi les Schizotheriinae. La face proximale est presque entièrement articulaire, en trapèze, avec un bord latéral déprimé et un bord médial d'abord convexe, puis se creusant vers l'arrière. En

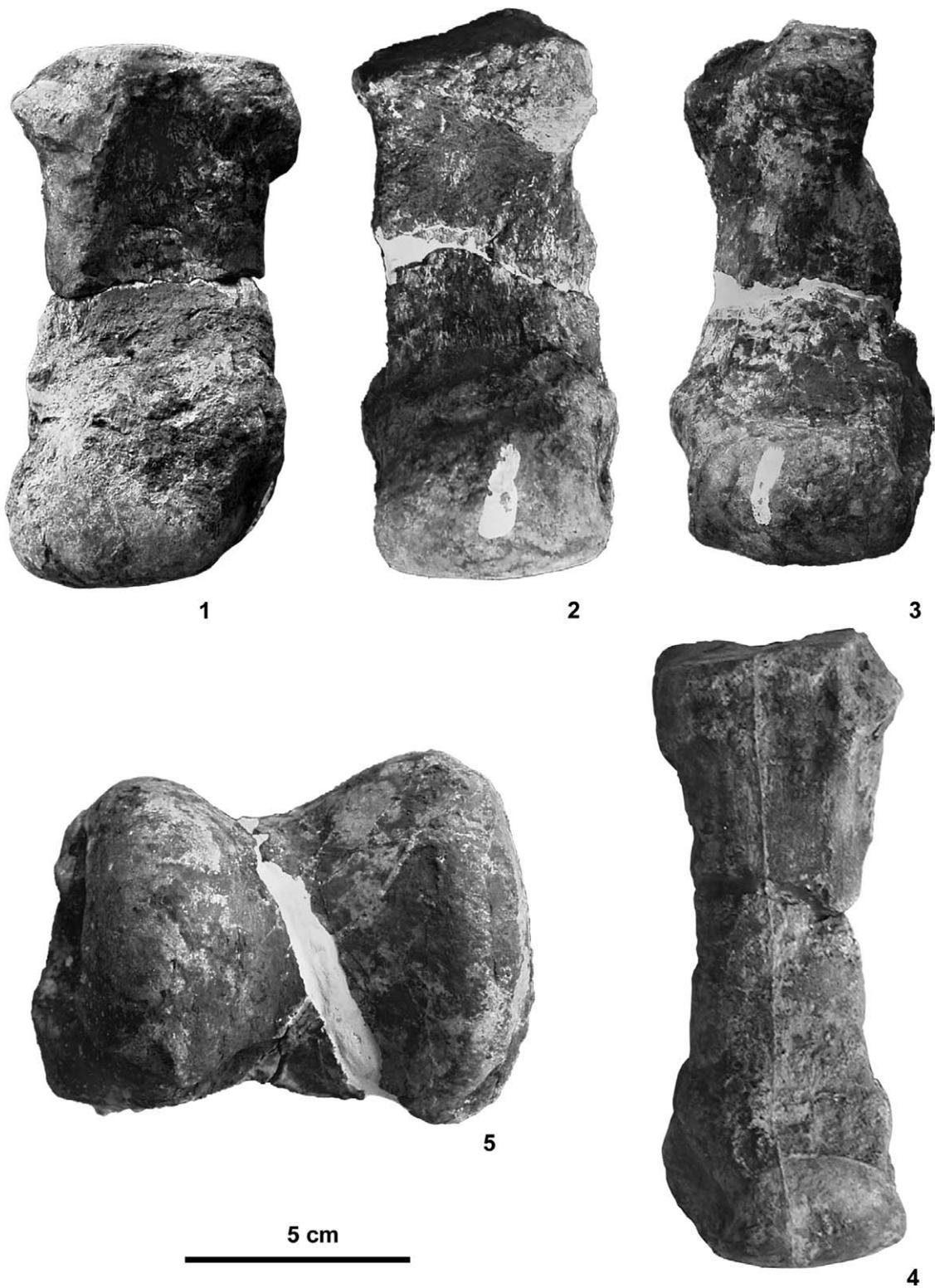


Tableau 1

Dimensions comparées des métatarsiens et de l'astragale de *Ancylotherium cheboitense* nov. sp., *A. hennigi* et *Chemositia tugenensis*. Une valeur suivie de * indique que la mesure est approximative

Table 1. Compared dimensions of the metatarsals and the astragalus of *Ancylotherium cheboitense* nov. sp., *A. hennigi* and *Chemositia tugenensis*. A value followed by an asterisk * indicates an approximate measurement.

Métatarsiens	Cheboit			<i>Chem. tugenensis</i>	<i>Ancyloth. hennigi</i>
	Mt II	Mt III	Mt IV	Mpesida	Omo
	BAR 323'01			Mt IV	Mt IV
				MP 229	210-1927
Longueur	122,5	131	123	144	133
DT prox.	45	52	64,5	54	60
DAP prox.	50	50,5	63	57	44,5
DT dia.	42,5	46	49	37*	37,5
DAP dia.	28,5	23	38*	33,5*	31
DT max. dist.	56	59	59	47	50*
DT artic. dist.	50,5	51,5	57	52,5	43*
DAP dist.	62	60	64,5	59,5	59

Astragale	Cheboit		<i>Chem. tugenensis</i>	<i>Ancyloth. hennigi</i>
	Mt II	Mt III	Mpesida	Laetoli
	BAR 323'01		MP 229	LAET 2691
DT maxi de l'os	113			101,5
Hauteur max.	82			65
H. lat.	67		55*	
DAP lat.	60		47,5	59
H med.	72			
DAP med.	70			50
H milieu	60		52*	
Dist. 2 lèbres	87			65
DT artic.dist.	112			85
DAP dist.	52			38,5

vue de face, l'épiphyse proximale montre un bord supérieur très faiblement convexe, et un bord latéral déprimé en dessous de la facette articulaire répondant au Mt IV. La face antérieure de la diaphyse, dont la section est en trapèze, avec grande base en avant, est très concave verticalement et surtout transversalement. En vue de profil, l'os se caractérise par son épiphyse distale profonde, très proéminente vers l'avant. Les dimensions sont données dans le Ta-

bleau 1. Le Mt III de *Ancylotherium hennigi* est inconnu, mais celui de *A. pentelicum* a été illustré sur toutes ses faces par H. Zapfe ([22] fig. 130) : il est beaucoup plus long que son homologue de Cheboit, sa face antérieure est bien moins déprimée, son articulation proximale au contour très différent est plus étroite en avant qu'en arrière.

- Mt IV (Fig. 1) : à peine plus long, mais bien plus puissant que le Mt II (Tableau 1), il présente une

Fig. 1. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp. : holotype partiel, métatarsien IV gauche, n° BAR 323'01, musée de Kipsaraman ; vue de face.

Fig. 1 *Ancylotherium cheboitense* nov. sp.: part of holotype, left fourth metatarsal, No. BAR 323'01, Kipsaraman Museum; anterior view.

Fig. 2. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp. : holotype partiel, métatarsien III gauche, n° BAR 323'01, musée de Kipsaraman ; vue de face.

Fig. 2. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp.: part of holotype, left third metatarsal, No. BAR 323'01, Kipsaraman Museum; anterior view.

Fig. 3. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp.: holotype partiel, métatarsien II gauche, n° BAR 323'01, musée de Kipsaraman ; vue de face.

Fig. 3. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp.: part of holotype, left second metatarsal, No. BAR 323'01, Kipsaraman Museum; anterior view.

Fig. 4. *Chemositia tugenensis* Pickford : holotype partiel, métatarsien IV droit, n° KNM MP 229 D, musée de Nairobi ; vue de face.

Fig. 4. *Chemositia tugenensis* Pickford: part of holotype, right fourth metatarsal, No. KNM MP 229 D, Nairobi Museum; anterior view.

Fig. 5. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp. : holotype partiel, astragale gauche, n° BAR 323'01, musée de Kipsaraman ; vue de face.

Fig. 5. *Ancylotherium cheboitense* nov. sp.: part of holotype, left talus, No. BAR 323'01, Kipsaraman Museum; anterior view.

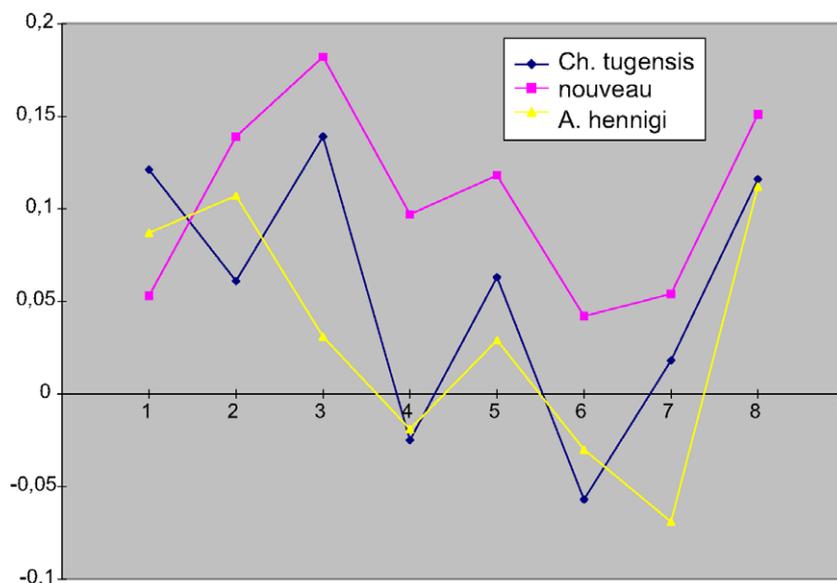


Fig. 6. Diagramme des rapports du métatarsien IV de *Ancylotherium cheboitense* nov. sp., *A. hennigi* et *Chemositia tugenensis*. Le référentiel est *Chalicotherium grande* de Sansan (moyenne de quatre à six individus). Variables en abscisse : 1 : longueur ; 2 : diamètre transversal proximal ; 3 : diamètre antéro-postérieur proximal ; 4 : diamètre transversal de la diaphyse ; 5 : diamètre antéro-postérieur de la diaphyse ; 6 : diamètre transversal maximal de l'épiphyse distale ; 7 : diamètre transversal articulaire distal ; 8 : diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale. En ordonnée, différence logarithmique de chaque variable avec la variable homologue du référentiel.

Fig. 6. Simpson diagram of the fourth metatarsal of *Ancylotherium cheboitense* nov. sp., *A. hennigi* and *Chemositia tugenensis*. Reference is *Chalicotherium grande* from Sansan (four to six individuals). In abscissa : 1: length; 2: proximal transverse diameter; 3: proximal anteroposterior diameter; 4: diaphysis transverse diameter; 5: diaphysis anteroposterior diameter; 6: distal maximal transverse diameter; 7: distal transverse articular diameter; 8: distal anteroposterior articular diameter. In ordinate : Logarithmic difference between each variable and the homologous variable of the reference frame.

face proximale presque entièrement occupée par une facette articulaire pentagonale, dont le bord antérieur, légèrement déprimé, est oblique vers l'arrière et l'extérieur ; le bord latéral est en V. La face antérieure de la diaphyse, très large, est déprimée aussi bien verticalement que transversalement. L'épiphyse distale, très développée d'avant en arrière, est aussi remarquablement large : l'indice $100 \times \text{DT maximal distal}/\text{longueur}$ atteint 45, valeur correspondant à *Chalicotherium grande* ([22] p. 231) et beaucoup plus élevée que pour *C. tugenensis* (32,5) et *A. hennigi* (37,6). M.C. Coombs [4] utilise deux autres indices, longueur/DT maximal distal et longueur/DT minimal de la diaphyse (à peu près le DT de la diaphyse en son milieu) : à Cheboit ils représentent respectivement 2,08 et 2,51, contre 2,74 et 3,89 pour *C. tugenensis* et 2,66 et 3,55 pour *A. hennigi*. *A. cheboitense* se révèle ainsi posséder, et de loin, un métatarsien IV bien plus large qu'aucun des onze Schizotheriinae comparés par M.C. Coombs. Le Mt IV de *Chemositia tugenensis*

(Fig. 4) présente quelques similitudes avec celui de Cheboit, notamment pour le contour de l'articulation proximale et l'allure générale de l'épiphyse proximale. Il s'en distingue toutefois nettement par sa face antérieure beaucoup moins déprimée, et par ses dimensions et ses proportions : il est bien plus long et plus élancé (Tableau 1, Fig. 6). Le Mt IV d'*Ancylotherium hennigi* présente quant à lui des dimensions et proportions totalement différentes de celles de *Ch. tugenensis* et du chalicothère de Cheboit (Tableau 1, Fig. 6). L'articulation proximale est plus large et moins longue qu'à Cheboit et, en vue de face, le bord supérieur de l'épiphyse proximale est oblique vers l'extérieur et le bas, alors qu'il est presque horizontal à Cheboit [8].

6. Affinités

Nous attribuons le chalicothère de Cheboit à *Ancylotherium*, du fait de la morphologie et des caractéris-

tiques anatomiques de son astragale et de son métatarse, et de l'hypsodontie de sa M/1. Au sein de ce genre, il occupe une position particulière par ses dimensions et ses proportions particulièrement trapues, et par l'exagération de la concavité de la face antérieure de ses métatarsiens. Il paraît, grâce à ces caractères, être sensiblement plus évolué que son contemporain *A. hennigi*.

7. Implications biostratigraphiques et paléocologiques

Ancylotherium cheboitense n'est pour l'instant connu avec certitude que d'un seul gisement datant d'environ 6 Ma, mais est probablement aussi attesté à Sagatia (formation de Mabaget, 5 à 4,5 Ma). Il est donc présent du Miocène supérieur au Pliocène ancien et partiellement contemporain de *Ancylotherium hennigi*, espèce congénérique attestée dans une dizaine de gisements, apparemment moins spécialisée et dont la durée de vie a été remarquablement longue (6,1 Ma à 1,7 Ma). Quant à *Chemositia tugenensis*, connu pour l'instant dans un seul site, il est à peine plus ancien (environ 7 Ma). Cette quasi-contemporanéité de trois Chalicotheriidés Schizotheriiniés en Afrique orientale exclut toute possibilité de filiation entre les trois espèces, dont le squelette post-crânien présente, par ailleurs, des proportions très dissemblables.

Cette différence de proportions implique très probablement une certaine différence de modes de vie. Les Schizotheriinae, et en particulier *A. hennigi*, sont habituellement considérés comme des habitants de la savane arbustive et de la forêt ouverte sèche [4]. Cela doit être aussi valable pour *C. tugenensis*, plus haut et plus élancé que *A. hennigi*. En revanche, *A. cheboitense*, plus petit et beaucoup plus trapu, a certes été recueilli associé à des grands Mammifères typiques d'un environnement boisé à forestier, mais dans des conditions de gisement témoignant d'un milieu relativement humide. *A. cheboitense* pourrait certes constituer une des dernières étapes d'une tendance évolutive des Schizotheriinae vers l'acquisition de métatarsiens de plus en plus courts et trapus : dans ce cas, *Chemositia tugenensis* et *Ancylotherium hennigi*, dont les métatarsiens sont bien moins évolués, seraient des formes relictuelles. Il nous paraît toutefois plus probable que *A. cheboitense* représente une tentative d'adaptation des Schizotheriinae à ce type de milieu.

Remerciements

Madame Mary Muungu, responsable des collections, et le Dr. Emma Mbua, directrice du département de paléontologie des National Museums of Kenya à Nairobi, ont permis à l'un de nous (CG) d'étudier l'holotype de *Chemositia tugenensis*, dont Maurice Taieb a réalisé les clichés. Noël Podgevine a monté la planche photographique. Dominique Gommery a réalisé plusieurs moulages. M.C. Coombs a sensiblement contribué à l'amélioration de notre manuscrit.

Références

- [1] L. de Bonis, G. Bouvrain, G. Koufos, P. Tassy, Un crâne de Chalicothère (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce) : remarques sur la phylogénie des Chalicotheriinae, *Palaeovertebrata* 24 (1–2) (1995) 135–176.
- [2] P.M. Butler, Fossil mammals of Africa. No. 18: East African Miocene and Pleistocene Chalicotheres, *Bull. Br. Mus. (N.H.)* 10 (7) (1965) 163–237.
- [3] P.M. Butler, Chalicotheriidae, in: V.J. Maglio, H.B.S. Cooke (Eds.), *Evolution of African Mammals*, Harvard University Press, 1978, pp. 368–370.
- [4] M.C. Coombs, Interrelationships and diversity in the Chalicotheriidae, in: D.R. Prothero, R.M. Schoch (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford University Press, New York, 1989, pp. 438–457.
- [5] W.O. Dietrich, Ältestquartäre Säugetiere aus den südlichen Serengeti, *Deutsch-Ostafrika, Palaeontographica A* 94 (1942) 44–133.
- [6] D. Geraads, Z. Alemseged, H. Bellon, The Late Miocene mammalian fauna of Chorora, Awash Basin, Ethiopia: systematics, biochronology and the ⁴⁰K–⁴⁰Ar ages of the associated volcanics, *Tertiary Res* 21 (2002) 113–122.
- [7] C. Guérin, Chalicotheriidae et Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène au Pléistocène de la Rift Valley (Afrique orientale). Un exemple d'évolution: le squelette post-crânien des *Diceros* et *Ceratotherium* plio-pléistocènes, *Bull. Soc. géol. France* 21 3 (1979) 283–288.
- [8] C. Guérin, Les rhinocéros et les chalicothères (Mammalia, Perissodactyla) des gisements de la vallée de l'Omo en Éthiopie (collections françaises, in: Y. Coppens, F. Clark Howell (Eds.), *Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie)*, 1, Cahiers de paléontologie – Travaux de paléontologie est-africaine (, 1985, pp. 67–95.
- [9] (a) C. Guérin, Chalicotheriidae, in : M.D. Leakey, J.M. Harris, Laetoli, a Pliocene site in Northern Tanzania, Clarendon Press, 1987, pp. 315–320 ; (b) C. Guérin, Animal prints and trails: Chalicotheriidae, in : M.D. Leakey, J.M. Harris, Laetoli, a Pliocene site in Northern Tanzania, Clarendon Press, 1987, pp. 469–471.

- [10] C. Guérin, Les Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) du Néogène de l'Ouganda, in: B. Senut, M. Pickford (Eds.), Geology and palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda–Zaire, vol. II Palaeobiology, CIFEG occasional publication 1994/29, 1994, pp. 281–287.
- [11] D.A. Hooijer, Miocene Mammalia of Congo (with a chapter by A. Gautier and J. Lepersonne), Ann. Mus. R. Afr. cent., Sci. Géol. 46 (1963) 1–77.
- [12] D.A. Hooijer, A Late Pliocene rhinoceros from Langebaanweg, Cape Province, Ann. S. Afr. Mus. 59 (9) (1972) 151–191.
- [13] D.A. Hooijer, Additional Miocene to Pleistocene rhinoceroses of Africa, Zool. Meded. (Leiden) 46 (11) (1973) 149–178.
- [14] D.A. Hooijer, Note on some newly found Perissodactyl teeth from the Omo group deposits, Ethiopia, Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. B 78 (1975) 188–190.
- [15] D.A. Hooijer, Evolution of the Perissodactyla from the Omo group deposits, in: Y. Coppens, F.C. Howell, G.L. Isaac, R.E.F. Leakey (Eds.), Earliest Man and environments in the Lake Rudolf Basin, Stratigraphy, Palaeoecology and Evolution, University of Chicago Press, 1976, pp. 209–213.
- [16] H. Nakaya, M. Pickford, Y. Nakano, H. Ishida, The Late Miocene large mammal fauna from the Namurungule Formation, Samburu Hills, northern Kenya, Afr. Stud. Monogr. Suppl. 2 (1984) 87–131.
- [17] M. Pickford, New evidence pertaining to the Miocene Chalicotheriidae (Mammalia, Perissodactyla) of Kenya, Tertiary Res. 2 (2) (1979) 83–91.
- [18] M. Pickford, B. Senut, in: The geological and faunal context of Late Miocene hominid remains from Lukeino, Kenya, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 332. (2001). 145–152.
- [19] Y. Sawada, M. Pickford, B. Senut, T. Itaya, M. Hyodo, T. Miura, C. Kashine, C. Chujo, H. Fujii, The age of *Orrorin tugenensis*, an early hominid from the Tugen Hills, Kenya, C. R. Palevol 1 (2002) 293–303.
- [20] B. Senut, M. Pickford, D. Gommery, P. Mein, K. Cheboi, Y. Coppens, First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya), C. R. Acad. Sci. Paris Ser. IIA 332. (2001) 137–144.
- [21] G.L. Webb, Notes on some Chalicotherium remains from Makapansgat, Paleontol. Afr. 9 (1965) 49–73.
- [22] H. Zapfe, *Chalicotherium grande* (Blainv.) aus der miozänen Spaltenfüllung von Neudorf an der March (Devinska Nova Ves), Tschechoslowakei, Neue Denkschr. Nathist. Mus. Wien 2 (1979) 1–282.