

LE RHINOCEROS SONDAICUS ANNAMITICUS  
(MAMMALIA, PERISSODACTYLA) D'INDOCHINE :  
DISTINCTION TAXINOMIQUE ET ANATOMIQUE ;  
RELATIONS PHYLÉTIQUES

par

COLIN P. GROVES et CLAUDE GUERIN

LE RHINOCEROS SONDAICUS ANNAMITICUS  
(MAMMALIA, PERISSODACTYLA) D'INDOCHINE :  
DISTINCTION TAXINOMIQUE ET ANATOMIQUE ;  
RELATIONS PHYLÉTIQUES

par

COLIN P. GROVES \* et CLAUDE GUERIN \*\*

RÉSUMÉ

Les populations de *Rhinoceros sondaicus* DESMAREST qui vivent actuellement en Indochine doivent être distinguées en tant que sous-espèce particulière, *Rh. sondaicus annamiticus* HEUDE. Une diagnose est établie sur des bases crâniologiques, odontologiques et ostéologiques après une comparaison avec les diverses autres sous-espèces. *Rh. sondaicus annamiticus* descend de la forme indochinoise pléistocène *Rh. sondaicus guthi*, les caractères géographiques distinctifs se superposant aux caractères évolutifs propres à l'espèce.

ABSTRACT

The recent *Rhinoceros sondaicus* DESMAREST of Indochina are referable to a separate subspecies *Rh. sondaicus annamiticus* HEUDE. Following a comparison with the various other subspecies, a diagnosis is established on the base of craniological, odontological and osteological features. *Rh. sondaicus annamiticus* is descended from the Pleistocene form from Indochina, *Rh. sondaicus guthi*; the distinctive geographic features being superimposed on the species-wide evolutionary trends.

MOTS-CLÉS : CRANE - DENT - ANATOMIE LOCOMOTION - CERATOMORPHA (RHINOCEROS) - PLÉISTOCÈNE - HOLOCÈNE - ÉVOLUTION BIOLOGIQUE - ISOLEMENT - VIËTNAM (NÉOLITHIQUE, ACTUEL).

KEY WORDS : CRANIUM - TOOTH - LOCOMOTION - CERATOMORPHA (RHINOCEROS) - PLEISTOCENE - HOLOCENE - BIOLOGICAL EVOLUTION - ISOLATION - VIËTNAM (NEOLITHIQUE, ACTUEL).

\* Department of Prehistory and Anthropology, Australian National University, Canberra, A.C.T. 2600, Australia.

\*\* Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie, Laboratoire associé au C.N.R.S. n° 11, Département des Sciences de la Terre, Université Lyon I - Claude-Bernard, 27-43, bd du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

## SOMMAIRE

I. - La distinction des sous-espèces actuelles de <i>Rhinoceros sondaicus</i> .....	200	d) Caractères du squelette post-crânien	204
II. - Le <i>Rhinoceros sondaicus</i> actuel en Indochine .....	203	III. - Conclusion sur les sous-espèces actuelles de <i>Rh. sondaicus</i> .....	206
a) Matériel étudié .....	203	IV. - Le <i>Rhinoceros sondaicus</i> fossile en Indochine .....	206
b) Caractères crâniologiques et mandibulaires .....	203	V. - Conclusion .....	207
c) Caractères odontologiques .....	204	Références bibliographiques .....	208

Il y a une douzaine d'années l'un de nous (Groves, 1967) révisait la taxinomie infraspécifique de *Rhinoceros sondaicus* et signalait l'existence probable d'une sous-espèce particulière à l'Indochine. Quelques années plus tard, l'autre (Guérin in Beden & Guérin, 1973) décrivait une nouvelle sous-espèce pléistocène du Cambodge, *Rhinoceros sondaicus guthi*.

Le problème se pose maintenant des liens de parenté entre cette sous-espèce éteinte depuis longtemps et les représentants de l'espèce qui survivent probablement encore, quoiqu'en nombre très réduit, dans la même région ; un problème connexe est

celui des rapports de parenté entre les formes indochinoises et les populations allopatriques.

Le tableau I donne quelques dimensions comparées des crânes et des dents (le nombre des données est un peu supérieur à celui de la publication de C. P. Groves en 1967). Ce tableau montre que quelles que soient les différences, elles ne sont pas très importantes (comme cela a été mis en évidence pour les diverses sous-espèces de *Dicerorhinus sumatrensis*) et que la plupart d'entre elles n'ont pas de signification taxinomique, au sens défini par le « Coefficient of Difference » de E. Mayr & alii (1953).

### I. — LA DISTINCTION DES SOUS-ESPECES ACTUELLES DE *RHINOCEROS SONDAICUS*

Rappelons tout d'abord que les populations actuelles ou sub-actuelles de *Rh. sondaicus* se trouvent à Java, à Sumatra, en Malaisie, au Tenasserim, au Bengale et en Indochine.

La comparaison des crânes de Java et de Sumatra montre que la longueur absolue (ici la longueur basale) est la même, alors qu'à Java cette même longueur et la longueur occipito-nasale ont une plus grande variabilité et la surface occipitale est plus inclinée en avant (fig. 1) ; la largeur occipitale (prise aux crêtes occipito-mastoïdiennes) est plus forte à Java ; les prémolaires inférieures sont un peu

plus courtes mais plus larges ; les molaires inférieures sont plus courtes ; la seule différence significative est la moindre largeur de la dernière molaire supérieure.

La population malaisienne présente une rangée dentaire supérieure comparable à celle de Java et plus courte qu'à Sumatra ; la largeur aux arcades zygomatiques est plus forte qu'à Java et Sumatra ; la face occipitale, plus haute qu'à Java ou Sumatra, a une largeur intermédiaire entre les deux ; les dents de Malaisie sont en général plus larges mais le manque de matériel ne permet pas de reconnaître

	JAVA			SUMATRA			MALAISE			TENNAS-SERIM (n = 1)			BENGALE			INDOCHINE		
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n
L. basale	580,3	19,25	12	578,4	15,96	5	581,8	31,27	4	471	560,4	18,47	5	581,3	39,81	4		
L. occipito nasale	518,5	22,04	17	528,6	20,13	5	532,7	24,01	3	500	527,3	16,84	7	499,3	30,11	3		
L. rangée dent. sup.	225,6	8,54	15	233,0	6,04	5	226,8	4,72	4	230	238,3	5,94	7	230,1	7,44	4		
largeur bi-zygom.	346,2	13,18	16	350,4	16,24	5	361,8	3,30	4	356	359,1	9,82	7	343,5	15,29	4		
largeur anté-orbit.	187,3	11,31	15	188,8	14,38	5				206	198,8	16,81	5	217,7	37,90	3		
largeur occipitale	295,0	13,51	15	284,6	6,43	5	291,3	14,45	4	273	296,3	16,86	6	282,5	8,58	4		
hauteur occipitale	158,5	9,91	15	161,8	4,44	5	170,5	12,87	4	165	179,3	7,50	4	157,3	11,95	4		
hauteur faciale	162,0	11,47	6	156,0		2	150,0		2	155	167,0	4,32	4	148,6	12,75	4		
largeur ant. P2	38,0	3,88	9	37,4	0,81	5	39,7	1,80	3		42,4	2,82	5	40,0		2		
largeur ant. P3	49,6	2,88	9	50,0	1,30	5	51,4		2	51,5	51,7	1,65	6	51,4	2,44	4		
largeur ant. P4	53,9	1,85	9	54,8	2,02	6	54,6		2	58,0	55,7	1,71	6	55,2	2,25	4		
largeur ant. M1	54,8	1,60	10	56,9	2,84	7	58,6	2,17	4	56,7	57,4	2,33	6	56,0	3,35	4		
largeur ant. M2	55,3	1,82	11	58,3	2,79	5	60,0	3,36	3	61,0	59,2	2,37	6	58,7	3,68	4		
largeur ant. M3	48,0	2,72	12	54,3	2,00	3	45,8	4,30	3	52,0	50,2	1,83	7	53,1	3,26	3		
P2 L	27,1	2,29	10	27,1	1,76	5	26,8		2	32,2	27,1	2,21	4	23,8		2		
P2 I	17,2	1,87	9	16,7	0,78	5	19,4		2	19,7	18,4	2,36	4	16,3		2		
P3 L	35,9	1,99	10	37,1	2,11	6	36,9		1	38,2	36,8	1,25	5	33,0		2		
P3 I ant.	22,7	1,80	10	22,3	1,47	6	24,8		1	25,2	25,2	2,12	5	23,4		2		
P3 I post.	27,2	2,02	10	25,1	1,31	6	25,7		1	24,1	26,5	0,42	4	22,8		2		
M2 L	44,9	1,51	10	46,0	2,09	7	46,5		2	48,5	46,7	2,05	5	45,7		2		
M2 I	28,9	2,05	9	28,7	1,11	7	35,3		2	29,1	30,5	0,51	5	31,1		2		
M3 L	44,4	2,34	9	47,5	0,91	5	46,1		2		46,6	1,34	5	45,7		2		
M3 I	26,6	1,66	9	27,0	0,99	4	31,7		2		27,7	1,08	5	25,3		2		
Indice larg. occipitale sur haut. occipitale	186,0	12,81	16	176,0	5,10	5	171,0	6,70	4	165	165,0	8,04	4	181,0	15,61	4		

Tabl. 1 — Quelques dimensions comparées des crânes et des dents chez *Rhinoceros sondaicus*.

Abréviations : L : longueur ; l : largeur ; zygom. : zygomatique ; ant. : antérieur ; post. : postérieur. Dimensions en mm.

Some skulls and teeth measurements in samples of *Rhinoceros sondaicus* from Java, Sumatra, Malaya, Tenasserim, Bengal and Indochina. (L : length ; l : breadth ; zygom. : zygomatic ; ant. : anterior ; post. : posterior).

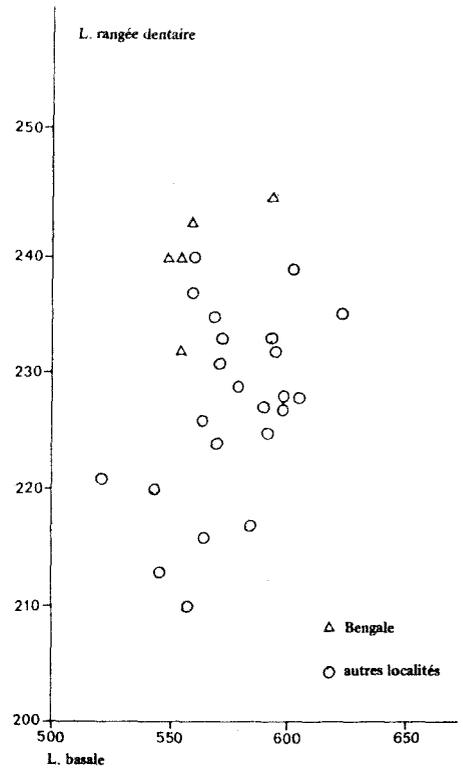
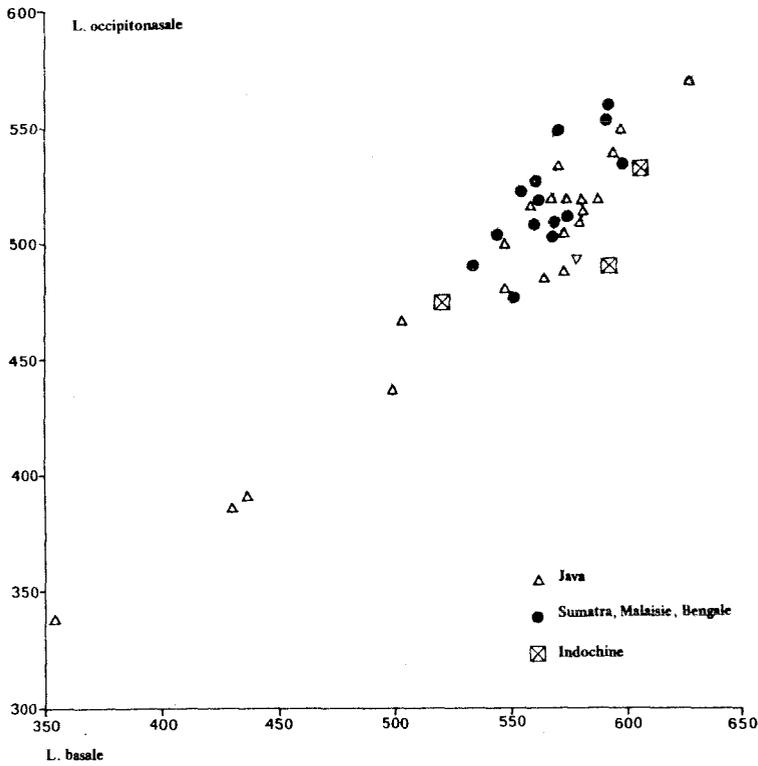


Fig. 1 — Diagramme de dispersion de la longueur occipito-nasale en fonction de la longueur basale du crâne chez *Rhinoceros sondaicus* (dimensions en mm).

Relationship between occipitonasal length (vertical axis) and basal length (horizontal axis) of skull in samples from Java, Sumatra-Malaya-Bengal and Indochina.

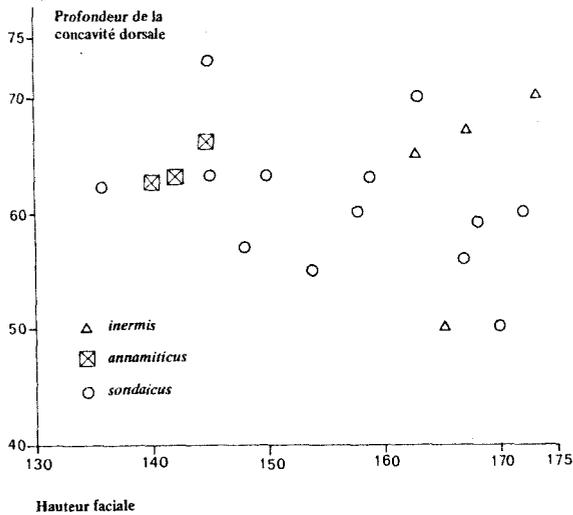


Fig. 2 — Diagramme de dispersion de la longueur de la rangée dentaire supérieure en fonction de la longueur basale du crâne chez *Rhinoceros sondaicus* (dimensions en mm).

Relationship between length of the upper tooth-row (vertical axis) and basal length of skull (horizontal axis) in samples of *Rhinoceros sondaicus* from Bengal and other localities.

Fig. 3 — Diagramme de dispersion de la profondeur de la concavité dorsale en fonction de la hauteur faciale du crâne chez *Rhinoceros sondaicus* (dimensions en mm).

Depth of dorsal concavity of the skull plotted to facial height in samples of *Rhinoceros sondaicus sondaicus*, *Rh. sondaicus inermis* and *Rh. sondaicus annamiticus*.

si ce fait a une signification statistique ; la  $M^3$  est significativement plus étroite qu'à Sumatra mais ne présente pas de différence significative avec celles de Java, ce caractère est donc polytopique et sans utilité taxinomique.

Le seul crâne adulte du Tenasserim diffère quelque peu de ceux de Malaisie mais il n'est pas possible d'estimer la signification de ces différences. Nous pensons que les deux populations, qui ont toujours été en contact pendant la période historique, sont identiques.

Nous disposons d'un matériel assez riche provenant des Sunderbans du Bengale (Inde et Bangladesh). Il s'agit là d'une population, éteinte hélas depuis la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, qui selon les données de la littérature était isolée, la population conspécifique la plus proche étant à plus de 1 000 km. Il est donc logique qu'elle présente quelques différences plus constantes que celles qui existent entre les populations plus méridionales. Le crâne présente une longueur basale inférieure à celle des autres

populations alors que la longueur occipito-nasale est à peu près la même : la face occipitale serait donc moins inclinée. La rangée dentaire est plus longue que pour toutes les autres populations (fig. 2) : la différence est significative avec les populations de Java et de Malaisie mais pas avec celle de Sumatra. La face occipitale est assez large ; elle est plus haute en moyenne que pour toutes les autres formes, mais la différence n'est pas significative par rapport aux populations malaises. Le crâne est large et la face est haute. Les dents sont larges, et dans plusieurs cas significativement plus larges qu'à Java et Sumatra, alors que les largeurs chez la forme malaise sont proches ou aussi élevées.

Les caractères crâniologiques permettent donc de distinguer chez *Rhinoceros sondaicus*, sans tenir compte de la forme indochinoise, deux sous-espèces correspondant l'une à la population du Bengale et l'autre aux populations plus méridionales. Nous verrons plus loin que des caractères autres que biométriques confirment cette distinction.

## II. — LE RHINOCEROS SONDAICUS ACTUEL EN INDOCHINE

### a) Matériel étudié :

- British Museum (Natural History), n° 81. 6. 30. 9, crâne adulte très âgé ;
- Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, n° 1896-2003, crâne adulte et n° A576, crâne très juvénile ;
- Muséum d'Histoire naturelle, Lyon, n° 367, squelette complet, adulte et n° EY32, crâne subadulte (stade 5 de C. P. Groves, 1967) ; 5 os longs non numérotés appartiennent peut-être au même individu.

Sauf pour le crâne adulte de Paris, qui provient de Bien Hoa et les 5 os longs non numérotés de Lyon, qui sont marqués Tay Ninh, tous les autres restes n'ont pour provenance indiquée que « Cochinchine » ou « Cochin China ».

### b) Caractères craniologiques et mandibulaires :

Le tableau I donne les dimensions moyennes et les écarts-type des crânes suffisamment adultes.

On note que la longueur occipito-nasale est remarquablement faible (fig. 1) ce qui indique un plan nuchal très incliné en avant. La largeur de l'occiput est faible et proche de celle trouvée à Sumatra. La largeur préorbitaire est forte, alors que la largeur bizygomatique est réduite ; le massif facial est bas (fig. 3).

W. Peters (1878) a remarqué que pour un crâne de Java les os palatins occupaient une proportion du palais moins importante (moins de 50 % contre presque 100 %) que pour le crâne-type de *Rhinoceros inermis* (nom proposé pour la sous-espèce du Bengale). Nous n'avons pu étudier ce caractère que sur un très petit nombre de crânes mais nous estimons que la différence notée par W. Peters peut être un caractère valable : la longueur des palatins représente, en pourcentage de la longueur du palais (jusqu'à la fente incisive) :

- 44 à 53 % pour quelques crânes de Java, de Sumatra et de Malaisie ;
- 39,2 et 49,4 % pour les deux crânes cochinchinois du Musée de Lyon ;

- 63 % pour le crâne cochinchinois du British Museum ;
- 80 % pour le crâne bengali du British Museum.

Selon W. Peters les deux palatins ensemble sont deux fois plus longs que larges chez *Rh. inermis* et pas plus longs que larges chez le *Rh. sondaicus* de Java. Nous l'avons vérifié : dans notre matériel les palatins sont plus longs que larges pour les crânes indochinois (66, 38 et 36 %) et bengalis (80 %) et aussi larges ou plus larges que longs pour les crânes des populations plus méridionales (on notera une exception, le crâne B.M. 1948.1.28.10 de Java où la proportion atteint 85 %).

Enfin les mandibules du Bengale deviennent sensiblement plus profondes d'avant en arrière que chez les autres sous-espèces ; ce caractère est difficile à quantifier mais on peut l'exprimer de la façon suivante : la hauteur de la branche horizontale au niveau de  $M_3$  représente 167 % de la hauteur au niveau de  $P_2$  pour la mandibule du British Museum ; cette valeur varie de 111 à 144 % pour les mandibules des autres régions.

### c) Caractères odontologiques :

R. I. Pocock (1944) a écrit que pour le crâne bengali du British Museum les  $P^2$  ont un protolophe séparé de l'ectolophe et que cette solution de continuité n'existe ni pour les autres dents, ni aux  $P^2$  des autres populations. Ce caractère dépend du degré d'usure car toutes les  $P^2$  non usées ont un protolophe séparé (au contraire des *Dicerorhinus* et *Rh. unicornis*), mais il nous semble que cette séparation reste visible sur les crânes adultes du Bengale alors qu'elle disparaît sur ceux qui proviennent des autres régions, y compris ceux d'Indochine.

Un caractère spécifique de *Rh. sondaicus* est la conservation en place des premières prémolaires (en général, ce sont en fait les premières molaires de lait) jusqu'à un âge relativement avancé : elles disparaissent pendant le stade 4 de la croissance, ou peu après, mais il y a une variation à ce sujet ; pour les populations de Java, de Sumatra, de Malaisie et d'Indochine elles restent normalement présentes pendant la plus grande partie de la vie adulte

(nous les avons observées dans 16 cas sur 19) alors qu'elles disparaissent plus tôt, avant le stade adulte, pour la population du Bengale (absentes sur 4 crânes adultes mais présentes sur 2 crânes sub-adultes).

Le crochet est double pour toutes les prémolaires de Java, de Sumatra et de Malaisie, ainsi que sur celles du crâne type de *Rh. inermis* (conservé à Berlin), mais ce n'est pas le cas pour la plupart des prémolaires du Bengale et d'Indochine (il n'est double que pour toutes les prémolaires d'un des crânes de Lyon et aux  $P^1$  du crâne de Londres).

La crista existe, bien que réduite, sur toutes les prémolaires provenant de Malaisie et de Sumatra, mais manque sur plusieurs pièces de Java et sur trois des quatre crânes indochinois (ceux de Londres et de Lyon) ; elle existe aussi aux prémolaires du Bengale mais ne s'observe aux molaires que pour certaines pièces indochinoises (où elle est faible) : on la voit aux  $M^1$  du crâne du British Museum, à toutes les molaires du crâne de Paris, mais elle n'existe pas aux molaires des deux crânes lyonnais.

D'une façon générale les dents d'Indochine ressemblent à celles du Bengale, avec des  $M^3$  plus larges ; les jugales inférieures sont courtes, particulièrement les  $P_2$ , et dans l'ensemble les prémolaires sont très étroites.

### d) Caractères du squelette post-crânien :

Le tableau 2 indique quelques dimensions comparées des principaux os du squelette post-crânien. On y remarque que l'humérus et le radius indochinois sont relativement longs et ont des épiphyses distales moins massives. Le fémur a la même longueur qu'à Java et Sumatra avec ici encore une épiphyse distale moins massive. Le tibia présente le même caractère, avec une longueur identique à celle de Sumatra et du Tennasserim. Les métapodes médians sont plus courts que pour les autres populations, avec toutefois pour le  $Mc III$  une épiphyse proximale aussi puissante et pour le  $Mt III$  une épiphyse proximale plus étroite.

Malgré l'insuffisance du matériel les différences de proportions montrent que les *Rh. sondaicus* d'Indochine appartiennent sans doute à une sous-espèce particulière.

**Humérus :**

	Java			Sumatra			Indochine	
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	n
L	430,33	18,327	6	420,00	21,213	2	436,25	2
DT dist.	147,92	5,826	6	148,25	8,132	2	146,25	2
DAP dist.	115,33	1,966	6	112,75	3,182	2	112,00	2

**Radius :**

	Java			Sumatra			Indochine	
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	n
L	349,33	13,277	6	350,00	16,970	2	360,25	2
DT dist.	102,08	3,694	6	100,00	2,828	2	100,00	2
DAP dist.	62,25	2,019	6	62,50	0	2	60,25	2

**Fémur :**

	Java			Sumatra			Indochine	
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	n
L	471,71	22,427	7	471,00	19,799	2	480,5	2
DT dist.	148,93	2,299	7	144,75	0,353	2	137,5	2
DAP dist.	169,07	2,050	7	162,75	2,475	2	155,5	2

**Mc III :**

	Java			Sumatra			Tennasserim Indochine			
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	n	moyenne	n
L	181,75	4,977	6	182,25	3,182	2	186	1	179	1
DTprox.	67,42	3,231	6	67,50	2,121	2	68	1	67	1
DAP prox.	51,40	1,517	5	50,50	0,707	2	46	1	48	1

**Tibia :**

	Java			Sumatra			Tennasserim Indochine			
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	n	moyenne	n
L	343,29	12,379	7	336,00	5,657	2	337,00	1	336,00	1
DT dist.	102,07	2,168	7	105,75	7,425	2	96,50	1	102,00	1
DAP dist.	74,71	2,752	7	72,00	1,414	2	71,50	1	68,00	1

**Mt III :**

	Java			Sumatra			Tennasserim Indochine			
	moyenne	écart-type	n	moyenne	écart-type	n	moyenne	n	moyenne	n
L	157,00	5,857	6	160,25	1,768	2	159	1	150,5	1
DT prox.	59,17	2,769	6	57,75	2,475	2	58	1	51,5	1
DAP prox.	46,90	1,746	5	48,50	0	2	42,5	1	44	1

Tabl. 2 – Quelques dimensions comparées d'os longs chez *Rhinoceros sondaicus*.

Abréviations : n : nombre d'individus ; DT : diamètre transversal maximal ; DAP : diamètre antéro-postérieur maximal ; dist. : distal ; prox. : proximal ; L : longueur. Dimensions en mm.

Some limb bones measurements in *Rhinoceros sondaicus*.

(n : number of observations ; DT : maximal transversal diameter ; DAP : maximal anteroposterior diameter ; dist. : distal ; prox. : proximal ; L. : length).

### III. — CONCLUSION SUR LES SOUS-ESPÈCES ACTUELLES DE *RHINOCEROS SONDAICUS*

Contrairement à l'opinion que nous avons exprimée précédemment (Groves, 1967) nous considérons maintenant que *Rhinoceros floweri* GRAY est synonyme de *Rh. sondaicus* DESMAREST et que ni la population de Sumatra, ni celle de Malaisie ne représentent de sous-espèce particulière. La population du Bengale (Sunderbans) doit être distinguée sous le nom de *Rhinoceros sondaicus inermis* LESSON, 1840 ; comme l'a montré L. C. Rookmaker (1977) le taxon *Rh. jamrachii* SCLATER, 1876 n'est pas synonyme d'*inermis*, mais de *Rh. unicornis* LINNÉ.

Pour la population d'Indochine nous avons retrouvé récemment le taxon *Rhinoceros annamiticus* HEUDE, 1892. Il a été publié sans description mais avec une illustration (Heude, 1892, pl. XIX A), il est donc valide au sens du Code International de Nomenclature Zoologique, article 16, paragraphe VII. Les dents figurées (fig. 4) sont une molaire supérieure fraîche, une D<sup>2</sup> et une molaire inférieure ; seule la première est spécifiquement déterminable avec sûreté : les caractères qu'elle montre (trace de cingulum au débouché de la vallée médiane ; contrefort du parastyle très puissant, alors que celui du métacône est presque absent ; ectolophe incliné en arrière vers l'intérieur ; absence d'étranglement du protocône ; post-sinus bien moins profond que le médi-sinus, crochet né de l'apex du métalophe) en font sans conteste un *Rhinoceros sondaicus*. La sous-espèce indochinoise doit donc être dénommée *Rhinoceros sondaicus annamiticus* HEUDE.

### IV. — LE *RHINOCEROS SONDAICUS* FOSSILE EN INDOCHINE

*Rh. sondaicus* n'est connu à l'état fossile en Indochine que dans deux gisements : outre celui de Phnom Loang dont il est question plus loin, il y a le gisement néolithique cambodgien de Loang Spean où C. Guérin & C. Mourer (1969) ont décrit quel-

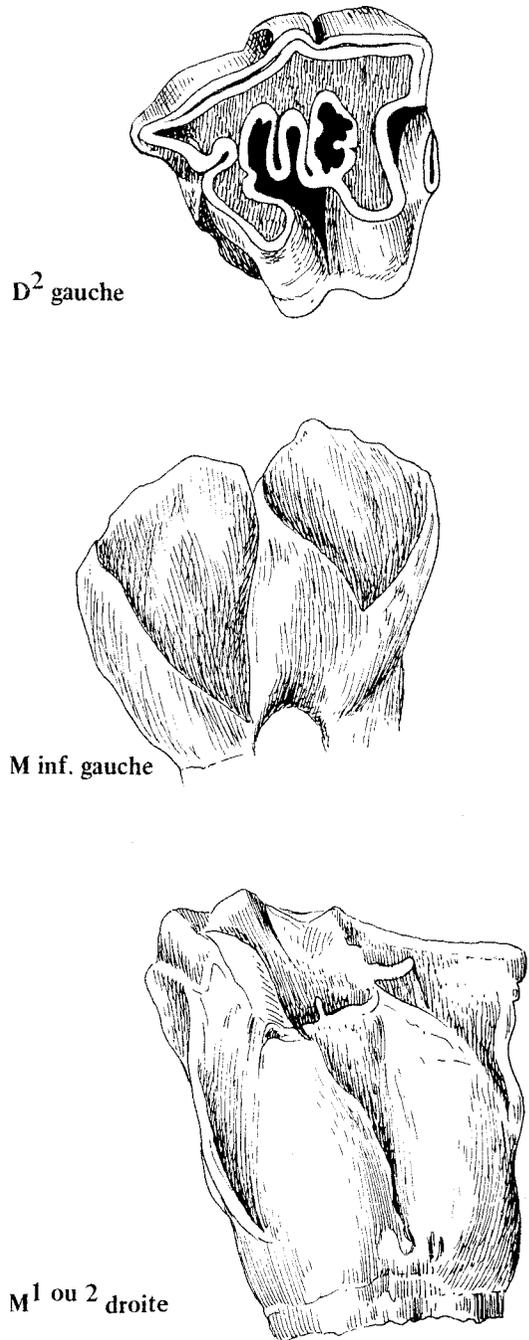


Fig. 4 — L'Holotype de *Rhinoceros sondaicus annamiticus* HEUDE, d'après Heude, 1892, p. XIX A. Holotypus from *Rhinoceros sondaicus annamiticus* HEUDE, in Heude, 1892, plate XIX A.

ques dents de lait. Les espèces signalées dans les autres gisements quaternaires indochinois sont différentes ; le seul dont nous ayons pu revoir la faune est Tam Hang où nous avons reconnu *Rhinoceros sivalensis* et *Dicerorhinus sumatrensis* (Beden, Carbonnel & Guérin, 1972).

Les dents trouvées à Loang Spean correspondent bien par leur taille et leur morphologie au matériel actuel et aussi à la forme préhistorique de Sumatra (Hooijer, 1946a).

Une sous-espèce beaucoup plus ancienne (Pléistocène moyen terminal ou Pléistocène supérieur ancien) est *Rhinoceros sondaicus guthi* GUÉRIN, 1973, découverte à Phnom Loang au Cambodge.

Si on compare les dents avec celles des sous-espèces actuelles, on voit que, en ce qui concerne les molaires, la crista n'existe que sur la M<sup>3</sup> gauche (où elle est très petite). Cela rappelle *Rh. s. annamiticus* mais pas exactement : la crista est mieux développée aux M<sup>1</sup> de la forme indochinoise actuelle. En ce qui concerne les prémolaires, les P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup> de *Rh. s. guthi* possèdent une crista qui s'unit au crochet pour former une médifossette qui disparaîtra par la suite avec l'usure. L'existence

d'une crista participant à une médifossette fermée montre chez la sous-espèce fossile une disposition rare mais non inconnue chez les formes actuelles. Le crochet est double aux P<sup>3</sup> et P<sup>4</sup>, comme pour beaucoup de pièces actuelles, mais pas pour la plupart des pièces actuelles d'Indochine.

Enfin les dents de *Rh. s. guthi* sont plus grandes que celles des *Rh. s. inermis* et *Rh. s. annamiticus* actuels, sauf la M<sup>3</sup> qui est très réduite, plus même que chez certains exemplaires actuels de Malaisie.

Ces caractères doivent être considérés comme des caractères diagnostiques additionnels de la sous-espèce.

Le squelette post-crânien montre (Beden & Guérin, 1973) un radius à peine plus grand et un tibia un peu plus petit que la moyenne des actuels ; le Mc III est beaucoup plus long ; le Mt III est à peine plus long que la moyenne des actuels et sa diaphyse est significativement plus étroite.

Rappelons que la forme fossile du Pléistocène d'Indonésie (*Rh. sondaicus sivasondaicus* DUBOIS, 1890), possède des métapodes et un radius plus grands que les actuels, mais un humérus, un fémur et un tibia relativement plus petits (Hooijer, 1946b).

## V. — CONCLUSION GENERALE

La diagnose de *Rh. sondaicus annamiticus* peut donc être précisée de la façon suivante :

*Rh. sondaicus* dont le crâne a une longueur occipito-nasale réduite par rapport à la longueur basilaire ; face nuchale inclinée vers l'avant ; forte largeur antéorbitaire mais largeur bizygomatique réduite ; os palatins plus longs que larges. Prémolaires supérieures avec crochet parfois double et crista généralement absente ; molaires supérieures avec crochet simple et crista présente dans la moitié des cas. Jugales inférieures courtes avec prémolaires étroites. Métapodes médians courts.

Il semble qu'il y ait un rapport assez net entre cette sous-espèce et la sous-espèce *Rh. sondaicus guthi* du Pléistocène d'Indochine. Ce rapport nous paraît proche de celui qui existe entre *Rh. sondaicus sivasondaicus* et son descendant actuel d'Indonésie. A cette persistance des caractères géographiques se superpose une évolution proprement spécifique, identique en Indonésie et en Indochine, qui se traduit par une modification parallèle des proportions relatives des os longs.

## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEDEN M., CARBONNEL J. P. & GUÉRIN C. (1972). — La faune du Phnom Loang (Cambodge). Comparaison avec les faunes pléistocènes du Nord de l'Indochine. *Arch. Géol. Viet-Nam*, Saigon, n° 15, p. 113-122, 1 fig., 1 tabl.
- BEDEN M. & GUÉRIN C. (1973). — Le gisement de vertébrés du Phnom Loang (province de Kampot, Cambodge). Faune pléistocène moyen terminal (Loangien). *Trav. Docum. O.R.S.T.O.M.*, Paris, n° 27, p. 7-97, 13 textes-fig., 24 tabl., VI pl.
- GROVES C. P. (1967). — On the rhinoceroses of South East Asia. *Saig. Mitt.*, München, 15 Jhrg., H. 3, p. 221-237, 4 textes-fig., 5 tabl.
- GUÉRIN C. & MOURER C. (1969). — Le *Rhinoceros sondaicus* DESMAREST du gisement néolithique de Loang Spean, province de Battambang, Cambodge. *Docum. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, n° 31, p. 39-53, 4 fig., et *Ann. Fac. Sc. Phnom Penh*, 1970, t. 2, p. 261-274, 4 fig.
- HEUDE P. M. (1892). — Etude sur les suilliens, chap. II. *Mem. H. N. Emp. Chin.*, Paris, 2, 2<sup>e</sup> partie, p. 85-111, pl. XIX-XXIX.
- HOOIJER D. A. (1946a). — Prehistoric and fossil rhinoceroses from the Malay Archipelago and India. *Zool. Mededel*, Leiden, 26, 138 p., 10 pl., 8 tabl.
- HOOIJER D. A. (1946b). — The evolution of the skeleton of *Rhinoceros sondaicus* DESMAREST. *Proc. Kon. Akad. Wet.*, Amsterdam, vol. XLIX, t. 6, p. 3-8, 2 fig.
- MAYR E., LINSLEY E. G. & USINGER R. L. (1953). — Methods and principles of systematic zoology. *Mc Graw-Hill édit.*, New York, 336 p.
- PETERS W. (1878). — Ueber *Rhinoceros inermis* LESSON. *Monatsber. k. Preuss. Akad. Wiss. Berlin*, Math-Phys. Kl., 1877, p. 68-71.
- POCOCK R. I. (1944). — Some cranial and dental characters of the existing species of Asiatic rhinoceroses. *Proc. Zool. Soc.*, London, vol. 114, p. 437-450, 5 fig.
- ROOKMAKER L. C. (1977). — The identity of the One-horned Rhinoceros in Berlin 1874-1884. *Int. Zoo News*, Zeist, 24 (2), n° 142, p. 15.

Manuscrit reçu le 29-11-79