



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

Annales de Paléontologie 89 (2003) 1–35

ANNALES
DE
PALÉONTOLOGIE

www.elsevier.com/locate/annpal

Article original

Ougandatherium napakense
nov. gen. nov. sp., le plus ancien
Rhinocerotidae Iranotheriinae d’Afrique

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

^a UMR 5125 paléoenvironnements et paléobiosphère du CNRS, université Claude-Bernard-Lyon-1,
UFR des sciences de la terre, 43, boulevard du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

^b Chaire de paléoanthropologie et de préhistoire, collège de France, 11, place M.-Berthelot, 75005 Paris et
laboratoire de paléontologie, UMR 8596 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005, Paris, France

Reçu le 22 mars 2002 ; accepté le 4 juillet 2002

Résumé

L’Uganda Palaeontology Expedition a recueilli en 1999 dans un dépôt de chenal à Napak I, Karamoja (Ouganda), près de 150 restes de deux squelettes d’un petit rhinocéros Iranotheriinae associés à d’autres mammifères et à des gastéropodes. L’ensemble faunique est caractéristique de l’association P1 d’Afrique orientale, datée par biochronologie et par les radio-isotopes aux environs de 19–20 Ma. Le nouveau rhinocéros, dépourvu de corne, est de petite taille. Les os des membres sont fins et élancés, notamment les métapodes, et traduisent un type coureur. Les jugales supérieures hypsodontes ont des fossettes remplies de ciment et présentent une muraille externe ondulée et un émail plissé ; les prémolaires supérieures présentent une muraille linguale. Il s’agit donc d’un Iranotheriinae, le plus ancien connu en Afrique, proche du plus vieux genre de la sous-famille, récemment découvert à Bugti au Pakistan, dans un site d’âge comparable.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Ougandatherium napakense nov. gen. nov. sp., the earliest Rhinocerotidae Iranotheriinae from Africa. The Uganda Palaeontology Expedition discovered an exceptionally rich fossiliferous channel deposit at Napak I, Karamoja, in 1999, which yielded two partial skeletons of a new genus

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : claude.guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin).

and species of early Miocene Rhinocerotidae, together with various other mammals and gastropods typical of Faunal Set I of East Africa. The age of the deposits on the basis of both faunal correlation (biochronology) and radio-isotopic dating is ca 19–20 Ma. The new genus and species is a hornless rhinoceros about the size of a small horse, with long slender limb bones and metapodials and hypsodont upper cheek teeth whose enamel is undulate, and fossettes cement-filled. Upper premolars possess an inner wall; this is clearly an iranotheriine morphology. As such it is the earliest known African member of this subfamily, close to the oldest member of the subfamily recently discovered at Bugti in Pakistan, a site whose age is about the same.

© 2003 Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. All rights reserved.

Mots clés : Ouganda ; Napak ; Miocène inférieur ; Rhinocerotidae ; Nouveau

Keywords : Uganda; Napak; Early Miocene; Rhinocerotidae; New

1. Introduction

En janvier 1999 une lentille de sédiment particulièrement fossilifère a été découverte par M. Pickford sur la pente Ouest d'une colline à Napak I, District de Karamoja, Ouganda [02° 06' 11,5" de latitude N° : 34° 11' 35,9" de longitude E (Fig. 1)]. Des os recueillis en surface ont montré que le gisement contenait des éléments d'un squelette de rhinocéros en connexion ainsi que des restes de *Deinotherium*, de tragulidés, de créodontes et d'autres mammifères ; une phalange II axiale d'un autre rhinocérotidé du genre *Brachypotherium* (probablement *B. heinzelinei* déjà connu à Napak II) a également été recueillie. De nombreux os étaient restés en place et le site fut fouillé en octobre 1999 par des membres de l'Uganda Palaeontology Expedition.

Au cours des fouilles il devint évident qu'il y avait au moins deux spécimens de rhinocéros dont les restes étaient si intimement mêlés qu'il n'était pas possible d'attribuer les restes à l'un ou l'autre des individus. Des éléments des squelettes étaient encore en connexion, mais le dépôt ayant été piétiné avant consolidation, de nombreux os étaient cassés et déplacés les uns par rapport aux autres (Fig. 2). Le seul crâne retrouvé a lui aussi été piétiné, mais les dents sont restées proches à la fois les unes des autres, des maxillaires, des prémaxillaires et des nasaux, de telle façon qu'on peut considérer qu'il s'agit du même individu même s'il n'y a pas de contact franc entre elles et le reste du crâne. Il n'est toutefois pas possible de reconnaître quels os postcrâniens appartiennent au même individu que le crâne.

La petite taille des fossiles, les nasaux inermes, les métapodes élancés et la morphologie des dents jugales supérieures nous ont montré d'emblée que nous avions affaire à une espèce inconnue jusqu'ici.

Hooijer (1966, 1973) et Hooijer et Patterson (1972) ont étudié les rhinocéros précédemment découverts dans le complexe des gisements de Napak. Ils ont ainsi mis en évidence dans le membre de base Iri la présence de *Brachypotherium heinzelinei* à Napak II A et II C et de *Dicerorhinus leakeyi* à Napak VI. Ils ont aussi identifié dans le membre Napak *Aceratherium acutirostratum* à Napak I et *Dicerorhinus leakeyi* à Napak V.

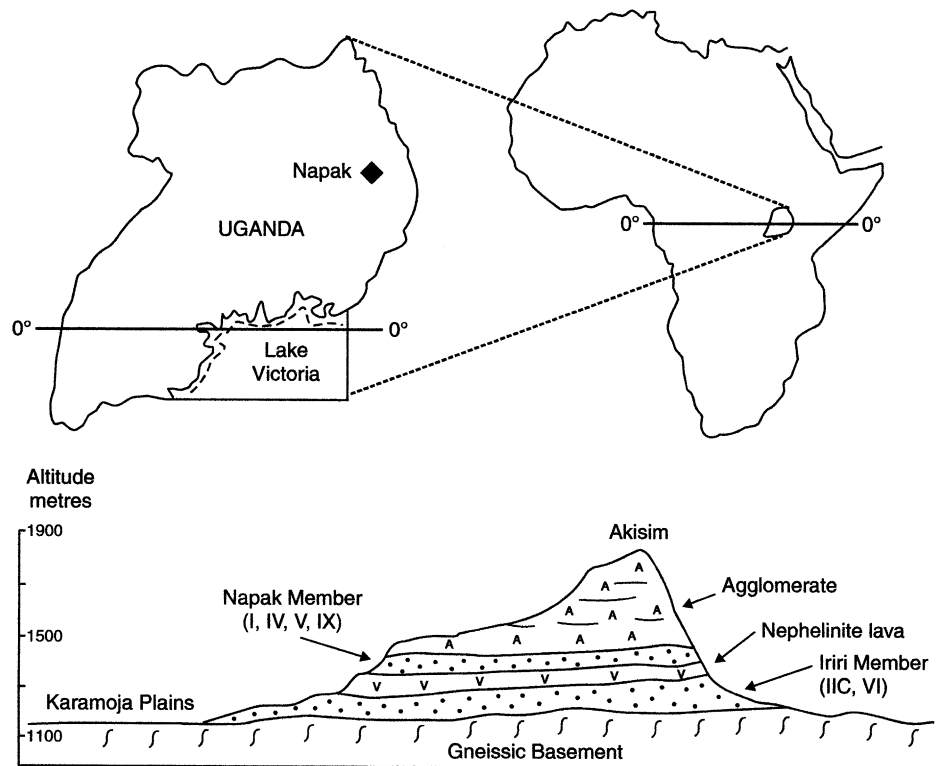


Fig. 1. Situation de Napak (Ouganda) et stratigraphie générale des terrains vulcano-sédimentaires ayant livré l'essentiel des fossiles.

Fig. 1. Location of Napak, Uganda, and an overview of the stratigraphy at the volcanic remnant of Akisim where most of the fossils came from.

2. Géologie et stratigraphie

Les gisements fossilifères de Napak font partie du complexe vulcano-sédimentaire du même nom (Bishop, 1958, 1962, 1963, 1964a, b, 1967, 1968 ; Bishop et Trendall, 1967 ; Bishop et White, 1962). Les niveaux fossilifères sont constitués de cinérites carbonatées et néphéliniques localement remaniées et de paléosols établis sur ces cinérites. Le site à rhinocéros de Napak I est un remplissage lenticulaire de chenal parmi des cinérites stratifiées (Figs. 2, 3). La plupart des fossiles proviennent de cette lentille mais les cinérites encaissantes sont aussi fossilifères, bien que les restes y soient plus dispersés. Certaines parties de la lentille ont été beaucoup piétinées avant même qu'elle soient consolidées et de nombreux moules de racines suggèrent que des végétaux se développaient dans la boue tuffacée.

Piétinements et croissance végétale ont endommagé de nombreux os, dont certains ont été retrouvés en position verticale. Dans un passé moins ancien la lentille et les couches de cinérites voisines ont subi une karstification en profondeur (Fig. 2). Il en a résulté une fissure remplie de sédiment meuble et de fossiles provenant de la lentille, certains de ces

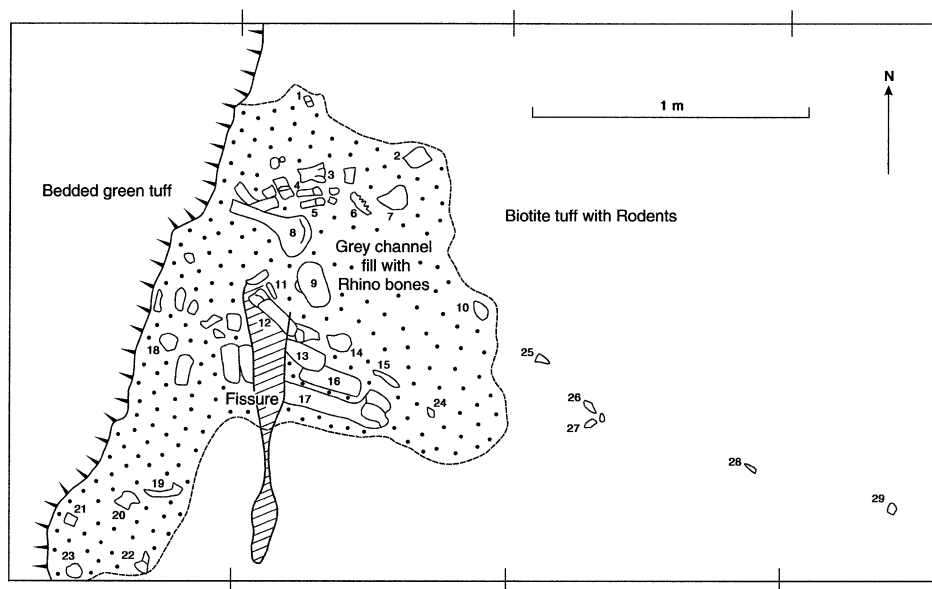


Fig. 2. Plan détaillé des fouilles d'octobre 1999 du site à rhinocéros de Napak I. Noter la fissure en dessous du remplissage de chenal qui recèle l'essentiel des fossiles.

Fig. 2. Detailed plan of the October, 1999, excavations at the Napak I Rhino site. Note the fissure below the main fossil-bearing channel filling.

derniers se retrouvant alors à un demi-mètre en dessous de leur niveau originel. C'est ainsi que l'extrémité distale d'un humérus de rhinocéros a été découverte dans la fissure, alors que des parties de la diaphyse du même os ont été trouvées en place au-dessus, dans la lentille.

3. Le contexte biostratigraphique

On considérait classiquement (Pickford et al., 1986) que les différents niveaux fossilifères de Napak étaient plus ou moins contemporains, même s'ils se présentent dans des positions stratigraphiques variées (Fig. 1). On sait maintenant que les dépôts se sont constitués pendant une longue période, de peut-être 2 Ma (d'environ 20 à 18 Ma), au cours de laquelle les faunes ont connu d'importants changements. C'est ainsi par exemple que pour les ruminants M. Pickford (2002) a mis en évidence qu'à Napak I il n'existe que *Dorcatherium songhorensis* et *Walangania africana*, alors que dans des sites plus récents comme Napak V on trouve *Dorcatherium parvum*, *D. pigotti*, *D. sp. nov.* et *Walangania africana*. A Napak IX, dont la position stratigraphique est intermédiaire, la faune de ruminants est intermédiaire entre celles de Napak I et de Napak V. Une comparaison avec les faunes du Miocène inférieur du Kenya occidental montre que Napak I se corrèle bien avec l'association faunique P1, qui date de 20 à 19 Ma (Pickford, 1981), alors que Napak V se corrèle avec l'association faunique PII, vieille de 18 Ma. S'il en est bien ainsi le nouveau

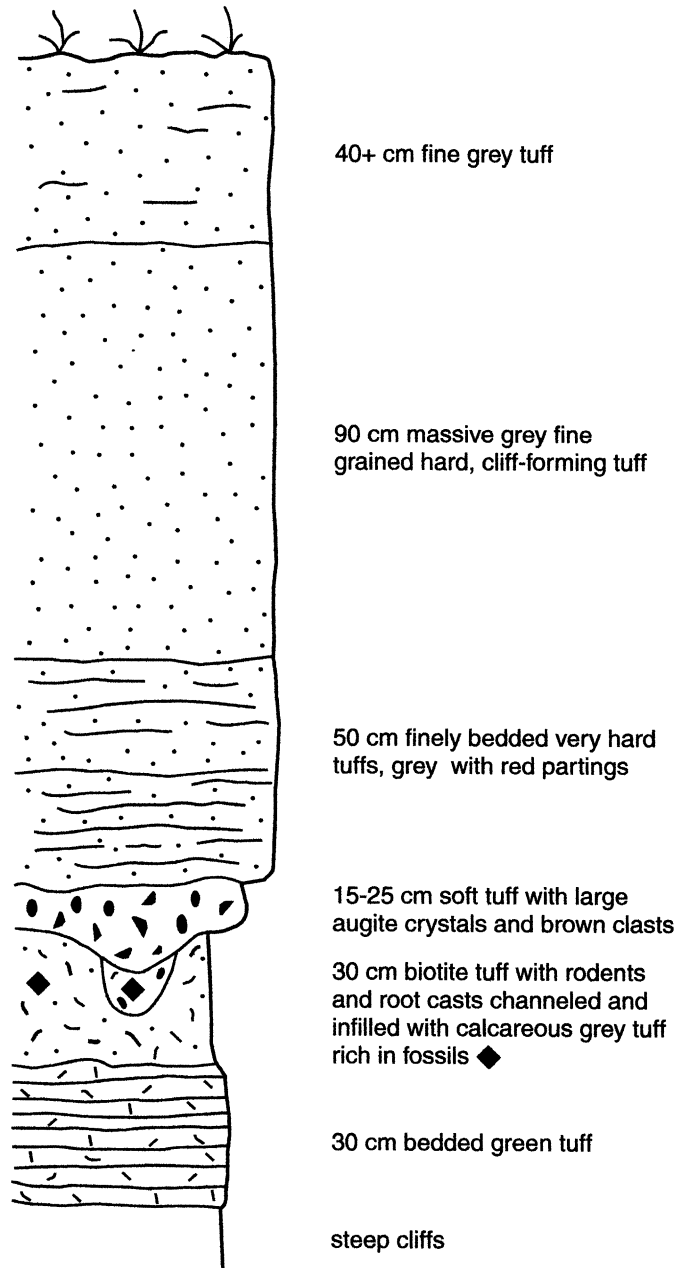


Fig. 3. Coupe stratigraphique du site à rhinocéros de Napak I.
Fig. 3. Stratigraphic section at the Napak I Rhino site.

rhinocéros appartient à l'association P1 et date donc de 19 à 20 Ma, ce qui correspond pour l'Eurasie au début de la zone MN 3. Ce résultat est en accord avec les datations radiométriques publiées par Bishop (1967) et Bishop et al. (1969).

4. Étude paléontologique

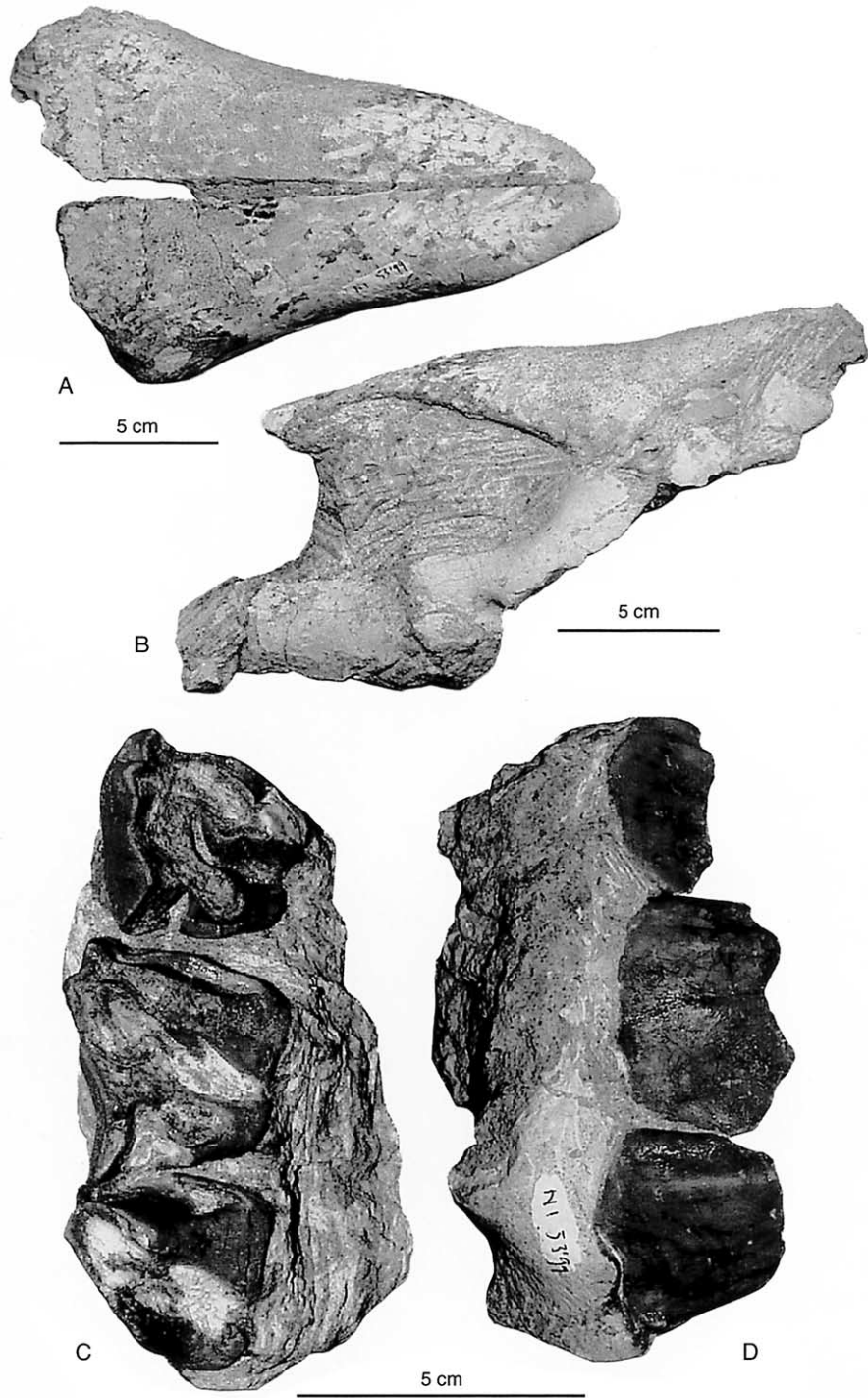
4.1. Matériel et méthode

Nous disposons à Napak I des restes suivants :

- un fragment antérieur de crâne portant les os nasaux et l'intermaxillaire gauche (Pl. 1, Figs. A, B) ;
- un bloc n° 4 contenant 3 prémolaires supérieures, P3/ gauche (Pl. 2, Fig. A), P3/ droite (Pl. 2, Fig. G) et P4/ droite (Pl. 2, Fig. F) ;
- un bloc n° 5 contenant trois jugales supérieures, une D1/ droite et deux P2/ gauches ;
- une P4/ gauche isolée ;
- quatre molaires supérieures isolées avec deux M1/, une droite n° 1 et une gauche n° 3 (Pl. 2, Fig. E), une M2/ gauche n° 7 (Pl. 2, Fig. B), une M3/ gauche n° 6 (Pl. 2, Fig. D) ;
- un élément de rangée dentaire supérieure droite n° 2 avec M1/ - M3/ (Pl. 1, Figs. C, D) ;
- une D1/ gauche isolée ;
- un fragment de défense droite ;
- un fragment de demi-mandibule gauche portant une D/4 incomplète ;
- deux D/1 isolées ;
- deux fragments d'omoplates, une droite et une gauche ;
- un fragment distal d'humérus droit ;
- un radius droit ;
- 17 carpiens : 3 magnums, 4 pisiformes, 2 scaphoïdes, 3 semi-lunaires, 2 onciformes, 1 pyramidal, 2 trapézoïdes ;
- deux métacarpiens II, un droit et un gauche ;
- trois métacarpiens III, un droit (complet) et deux gauches (incomplets) ;
- deux métacarpiens IV complets, un droit et un gauche ;
- deux fragments distaux de fémurs droits ;
- trois astragales, un droit et deux gauches ;
- deux rotules ;
- deux tibias droits ;
- quatre calcanéums, deux droits et deux gauches ;
- 8 petits tarsiens : 2 cuboïdes, 1 naviculaire, 2 grands cunéiformes, 3 petits cunéiformes ;

Planche 1. *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp. du Miocène inférieur de Napak (Ouganda). **A.** Fragment antérieur de crâne, vue supérieure ; **B.** Fragment antérieur de crâne, vue latérale gauche ; **C.** Fragment de maxillaire droit portant M1–M3/, vue occlusale ; **D.** Fragment de maxillaire droit portant M1–M3/, vue latérale.

Plate 1. *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp. from the early Miocene of Napak (Uganda). **A.** Anterior fragment of skull, superior view; **B.** Anterior fragment of skull, left lateral view; **C.** Fragment of right maxilla with M1–M3/, occlusal view; **D.** Fragment of right maxilla with M1–M3/, lateral view.



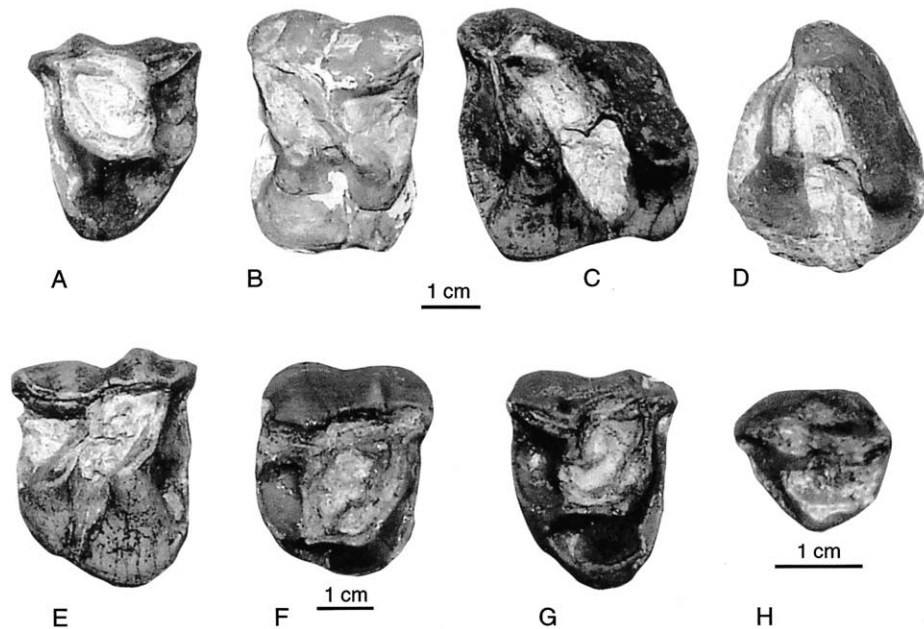


Planche 2. *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp. du Miocène inférieur de Napak (Ouganda). **A.** P3/ gauche, vue occlusale ; **B.** M2/ gauche, vue occlusale ; **C.** M2/ gauche, vue occlusale ; **D.** M3/ gauche, vue occlusale ; **E.** M1/ droite, vue occlusale ; **F.** P4/ droite, vue occlusale ; **G.** P3/ droite, vue occlusale ; **H.** D1/ gauche, vue occlusale.

Plate 2. *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp. from the early Miocene of Napak (Uganda). **A.** Left P3/ occlusal view; **B.** Left M2/ occlusal view; **C.** Left M2/ occlusal view; **D.** Left M3/ occlusal view; **E.** Right M1/ occlusal view; **F.** Right P4/ occlusal view; **G.** Right P3/ occlusal view; **H.** Left D1/ occlusal view.

- un ensemble se connectant de 3 métatarsiens II, III et IV complets, d'un cunéiforme externe et d'un petit cunéiforme ;
- un métatarsien II gauche ;
- deux métatarsiens III, un gauche complet et un droit fragmentaire ;
- un métatarsien IV gauche, complet ;
- 41 phalanges avec 8 phalanges I axiales, 13 I abaxiales, 4 phalanges II axiales, 9 II abaxiales, 3 phalanges III axiales, 7 III abaxiales ;
- 8 grands et 19 petits sésamoïdes.

Tout ce matériel correspond à deux individus, un subadulte et un adulte.

Dans l'état actuel de nos connaissances la famille des Rhinocerotidae est représentée dans le Miocène d'Afrique par 6 lignées correspondant à autant de sous-familles. Ces lignées regroupent 8 genres et 13 espèces (Hooijer, 1973, 1978 ; Guérin, 1980b, 1989, 2000 ; Prothero et al., 1989).

4.1.1. Les *Aceratheriinae* vrais comptent deux espèces

- *Aceratherium acutirostratum* (Deraniyagala, 1951) est de taille moyenne. Il est connu dans au moins 10 gisements : Alengerr Beds (14 à 12 Ma), Chemeron Formation-

Northern Extension (5 à 4,5 Ma), Karungu (18 Ma), Moruaret Hill près Losidok (environ 16 Ma), Ngorora Formation (11 à 12 Ma), Ombo (15 Ma) et Rusinga (18 Ma) au Kénya ; Napak (19,5 Ma) en Ouganda ; Karugamania (plus de 7 Ma) et Sinda (plus de 6 Ma) au Congo ;

- *Aceratherium campbelli* Hamilton, 1973 est de grande taille : il n'est connu qu'à Djebel Zelten (environ 16 à 17 Ma) en Libye.

4.1.2. Les Dicerorhininae sont représentés par une ou deux espèces

- *Dicerorhinus leakeyi* Hooijer, 1966 est de taille moyenne. On le signale dans au moins 7 gisements : Alengerr Beds (14 à 12 Ma), Chemeron Northern Extension (environ 5 Ma), Karungu (18 Ma), Maboko (15,5 Ma), Ombo (15 Ma), Rusinga (18 Ma) au Kénya et Napak (19,5 Ma) en Ouganda. On remarquera que dans la plupart de ces sites *D. leakeyi* est sympatrique avec *Aceratherium acutirostratum* ;
- *Dicerorhinus primaevus* Arambourg, 1959, du Miocène supérieur d'Algérie, a une position générique discutée (Geraads, 1986).

4.1.3. Les Dicerotinae qui regroupent les deux espèces africaines actuelles en comptent 4 dans le Miocène d'Afrique

- *Diceros douariensis* Guérin, 1966 : l'espèce est définie à Douaria (9,5 Ma), en Tunisie, elle est sans doute attestée à Djebel Krechem el Artsouma (Miocène supérieur) dans le même pays (Geraads, 1989). Ce rhinocéros est proche des *Diceros pachygnathus* de Grèce et *D. neumayri* de Turquie ;
- *Diceros australis* Guérin, 2000, particulièrement grand et puissant, n'est encore connu que du Miocène moyen ancien (17 Ma) d'Arrisdrift (Namibie) où il a été défini. C'est pour l'instant le plus ancien représentant de la lignée ;
- *Paradiceros mukirii* Hooijer, 1968 est une petite espèce découverte à Fort Ternan (environ 13 Ma) et peut-être à Maralal, également au Kénya ; elle est présente aussi à Kisegei (13 à 14 Ma) en Ouganda et à Beni Mellal (12,5 Ma) au Maroc (Hooijer, 1968 ; Guérin, 1976, 1994) ;
- *Ceratotherium praecox* Hooijer et Patterson, 1972, qui est très abondant dans tout le Pliocène d'Afrique orientale et australe (Guérin, 1999), est toutefois présent dès la fin du Miocène, notamment à Lothagam (7,2 à 5,5 Ma), Lukeino (6 à 5,5 Ma) et Mpesida (6,5 à 6 Ma).

4.1.4. Les Brachypotheriinae comptent trois espèces

- *Brachypotherium snowi* (Fourteau, 1920) n'a été retrouvé qu'à Wadi Moghara en Égypte et à Djebel Zelten (17 à 16 Ma) en Libye ;
- *Brachypotherium heinzlini* Hooijer, 1963 est connu d'une dizaine de gisements : Arongo Uyoma (Miocène inférieur), Chemeron Formation-Northern Extension (5 à 4,5 Ma), Karungu (18 Ma) et Rusinga (18 Ma) au Kénya ; Bukwa (entre 17,5 et 18,5 Ma) et Napak (19,5 Ma) en Ouganda ; Karugamania (plus de 7 Ma) et Sinda (plus de 6 Ma) au Congo ; Langental (18 Ma) en Namibie ;
- *Brachypotherium lewisi* Hooijer et Patterson, 1972 est attesté à Kanapoi (4,5 Ma), Lothagam (7,2 à 5,5 Ma), Mpesida (6,5 à 6 Ma), Ngorora (12 à 11 Ma) au Kénya ainsi qu'à Sahabi (6,5 Ma) en Libye.

4.1.5. *Les Chilotheriinae sont attestés par une seule espèce*

- *Chilotheridium pattersoni* Hooijer, 1971 est connu de six gisements d'Afrique orientale, Loperot (gisement-type 17 Ma), Kirimum (15 Ma), Ngorora (12 à 11 Ma), Ombo (16 Ma) et Rusinga (18 Ma), tous au Kenya et Bukwa (environ 17,5 Ma) en Ouganda.

4.1.6. *Les Iranotheriinae*

Les Iranotheriinae sont des rhinocéros du Miocène d'Eurasie aux jugales caractérisées par leur forte hypsodontie et leur émail plissoté. Les membres sont allongés. La sous-famille est souvent assimilée à celle des Elasmotheriinae mais nous estimons qu'il s'agit probablement plutôt de convergence que d'identité. Une seule espèce était jusqu'à présent attestée en Afrique :

- *Kenyatherium bishopi* Aguirre et Guérin, 1974 n'a pour l'instant été trouvé qu'au Kenya, à Nakali (9,5 Ma) qui est son gisement-type et à Samburu Hills, dont l'âge est identique (Nakaya et al., 1999).

Les caractères anatomiques très particuliers du rhinocéros de Napak I nous incitent, comme nous l'exposons ci-après, à l'attribuer à la lignée des Iranotheriinae. En 2000, Antoine a soutenu une thèse consacrée aux Elasmotheriinae ; il y traite des Iranotheriinae qu'il considère comme des Elasmotheriinae primitifs ; il y annonce la découverte d'un nouveau genre du Miocène inférieur du Pakistan, décrit la même année par Antoine et Welcomme, sous le nom de *Bugthierium praecursor*. Ces auteurs le considèrent comme le plus ancien Elasmotheriinae (donc Iranotheriinae à notre sens) connu à ce jour. Ce rhinocéros semble avoir un âge proche de celui de Napak.

Notre matériel de comparaison est celui déjà utilisé par Guérin en 2000. Dans nos tableaux de mesures, les pièces postcrâniennes indifférenciées relevant de *D. leakeyi* et/ou de *A. acutirostratum* sont référencées IDA ; la référence Acérathères est un mélange de mesures de 2 espèces voisines d'Acérathères du Miocène européen appartenant à la même lignée et dont les dimensions et proportions sont assez proches, bien que non identiques (Guérin, 1980a).

4.2. *Description*

4.2.1. *Crâne*

Le seul reste crânien (Pl. 1, Figs. A, B) est un fragment constitué des 2 nasaux, de l'intermaxillaire gauche et de la partie antérieure du maxillaire gauche, avec toute l'échancrure nasale. Cette dernière est longue de 89 mm ; au niveau de son fond, le toit crânien atteint environ 85 mm de largeur. Il n'y a pas d'apophyse latérale dans l'échancrure nasale. Les nasaux, courts, se terminent en pointe mousse et ne présentent sur leur surface supérieure aucune rugosité qui traduirait la présence d'une corne nasale. On notera que la pointe des nasaux se situe très en arrière de la pointe de l'intermaxillaire.

4.2.2. *Dents antérieures*

Nous ne disposons que d'un seul fragment de défense droite (I/2), à section classiquement piriforme, dont le diamètre transversal au collet est de 21 mm pour un diamètre dorso-ventral de 16 mm.

4.2.3. *Prémolaires supérieures*

Nous les représentons Pl. 2, Figs. A, F, G. On remarque immédiatement leur hypsodontie et la présence d'une muraille interne joignant le protocône à l'hypocône, fermant ainsi une vaste médifossette remplie de ciment. Le seul repli interne est le crochet, dont le développement est variable. L'ectolophe comporte un fort parastyle, un très fort pli du paracône suivi d'une dépression verticale, un pli du métacône visible au-delà du tiers de la hauteur de la muraille externe et un métastyle net. Un cingulum lingual oblique se situe au niveau du médisinus, il se prolonge en avant sur la côte linguale du protocône ; un cingulum postérieur puissant induit une postfossette très nette. Le protocône est étranglé. Le fût est nettement plus large au niveau du protolophe qu'à celui du métalophe.

Les dimensions comparées sont données Tableau 1, où figurent aussi celles de deux rangées dentaires d'*Hispanotherium matritense* du miocène Moyen de Qintanelas-Sabugo conservées au service géologique du Portugal à Lisbonne. Les prémolaires supérieures de Napak se révèlent remarquablement petites, les valeurs mesurées sont inférieures à celles relevées chez le petit *Paradiceros mukirii* ; leur longueur est proche de celle d'*Hispanotherium* mais elles sont sensiblement plus étroites.

Selon Antoine et Welcomme (2000), *Bugtitherium praecursor* se distingue par des P2/ à fort pli du métacône, au protocône sans constriction et dépourvues de crochet et de cingulum lingual ; elles sont plus courtes qu'à Napak pour une largeur à peine plus faible. Ses P4/ ont un parastyle court, un protocône faiblement étranglé, un crochet pouvant être complexe et pas de cingulum lingual ; leur largeur est voisine de celles de Napak mais elles sont plus courtes.

4.2.4. *M1/ et 2/*

Elles sont représentées Pl. 1, Figs. C, D et Pl. 2, Figs. B, C, E. La muraille externe présente un profil très ondulé : le parastyle est petit mais très net ; le pli du paracône, très fort, perpendiculaire à l'ectolophe, se manifeste à partir de 1 cm au dessus du collet ; il y a un pli du métacône, visible à partir de la mi-hauteur de l'ectolophe ; enfin le métastyle bien marqué sur M1/ est tranchant (il n'est pas très net sur les M2/). Le protocône est fortement étranglé aussi bien en face antérieure qu'en face postérieure. Il n'existe aucun cingulum labial ni lingual, mais un net cingulum antérieur isole une préfossette dans l'étranglement du protocône ; un cingulum postérieur bien marqué, en V, limite une postfossette. Le seul repli interne est un crochet puissant. Aux M1/ le fût est beaucoup plus large en avant (43 mm) qu'en arrière (38 mm), cette différence est moins sensible aux M2/.

Les dimensions comparées sont données Tableau 1 : les 2 premières molaires de Napak sont sensiblement plus petites que celles d'un *Dicerorhinus leakeyi* de Rusinga, pourtant de taille modeste ; elles sont presque aussi longues mais nettement moins larges que celles d'*Hispanotherium*.

La M1/ droite isolée n° 1 est vierge et son indice d'hypsodontie est 107,7 ; cet indice atteint 109,4 pour la M1/ gauche n° 3. Ce sont des valeurs élevées pour un rhinocéros du Miocène inférieur.

Les M1/-2/ de *Bugtitherium praecursor* se distinguent par leur ectolophe plutôt plat, la présence d'un anticrochet, l'existence d'un petit cingulum lingual à M1/ ; cette dernière a sensiblement la même longueur que les deux plus petits spécimens de Napak mais elle est beaucoup plus étroite ; M2/ est nettement plus petite qu'à Napak.

Tableau 1

Dimensions comparées des dents jugales supérieures de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.
 Compared dimensions of the upper cheek teeth of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

		<i>Ougandatherium napakense</i> nov. gen. nov. sp.											
		D	G	G	G	G	D	D	G	G	D	G	
		4	4	4	6	7	1	2	3	4	4		
D 1/	L	17,5					17,5						
	DT	15					15,5						
M 1/	L						32,5	37	32				
	DT						43	40*	44				
M 2/	L					42*		45					
	DT					45,5		42					
M 3/	L abs.				43			43,5					
	L anat.				36			37,5					
	DT				39,5			39					
P 2/	L	24	23,5										
	DT	25	25,5										
P 3/	L								27	28			
	DT								33	34			
P 4/	L									29,5	29,5		
	DT									37,5	38		
<i>D. douariensis</i>													
		n	moy.	min.	max.								
M 1/	L	2	60,25	59	61,5	n	moy.	min.	max.	n	moy.	min.	max.
	DT	3	61,33	59	64	2	61,50	55	68	2	38,25	37,5	39
M 2/	L	3	62,83	60	67,5	1	71,00			2	50,25	50	50,5
	DT	2	68,75	66,5	71	2	67,00	63	71	2	48,75	48	49,5
M 3/	L abs.	1	63,00			2	76,50	74	79	2	57	57	57
	L anat.	3	57,33	50	64	2				2	54,75	52,5	57
	DT	3	61,17	59	64	1	63,00			2	43,75	43,5	44
P 2/	L	3	33,83	32,5	35	2	33,00	32,5	33,5	2	46,5	46	47
	DT	3	41,50	41	42,5	2	42,75	41,5	44				
P 3/	L	3	43,67	42	45	2	41,75	41,5	42	2	26,5	26	27
	DT	2	55,00	53	57	2	60,25	59,5	61	2	41	39,5	42,5
P 4/	L	2	46,50	46	47	1	49			2	30,75	30,5	31
	DT	2	60,75	59	62,5	1	69			2	43	42,5	43,5
<i>Paradiceros mukirii</i>													
		F. Ternan											
D 1/	L	18,5				23							
	DT	15,75				20							
M 1/	L		40			58							
	DT		50			68,5							
M 2/	L		48										
	DT		56										
M 3/	L abs.		53			54							
	L anat.		43			47,5							
	DT		56,5			49,5							
P 2/	L	28											
	DT	32,5											
P 3/	L	33,5											
	DT	41,5											
P 4/	L	31,5				48							
	DT	45				63							
<i>Diceros australis</i>													
							n	moy.	min.	max.	é. type		
M 2/	L						4	57,50	54	59	2,38		
	DT						4	61,50	56,5	64	3,39		
M 3/	L abs.						4	65,50	64,5	66,5	0,82		
	L anat.						4	53,50	52	55	1,29		
	DT						4	61,25	60	62	0,96		
P 4/	L						3	37,83	32,5	43,5	5,51		
	DT						3	51,83	41	60,5	9,93		

4.2.5. M3/

Elles sont représentées Pl. 1, Figs. C, D et Pl. 2, Fig. D. Le fût est triangulaire. L'ectométalophe, qui débute par un parastyle tranchant, montre un net pli du paracône en arrière duquel le profil longitudinal reste plat. L'étranglement du protocône est fort. Un crochet est l'unique repli interne. On remarque des traces de cingulum lingual.

Les dimensions comparées sont données Tableau 1, elles confirment ce qu'indiquent les autres dents jugales ; on remarquera que les M3/ de Napak sont bien plus petites que celles d'*Hispanotherium*. L'indice d'hypsodontie de la M3/ droite comprise dans le segment de rangée n° 2 atteint 80,5 et il atteint 87,2 pour le spécimen gauche isolé n° 6.

4.2.6. D1/

Deux spécimens isolés, un droit bien usé et un gauche d'usure moyenne (Pl. 2, Fig. H), montrent que cette dent ne possède pas de véritable protolophe bien que le protocône soit quelque peu étiré transversalement. L'ectolophe est régulièrement convexe et ne porte qu'un seul pli très petit qui correspond au pli du paracône. Il n'y a pas de vrai repli interne. Le fût porte un net cingulum antérieur étendu sur toute la largeur de la dent.

Les dimensions comparées sont données Tableau 1 : elles sont voisines de celles de *Paradiceros mukirii*.

La D1/ de *Bugtitherium praecursor* paraît morphologiquement différente ; elle diffère aussi par ses dimensions, étant un peu plus courte et sensiblement plus étroite que celle de Napak.

4.2.7. Jugales inférieures

La seule dont nous disposons est une D/4 incomplète, en place dans un fragment de demi-mandibule gauche. Elle est peu usée et la différence de niveau entre les 2 vallées internes est forte.

La longueur atteint 36,5 mm pour une largeur estimée à 23,5 mm.

4.2.8. Omoplate

Deux ont été retrouvées incomplètes. L'articulation au contour réniforme est très convexe sur son bord latéral. La tubérosité se situe très au-dessus de l'articulation. Le spécimen gauche, plus grand que le droit, dispose d'une articulation longue de 72,5 mm et large de 52,5 mm ; le diamètre antéro-postérieur au niveau de la tubérosité est 103 mm, au niveau du col de 85 mm.

4.2.9. Humérus

Nous ne disposons que d'un fragment distal d'humérus droit en mauvais état qui n'autorise pas d'observation. Le diamètre transversal distal de l'os atteint 92 mm.

4.2.10. Radius

Nous disposons d'un spécimen complet dont les dimensions comparées sont données Tableau 2. La longueur est du même ordre que pour un *Dicerorhinus/Aceratherium* indéterminé de Rusinga ou que chez le plus petit spécimen d'un échantillon d'Acérathères miocènes européens, mais toutes les autres variables sont beaucoup plus petites. La Fig. 4 est un diagramme des rapports qui met en évidence des proportions très élancées : le radius

Tableau 2

Dimensions comparées du radius de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.
 Compared dimensions of the radius of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>O. napakense</i>		ACERATHERES								
	D	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.				
Longueur	310	6	341,17	316	348	12,46	3,65				
DT prox.	66	9	86,67	78,5	100	7,96	9,19				
DAP prox.	44	10	54,25	50,5	59,5	2,78	5,13				
DT dia.	36,5	6	48,33	44	52,5	3,66	7,56				
DAP dia.	30,5	6	37,92	33	42,5	3,65	9,63				
DT dist.	66	6	85,17	75	103,5	10,61	12,45				
DAP dist.	53,5	7	54,50	50	61	3,93	7,20				
	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>					<i>Chilotheridium pattersoni</i>					
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	n	moyenne	min.	max.	
Longueur	9	364,22	342	375	9,54	2,62	1	327,00	327	327	
DT prox.	9	100,61	95	107	3,79	3,77	2	94,50	94	95	
DAP prox.	9	65,00	55	72	5,32	8,18	1	53,00	53	53	
DT dia.	9	59,11	55	63	2,67	4,51	2	45,00	44	46	
DAP dia.	9	38,78	33	47	4,40	11,35	2	32,50	32	33	
DT dist.	8	104,00	95	109,5	4,49	4,32	2	93,00	91	95	
DAP dist.	9	65,78	60	71,5	3,83	5,83	2	56,75	54,5	59	
	<i>D. australis</i>				<i>B. snowi</i>	IDA					
	n	moyenne	min.	max.	Djebel Zelten	Rusinga					
Longueur	1	435,00			286,5	305					
DT prox.	2	113,50	113	114	86,5	95					
DAP prox.	2	69,50	68,5	70,5	51,5	57,5					
DT dia.	2	66,25	64,5	68	48,5	51,5					
DAP dia.	2	40,75	39,5	42	40	47,5					
DT dist.	2	111,00	107	115	86	92					
DAP dist.	2	78,25	73,5	83	53,5	69					

de Napak est de loin le plus gracile de celui de tous les rhinocéros africains ; seul le diamètre antéro-postérieur de la diaphyse et, dans une moindre mesure, le diamètre antéro-postérieur de l'épiphyse distale atteignent des valeurs relativement importantes.

Le radius de *Bugthierium praecursor* dont on ne connaît qu'une extrémité distale est beaucoup plus petit et ses proportions sont différentes.

4.2.11. *Carpiens*

Le scaphoïde est court et haut ; son bord antérieur est régulièrement concave ; en vue latérale la hauteur maximale de l'os se situe dans sa partie postérieure. Les dimensions maximales relevées sur les deux spécimens disponibles sont 55 mm pour le diamètre antéro-postérieur, 34,5 mm pour le diamètre transversal et 49 mm pour la hauteur ; elles sont proches de *Bugthierium praecursor*.

Deux semi-lunaires sur trois sont mesurables : la longueur atteint 52 mm, la largeur 36 mm, la hauteur anatomique 42,5 mm et la hauteur de la face antérieure 43,5 mm.

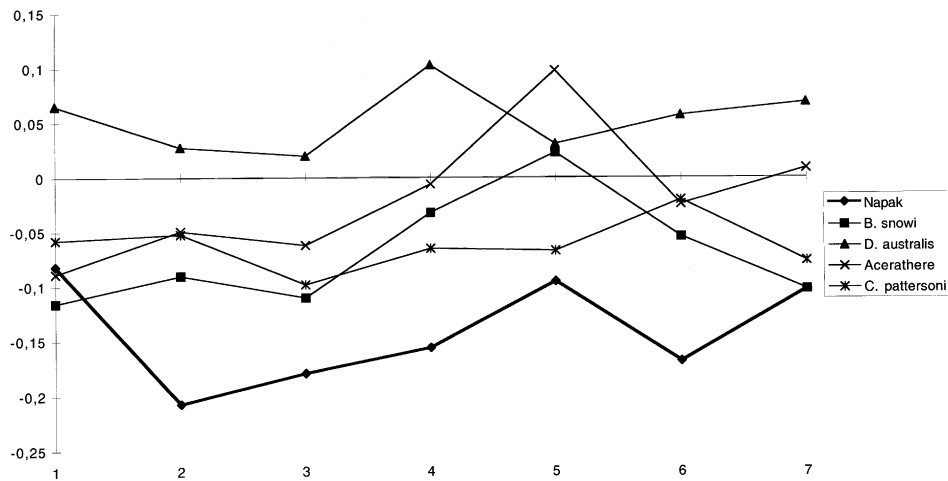


Fig. 4. Diagrammes des rapports du radius ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 2 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 4. Simpson diagram of the radius; variables are in the same order as in table 2; reference is *Diceros bicornis*.

Un seul pyramidal a été retrouvé, en trop mauvais état pour être mesuré.

Nous disposons de quatre pisiformes dont trois sont mesurables ; leurs dimensions maximales atteignent 55 mm pour le diamètre antéro-postérieur, 25 mm pour le diamètre transversal et 37,5 mm pour la hauteur.

Les dimensions maximales relevées pour les deux unciformes sont une longueur absolue de 64 mm, une longueur anatomique de 53 mm, un diamètre transversal de 48,5 mm et une hauteur de 40,5 mm. Elles sont assez voisines de celles de *Bugthierium praecursor*.

Le magnum se caractérise par sa face antérieure très asymétrique, dont l'extension latérale est bien marquée. Pour nos trois spécimens la longueur atteint 69 mm, la largeur 34 mm, la hauteur maximale 47,5 mm, la hauteur susarticulaire 45 mm et la hauteur de la face antérieure 25 mm. La hauteur maximale est voisine de celle relevée chez *Bugthierium praecursor*.

Les deux trapézoïdes ont pour dimensions maximales 31,5 mm de longueur, 20,5 mm de largeur et 29 mm de hauteur.

4.2.12. Métacarpien II

L'articulation proximo-latérale est en demi-lune épaisse. La section de la diaphyse est triangulaire avec un bord latéral rectiligne et un bord médial tranchant.

Les dimensions comparées sont données Tableau 3 : l'os est plus long que le plus fort spécimen d'un échantillon d'Acerathères miocènes européens, mais les autres dimensions sont globalement plus faibles que les valeurs minimales de cet échantillon.

4.2.13. Métacarpien III

En vue de face (Pl. 3, Figs. A, B) on observe une forte dépression sur la moitié latérale de l'os. Il existe des tubercules abaxiaux saillants au-dessus de l'épiphyse distale et le

Tableau 3

Dimensions comparées du Mc II de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the second metacarpal of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov.

	<i>O. napakense</i>		<i>Chilotheridium pattersoni</i>			
	D	G	n	moyenne	min.	max.
Longueur	149,5	153,5	2	129,50	129,5	129,5
DT prox.	31	32	2	43,00	42	44
DAP prox.	30	31	2	37,25	37	37,5
DT dia.	25	25,5	2	31,75	31	32,5
DAP dia.	15	13,5	2	16,50	16	17
DT max. dist.	32	29*	2	39,75	37	42,5
DT artic. dist.	28,5	29*	2	34,00	31	37
DAP dist.	30	31*	2	36,25	36	36,5
	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>				<i>D. australis</i>	
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	9	156,33	140,5	169	8,84	5,66
DT prox.	9	44,67	37	54	5,39	12,06
DAP prox.	6	46,50	40	51	4,23	9,10
DT dia.	9	40,78	33,5	44,5	4,37	10,73
DAP dia.	9	24,33	20	26	1,75	7,19
DT max. dist.	9	48,89	40	54	5,35	10,95
DT artic. dist.	9	43,17	34,5	48,5	4,64	10,76
DAP dist.	9	42,39	38,5	46	2,58	6,09
	ACERATHERES					
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	5	133,20	120,5	148	13,30	9,98
DT prox.	3	33,67	32	36	2,08	6,18
DAP prox.	3	33,17	29,5	40	5,92	17,86
DT dia.	4	32,38	28,5	36	3,09	9,55
DAP dia.	4	19,00	17	21,5	1,96	10,30
DT max. dist.	4	37,75	36	40	1,66	4,39
DT artic. dist.	4	34,38	32,5	36	1,49	4,34
DAP dist.	4	35,63	32	38,5	2,69	7,55

diamètre sus-articulaire distal est nettement plus fort que le diamètre articulaire. La section de la diaphyse est réniforme avec une face antérieure régulièrement bombée, une face postérieure déprimée en son centre et des faces latérales arrondies.

Les dimensions comparées sont données Tableau 4 : le métacarpien III est plus long que la moyenne d'un échantillon d'Acérathères européens, mais les autres dimensions sont plus faibles que les valeurs minimales de ce même échantillon.

Le diagramme des rapports (Fig. 5) induit les mêmes remarques que celui établi à propos du radius ; l'os est long mais très gracile, il est typique d'une adaptation à un mode de vie coureur. On remarquera que, pour la plupart, les proportions sont inverses de celles de *Brachypotherium snowi*.

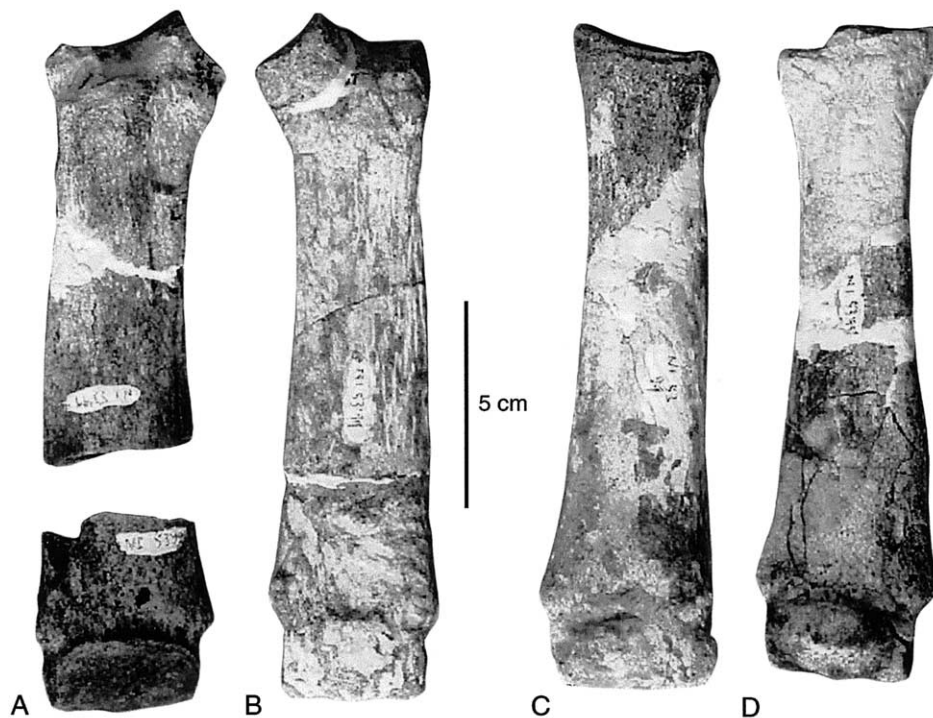


Planche 3. *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp. du Miocène inférieur de Napak (Ouganda). **A.** Métacarpien III gauche, vue de face ; **B.** Métacarpien III droit, vue de face ; **C.** Métatarsien III droit, vue de face ; **D.** Métatarsien III gauche, vue de face.

Plate 3. *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp. from the early Miocene of Napak (Uganda). **A.** Left metacarpal III, dorsal view; **B.** Right metacarpal III, dorsal view; **C.** Right metatarsal III, dorsal view; **D.** Right metatarsal III, dorsal view.

4.2.14. Métacarpien IV

L'articulation proximale est pentagonale avec une pointe au centre de son bord antérieur. L'articulation proximo-latérale ne porte pas de facette répondant à un éventuel Mc V. La section de la diaphyse est triangulaire.

Les dimensions comparées sont données Tableau 5 : l'os est plus petit que deux spécimens de *Dicerorhinus/Aceratherium* africains indifférenciés, sa longueur atteint la moyenne d'un échantillon d'Acérathères européens, mais les autres dimensions sont inférieures aux valeurs minimales de ce même échantillon.

4.2.15. Fémur

Nous disposons de deux extrémités distales dont une seule est mesurable. Précédée d'une vaste fossette, la trochlée distale est très dissymétrique : la lèvre interne est épaisse, plus proche de la verticale et beaucoup plus étendue en avant que la lèvre médiale, qui est tranchante.

Tableau 4

Dimensions comparées du Mc III de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the third metacarpal of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>O. napakense</i>				Aceratheres					
	D	G	G	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	
Longueur	170			10	163,75	139,5	181	13,38	8,17	
DT prox.	42	45	40	10	53,35	50	59,5	3,09	5,80	
DAP prox.		38	36	10	43,80	40	47,5	2,41	5,49	
DT dia.	32,5	36,5		11	45,55	42	49	2,25	4,95	
DAP dia.	16	17		10	20,20	17	24,5	2,16	10,71	
DT max. dist.	42	43		10	55,25	49,5	60,5	3,68	6,65	
DT artic. dist.	36	36,5		10	47,00	38,5	52	3,89	8,29	
DAP dist.	33	32,5		7	41,71	38	44,5	2,56	6,15	
	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>					<i>Chilotheridium pattersoni</i>				
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	n	moyenne	min.	max.
Longueur	9	187,17	181	198	5,67	3,03	3	157,67	150	169
DT prox.	6	65,50	62,5	74,5	4,46	6,81	3	54,33	50	61
DAP prox.	8	54,94	52	59	2,43	4,42	3	41,67	37	45
DT dia.	11	63,55	59	69	3,02	4,75	3	40,83	39	43
DAP dia.	9	24,56	22	26,5	1,33	5,43	3	19,17	17,5	21,5
DT max. dist.	9	71,22	66,5	76	2,71	3,80	3	54,83	51	61
DT artic. dist.	10	56,15	52	59	2,17	3,87	3	46,33	44,5	49,5
DAP dist.	10	48,05	45	53	2,62	5,45	3	38,17	37,5	39
	<i>D. australis</i>					<i>B. snowi</i>	<i>B. heinzlini</i>			
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	Jebel Zelten	Rusinga			
Longueur	3	210,33	200	219	9,61	159,5	149,5			
DT prox.	3	65,33	63,5	68	2,36	74,5	66			
DAP prox.	3	55,33	51,5	58	3,40	57	52			
DT dia.	3	59,17	57,5	61,5	2,08	60,5	53			
DAP dia.	3	26,50	26	27	0,50	22,5	24,5			
DT max. dist.	3	65,33	63,5	67,5	2,02	73,5	72,5			
DT artic. dist.	3	59,33	58	60	1,15	58	58,5			
DAP dist.	1	48,00				54,5	46,5			

Le diamètre transversal minimal de la diaphyse est 42,5 mm, pour un diamètre antéro-postérieur au même niveau de 49 mm. Le diamètre transversal distal atteint 106 mm et le diamètre antéro-postérieur distal 143 mm.

4.2.16. Rotules

Deux ont été retrouvées dont une seule en bon état. La hauteur de l'os atteint 83 mm pour un diamètre transversal de 73,5 mm et un diamètre antéropostérieur de 36 mm.

4.2.17. Tibia

Nous disposons de deux spécimens. L'épiphyse proximale possède une tubérosité antérieure fortement décalée vers l'extérieur et peu saillante vers l'avant ; un très large

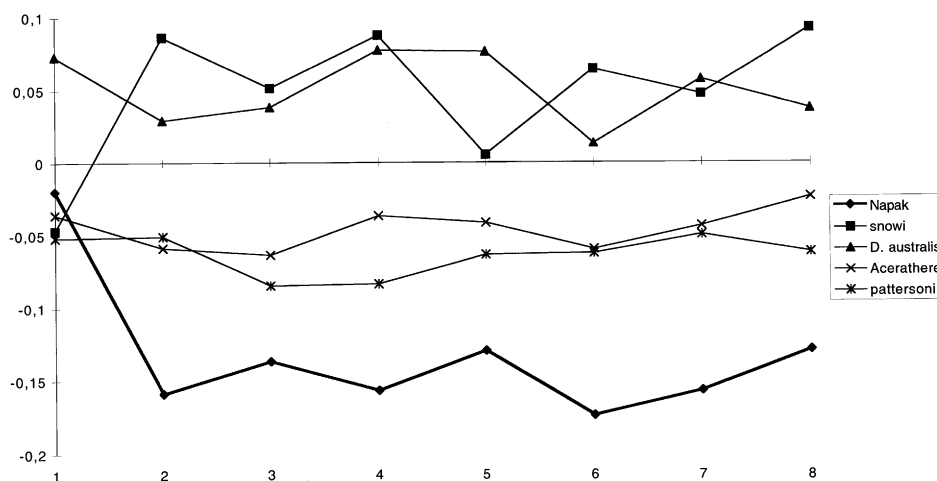


Fig. 5. Diagrammes des rapports du Mc III ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 4 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 5. Simpson diagram of the third metacarpal; variables are in the same order as in table 4; reference is *Diceros bicornis*.

sillon oblique la sépare des deux épines tibiales. L'épine externe est plus postérieure et beaucoup plus haute que l'interne.

Les dimensions comparées sont données Tableau 6 : la longueur est proche de la moyenne d'un échantillon d'Acérathères européens, avec les autres dimensions proches des valeurs minimales de ce même échantillon.

Le diagramme des rapports (Fig. 6) montre que le tibia, plutôt long, est très élancé. Le seul groupe de rhinocéros dont les proportions ne soient pas très différentes est celui des Acérathères, mais à Napak les diamètres antéro-postérieurs de l'épiphyse proximale et de la diaphyse sont particulièrement réduits.

4.2.18. Astragale

En vue de face, la poulie articulaire est très asymétrique ; le col est extrêmement court, réduit à une simple ligne. En vue inférieure le bord antérieur de l'articulation distale est très ensellé. Sur la face médiale la tubérosité distale est très forte, elle se situe au milieu du bord distal.

Les dimensions comparées sont données Tableau 7 : les variables sont inférieures aux valeurs minimales relevées sur un échantillon de *Dicerorhinus/Aceratherium* africains indéterminés et assez proches des minima d'un échantillon d'Acérathères européens. Toutefois les proportions sont différentes : la Figure 7 est un diagramme des rapports montrant que, pour une taille bien plus petite, les proportions de l'astragale de Napak sont étonnamment proches de celles de *Diceros bicornis*, à l'exception de la variable 6 (diamètre transversal de la trochlée) dont la valeur remarquablement basse se corrèle parfaitement avec la faible largeur de l'épiphyse distale du tibia.

L'astragale de *Bugthierium praecursor* est plus petit.

Tableau 5

Dimensions comparées du Mc IV de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the fourth metacarpal of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>O. napakense</i>			<i>Chilotheridium pattersoni</i>			
	D	G	n	moyenne	min.	max.	éc. type
Longueur	143,5	143	3	125,17	121,5	129,5	4,04
DT prox.	33,5	32,5	2	35,50	34	37	2,12
DAP prox.	32	32	2	38,00	32	44	8,49
DT dia.	25	23,5	3	26,17	23	30,5	3,88
DAP dia.	16	16	3	18,00	17,5	18,5	0,50
DT max. dist.	32	32	3	42,17	37	47,5	5,25
DT artic. dist.	28	29	3	35,50	33,5	37	1,80
DAP dist.	30,5	31	3	34,33	33	37	2,31

	n	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>				IDA				
		moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	n	moyenne	min.	max.
Longueur	8	144,81	134	156	9,06	6,26	2	158,75	152,5	165
DT prox.	8	47,81	43	53	3,53	7,39	1	52,00		
DAP prox.	8	42,13	37	47,5	3,41	8,09	1	46,00		
DT dia.	8	37,69	31,5	41	3,16	8,39	2	34,00	34	34
DAP dia.	8	24,75	20	29	2,73	11,01	2	21,25	20,5	22
DT max. dist.	8	46,69	39	52,5	4,17	8,92	2	46,25	42	50,5
DT artic. dist.	8	43,06	37,5	47	3,59	8,34	2	43,00	40	46
DAP dist.	8	41,00	37,5	46	2,71	6,62	2	38,75	37	40,5

	n	ACERATHERES				GRILLENATAL		<i>D. australis</i>
		moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	GT 31'01	AD 404'97
Longueur	5	144,50	141,5	147,5	2,47	1,71	127	env. 188
DT prox.	7	42,86	38,5	48	3,58	8,35		55
DAP prox.	7	39,21	32	42	3,31	8,45	41*	51,5
DT dia.	5	30,10	27,5	32,5	2,38	7,91	29,5	37,5
DAP dia.	5	22,40	19	25	2,33	10,40	21	27
DT max. dist.	5	39,00	37,5	40	0,94	2,40	42	51
DT artic. dist.	5	38,90	36	43	2,90	7,46	38,5	45
DAP dist.	5	37,60	34	40	2,38	6,34	37*	53

4.2.19. Calcanéum

La face externe est plus ou moins déprimée en arrière du bec ; sur tous nos spécimens la pointe antérieure de la tubérosité dépasse le bec vers l'avant ; le bord postérieur est plus ou moins rectiligne et oblique vers l'avant et le bas. En vue supérieure, on note que la pointe de la tubérosité est plus ou moins accentuée selon les individus. Enfin, en vue postérieure, le sustentaculum tali est perpendiculaire à l'axe de l'os ; le bord médial du sustentaculum est à pan coupé vertical.

Les dimensions comparées sont données Tableau 8 ; l'os est un peu plus gros que celui d'un *Paradiceros mukirii* de Kisegi en Ouganda, plus petit et beaucoup plus court qu'un spécimen de *Dicerorhinus/Aceratherium* africain indéterminé et sauf pour la largeur maximale bien plus faible à Napak, un peu en dessous de la moyenne d'un échantillon d'Acérathères miocènes européens.

Tableau 6

Dimensions comparées du tibia de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the tibia of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>O. napakense</i>		<i>D. australis</i>		<i>Ch. pattersoni</i>		
	D	D	PQ AD	min.	max.		
Longueur	340*	356	440	319	355		
DT prox.	100*	108		117,00			
DAP prox.	87	92,5		108,00			
DT dia.	47	49		47,00			
DAP dia.	39	41	57	47			
DT dist.	70*	77,5	100	88			
DAP dist.	55*	59	80	66			
<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>							
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	<i>D. cf. douariensis</i> Baccinello V3
Longueur	5	390,40	368	420	19,97	5,12	
DT prox.	4	132,00	122	146	10,10	7,65	
DAP prox.	6	73,42	65,5	81	5,77	7,87	
DT dia.	7	58,36	49	73	8,80	15,07	
DAP dia.	7	58,36	49	73	8,80	15,07	58
DT dist.	6	107,92	99	115	7,09	6,57	101
DAP dist.	7	79,00	71	99	10,72	13,57	80
ACERATHERES							
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	
Longueur	9	361,22	328	383	20,66	5,72	
DT prox.	8	113,13	101	121	6,73	5,95	
DAP prox.	7	101,64	85	113	9,94	9,78	
DT dia.	9	49,06	43,5	58	5,24	10,68	
DAP dia.	9	47,39	38	53	5,82	12,28	
DT dist.	9	86,17	72,5	91,5	6,26	7,26	
DAP dist.	11	62,55	53	68	5,01	8,01	

4.2.20. Autres tarsiens

Le cuboïde se caractérise par sa face antérieure pentagonale, nettement plus haute que large ; son bord supérieur est rectiligne et très oblique, son bord latéral est beaucoup plus haut que son bord médial ; son bord distal est en V bien ouvert. Les dimensions atteignent 52 mm pour la longueur, 29 mm pour la largeur, 35 mm pour la hauteur totale et 47,5 mm pour la hauteur de la face antérieure.

L'unique naviculaire mesure 49 mm de long, 37 mm de large et 22,5 mm de haut. Deux grands cunéiformes ont l'allure classique rencontrée chez les Rhinocerotidae. Le plus fort atteint 41,5 mm de long, 35 mm de large et 23 mm de haut.

Trois petits cunéiformes ont pour dimensions maximales une longueur de 26,5 mm, une largeur de 15,5 mm et une hauteur de 15 mm.

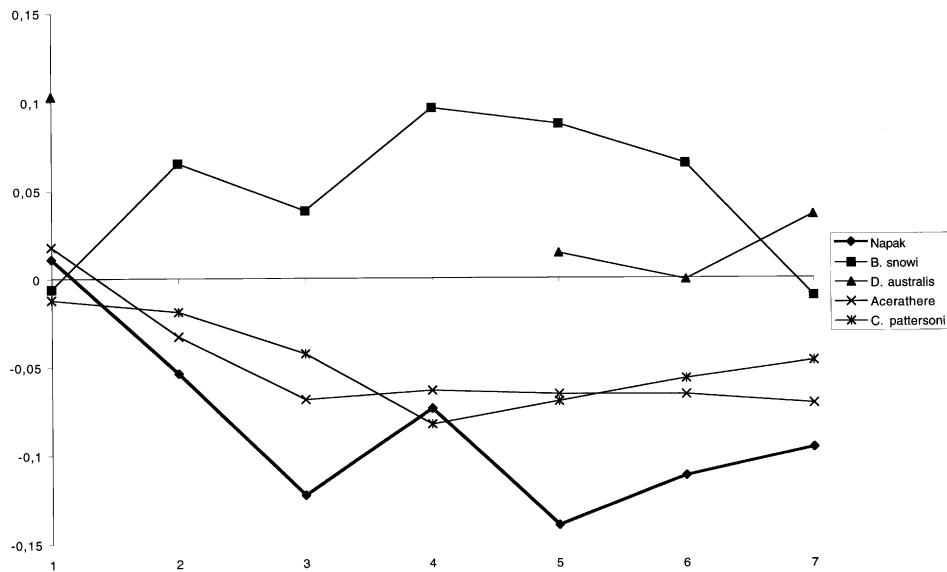


Fig. 6. Diagrammes des rapports du tibia ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 6 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 6. Simpson diagram of the tibia; variables are in the same order as in table 6; reference is *Diceros bicornis*.

4.2.21. Métatarsien II

L'anatomie du deuxième métatarsien n'appelle pas de commentaire particulier ; l'articulation proximale est, comme souvent, en ellipse longitudinale. L'élongation de l'os est remarquable.

Les dimensions comparées sont données Tableau 9 ; le métatarsien II du rhinocéros de Napak est assez proche d'un spécimen de *Dicerorhinus/Aceratherium* africain indéterminé provenant de Kiboko (= Maboko, Kenya) ; il dépasse en longueur la moyenne d'un échantillon d'Acérathères européens mais est proche pour les autres dimensions des valeurs minimales relevées pour ce même échantillon.

4.2.22. Métatarsien III

En vue de face (Pl. 3, Figs. C, D) le bord supérieur de l'épiphyse proximale est très oblique ; le bord latéral de l'épiphyse est arrondi ou anguleux, selon les individus. La diaphyse est élargie distalement.

Les dimensions comparées sont données Tableau 10. La longueur est voisine du maximum relevé sur un échantillon d'Acérathères européens mais est proche pour les autres dimensions des valeurs minimales observées sur ce même échantillon.

Le diagramme des rapports de la Figure 8 montre des proportions particulièrement graciles ; on remarque toutefois la valeur relativement importante, par rapport aux autres lignées de rhinocéros africains, du diamètre antéro-postérieur de la diaphyse.

Tableau 7

Dimensions comparées de l'astragale de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.
 Compared dimensions of the astragalus of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>O. napakense</i>				<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>						
	D	G	G	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.		
DT	71	66*		7	98,57	94	104	3,64	3,70		
Hauteur	65	62*		6	87,17	84	92	3,54	4,07		
DAP médial	47	46	48	6	63,00	61	65	1,90	3,01		
DT artic. dist.	58,5	55,5		7	81,07	76,5	86	3,10	3,83		
DAP artic. dist.	37	35,5		7	50,86	45	53,5	3,33	6,54		
DT trochlée	44,5	42,5		6	69,83	61	77,5	5,77	8,26		
DT distal	63	61		5	84,90	82	90,5	3,47	4,09		
	<i>D. australis</i>				<i>Chilotheridium pattersoni</i>						
	n	Moyenne	min.	max.	n	moyenne	min.	max.	éc. type		
DT	2	100,50	100	101	3	88,50	85,5	92	3,28		
Hauteur	2	95,50	95	96	3	70,17	68,5	71	1,44		
DAP médial	2	64,00	63,5	64,5	3	53,67	52	55,5	1,76		
DT artic. dist.	2	76,50	75	78	3	71,00	64	79	7,55		
DAP artic. dist.	2	54,25	53,5	55	2	40,50	38	43	3,54		
DT trochlée	2	74,50	72	77	3	55,33	52	58	3,06		
DT distal	2	82,75	80,5	85	3	75,33	73	79	3,21		
	ACERATHERES						<i>Brachypotherium snowi</i>				
	n	Moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	n	moyenne	min.	max.	
DT	29	79,60	72	88,5	4,35	5,46	2	108,75	105	112,5	
Hauteur	30	70,07	62	81	4,58	6,54	1	82,00			
DAP médial	26	52,44	45	59	3,59	6,85	2	59,00	58	60	
DT artic. dist.	29	64,59	56,5	73	3,88	6,01	2	82,25	80	84,5	
DAP artic. dist.	25	39,68	35	47	2,69	6,77					
DT trochlée	31	52,39	46	65	5,23	9,98	1	51,00			
DT distal	28	70,95	65	76,5	3,12	4,40	2	92,75	90,5	95	
	IDA										
	n	Moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.					
DT	8	80,63	75,5	84	3,41	4,23					
Hauteur	7	72,79	69	78,5	3,71	5,09					
DAP médial	7	52,14	47,5	56	3,16	6,06					
DT artic. dist.	8	68,00	65	74	3,02	4,45					
DAP artic. dist.	6	38,83	33,5	43,5	3,80	9,79					
DT trochlée	7	48,79	45	50	1,89	3,87					
DT distal	8	73,81	70,5	78,5	3,09	4,19					

4.2.23. Métatarsien IV

L'articulation proximale est pentagonale avec une pointe médiane en avant ; elle est suivie d'une gouttière transversale. L'articulation proximo-médiale compte deux facettes triangulaires, l'antérieure se terminant distalement par une pointe qui se situe sensiblement au niveau du bord proximal de la facette postérieure. La diaphyse à section piriforme a un

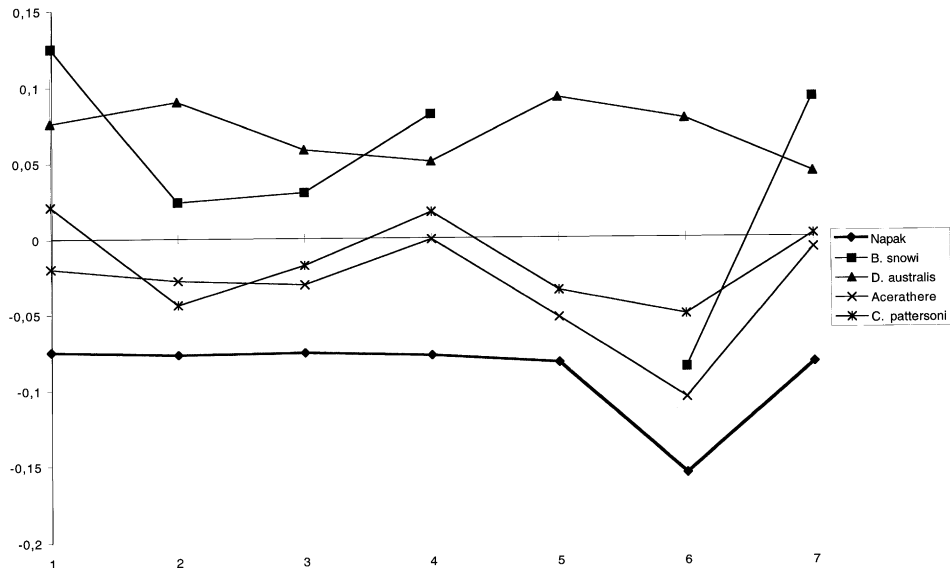


Fig. 7. Diagrammes des rapports de l'astragale ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 7 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 7. Simpson diagram of the astragalus; variables are in the same order as in table 7; reference is *Diceros bicornis*.

bord latéral tranchant. Sur la face postérieure de la diaphyse se trouvent une gouttière proche du bord médial et deux carènes verticales plus proches du bord latéral.

Les dimensions comparées sont données Tableau 11 ; la longueur dépasse les valeurs maximales relevées sur un échantillon d'Acérathères européens mais les autres variables sont proches des valeurs minimales de ce même échantillon.

4.2.24. Segments de membres

La Figure 9 montre le très fort allongement relatif des métapodes, particulièrement des abaxiaux ; le tibia est relativement beaucoup plus allongé que le radius. On remarquera une similitude étonnante du profil du rhinocéros de Napak avec celui de *Diceros australis* pourtant beaucoup plus grand mais d'âge géologique proche. Dans deux lignées pourtant très différentes et malgré des gabarits pas du tout comparables, le type cursorial est le même.

4.3. Affinités

Les caractères odontologiques et ostéologiques ne permettent de rattacher le rhinocéros de Napak qu'à une seule des lignées africaines connues, celle de *Kenyatherium*, dont le matériel-type comprend une prémolaire supérieure elle aussi hypsodonte, à émail plissé, et dotée d'une paroi linguale joignant le protocône à l'hypocône en fermant la vallée interne. Mais le rhinocéros de Napak, par ailleurs bien plus petit, est beaucoup plus ancien.

Tableau 8

Dimensions comparées du calcanéum de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.
 Compared dimensions of the calcaneum of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>Ougandatherium napakense</i>						<i>Paradiceros</i>					
	G	G	D	D			Kisegi					
Hauteur	105,5	103	104,5	101			92,5					130,5
DT tête	40,5	37,5	37,5	35			36					52,5
DAP tête	59,5	60,5	60,5	57			50					54
DT milieu	29,5	25,5	26	25			33					43
DT sustentaculum	56	50,5		55			50					81
DT max.	61	58					55,5					85,5
DAP max.	53	52	52	54			50					63

	<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>						<i>Chilotheridium pattersoni</i>					
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	n	moyenne	min.	max.	éc. type	
Hauteur	7	143,36	132	151,5	6,30	4,39	3	120,83	113	132	9,93	
DT tête	6	58,42	54	63	3,64	6,23	3	44,33	42	48,5	3,62	
DAP tête	7	75,07	65	82	5,76	7,68	3	67,67	60	74	7,09	
DT milieu	2	46,50	45	48	2,12							
DT sustentaculum	7	82,07	74	87,5	4,64	5,65	2	70,00	70	70	0,00	
DT max.												
DAP max.	5	77,90	72	83	5,03	6,46	3	59,17	57	62	2,57	

	ACERATHERES						<i>D. australis</i>					
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.	n	moyenne	min.	max.	éc. type	
Hauteur	20	108,83	98,5	123,5	6,66	6,12	4	156,75	153	162,5	4,63	
DT tête	20	42,98	35	49	3,93	9,13	4	58,25	55	64	4,03	
DAP tête	19	61,03	49,5	79	6,55	10,73	3	73,50	67	77	5,63	
DT milieu	6	33,75	26	41	6,03	17,87	2	40,75	40	41,5		
DT sustentaculum	15	70,33	61	78,5	4,14	5,88	3	77,83	77	79	1,04	
DT max.							3	80,67	80	81	0,58	
DAP max.	20	59,58	51	70	5,09	8,55	3	79,83	75,5	84	4,25	

Remarquons la prémonition dont fait preuve Antoine (2000 : p. 312-314) qui estime à une vingtaine de millions d'années l'arrivée en Afrique de la lignée qui mène à *Kenyatherium*.

Depuis quelques années une série de nouveaux Rhinocerotidae miocènes de taille moyenne présentant les mêmes caractères généraux que le rhinocéros de Napak ont été découverts en Europe, en Turquie et en Extrême-Orient. Tous ont en commun une taille petite à moyenne, des jugales hypsodontes à émail plissé possédant beaucoup de ciment, des prémolaires supérieures dotées d'une muraille linguale, des membres élancés dont le troisième segment est très long ; certains n'ont pas de corne. Ces caractères et quelques autres ont permis de les rapprocher de diverses espèces déjà connues et de les classer selon les auteurs comme Iranotheriinae ou comme Elasmotheriinae, divers chercheurs considérant aujourd'hui que ces deux taxons sont synonymes (Heissig, 1972, 1973, 1974, 1976 ; Antoine, 2000) alors que d'autres (Guérin, 1989 ; Cerdeño, 1995) les considèrent comme deux entités différentes mais présentant diverses convergences.

Tableau 9

Dimensions comparées du Mt II de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the second metatarsal of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>O. napakense</i>		<i>Ch. pattersoni</i>			
	D	G	Loperot	Loperot		
Longueur	145,5	148*	129	115		
DT prox.	23		env. 36	30		
DAP prox.	35,5			37,5		
DT dia.	18,5	18		23		
DAP dia.	17	17,5		21		
DT max. dist.	28	27,5	42	35		
DT artic. dist.	25,5	24*	38,5	32,5		
DAP dist.	32	30,5	43	36,5		
<i>D. australis</i>						
	n	moyenne	min.	max.	IDA	Kiboko
Longueur	2	181,75	181	182,5		153
DT prox.	4	31,00	30	32		27
DAP prox.	4	51,50	47	57		34,5
DT dia.	3	30,83	30	31,5		19,5
DAP dia.	3	28,17	25,5	30		18,5
DT max. dist.	2	39,75	39	40,5		29
DT artic. dist.	2	38,00	37,5	38,5		28
DAP dist.	2	43,00	40	46		30
<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>						
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	5	153,70	147,5	157,5	4,04	2,63
DT prox.	5	33,60	30,5	37	3,03	9,01
DAP prox.	5	45,70	42,5	49	2,73	5,97
DT dia.	5	34,80	32	37,5	2,08	5,98
DAP dia.	5	25,20	23,5	27	1,48	5,89
DT max. dist.	4	43,50	40	45	2,38	5,47
DT artic. dist.	5	39,30	36,5	41	1,75	4,46
DAP dist.	5	43,50	39	47	2,96	6,80
ACERATHERES						
	N	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	8	137,06	117,5	165,5	14,37	10,49
DT prox.	9	28,00	25,5	31	1,70	6,06
DAP prox.	9	39,17	35	41,5	2,26	5,78
DT dia.	7	26,57	23,5	32	2,99	11,26
DAP dia.	7	21,93	19	25	2,13	9,71
DT max. dist.	7	36,07	31	40	3,18	8,82
DT artic. dist.	8	32,88	26	40	4,60	14,00
DAP dist.	7	36,50	33	40,5	2,80	7,67

Tableau 10

Dimensions comparées du Mt III de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the third metatarsal of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

	<i>Ougandatherium napakense</i>			<i>C. pattersoni</i>		
	G	D	D	Loperot		
Longueur	163		165,5	128		
DT prox.	40,5	44,5	39	43,5		
DAP prox.		41	37,5	40		
DT dia.	32		30,5	36		
DAP dia.	18		19	18,5		
DT max. dist.	45		44	48		
DT artic. dist.	35,5		36	43		
DAP dist.	32		32,5	35		
<i>D. australis</i>						
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	
Longueur	3	191,50	180	197,5	9,96	
DT prox.	3	57,50	54	61	3,50	
DAP prox.	2	50,50	49	52		
DT dia.	4	49,50	44	52,5	3,81	
DAP dia.	3	25,67	25,5	26	0,29	
DT max. dist.	4	58,75	55,5	61,5	2,75	
DT artic. dist.	4	53,38	51	57	2,56	
DAP dist.	4	44,38	42	47,5	2,81	
<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>						
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	9	174,56	165	194,5	8,56	4,90
DT prox.	8	60,06	57	64,5	2,32	3,86
DAP prox.	8	50,88	45	57,5	4,96	9,74
DT dia.	9	53,22	51,5	55	1,23	2,31
DAP dia.	9	25,33	22,5	28,5	1,97	7,77
DT max. dist.	7	66,93	60,5	71,5	3,76	5,61
DT artic. dist.	8	54,50	49,5	60,5	3,64	6,69
DAP dist.	8	46,50	41,5	49	2,41	5,17
ACERATHERES						
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	11	150,36	130	166	11,44	7,61
DT prox.	10	46,25	40	53,5	4,63	10,00
DAP prox.	10	41,90	38	46	2,76	6,58
DT dia.	11	41,32	37,5	46,5	2,70	6,55
DAP dia.	10	19,90	16,5	24,5	2,76	13,85
DT max. dist.	11	52,45	47	60,5	4,12	7,85
DT artic. dist.	11	45,45	40,5	51,5	3,23	7,10
DAP dist.	11	37,82	32	42,5	3,47	9,17

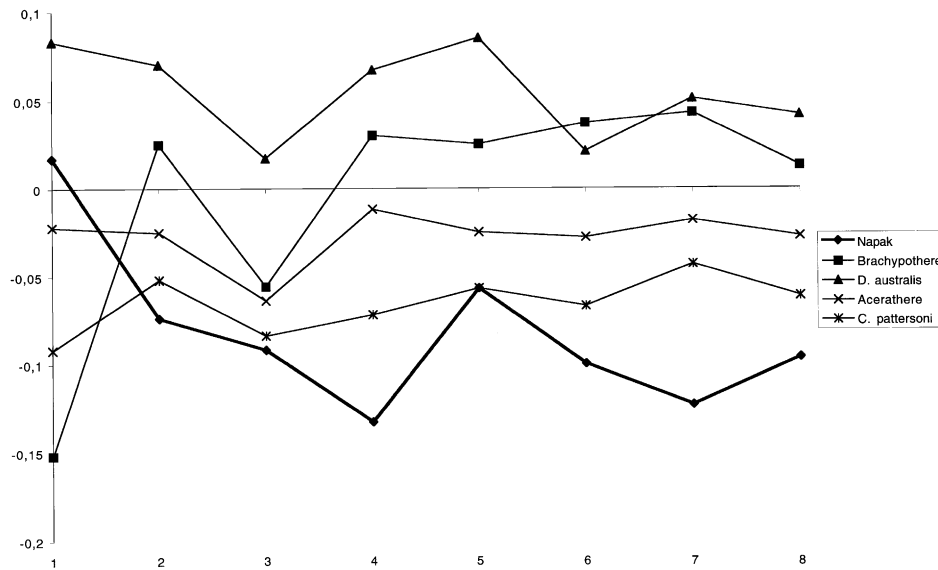


Fig. 8. Diagrammes des rapports du Mt III ; les variables sont, dans l'ordre, celles indiquées dans le Tableau 10 ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 8. Simpson diagram of the third metatarsal; variables are in the same order as in table 10; reference is *Diceros bicornis*.

En nous limitant au Miocène inférieur et moyen, 5 genres et 12 espèces de ces Iranotheriinae, souvent représentés par un très petit nombre de fossiles, ont été répertoriées jusqu'à présent. Tous ces taxons ont été minutieusement révisés et redéfinis par Antoine (2000). Ce sont :

- *Procoelodonta* Matthew, 1931, avec *P. (Procoelodonta) mongoliense* (Osborn, 1924), le générotipe, du Miocène moyen de Chine ; *P. (Begertherium) borissaki* (Beliaeva, 1971) du Miocène moyen de Mongolie ; *P.* (sous-genre nouveau non dénommé par Antoine) *tekkayai* (Heissig, 1974) du Miocène moyen (limite MN5-MN6) de Turquie. La diagnose originelle du genre est fondée sur les nasaux fortement arqués disposant d'expansions latérales, la P4/ « submolariforme » dotée d'un protocône avec constriction, d'un métalophe et d'un crochet, les molaires subhypsodontes dont le protocône est étranglé, d'un anticrochet et d'un crochet ; le sous-genre nominal se caractérise notamment par ses nasaux très longs dotés d'une apophyse latérale et un cingulum labial toujours présent sur les molaires supérieures ; *P. (Begertherium)* se définit par des P3/ et P4/ au métalophe dirigé vers l'avant et l'intérieur et présentant parfois une médifossette et la présence constante d'une crista à la P3/ ; *P.* (sous-genre non dénommé) a ses trois prémolaires supérieures munies d'un cingulum lingual continu et des P3/ et 4/ à métalophe transversal.
- *Hispanotherium* Crusafont et Villalta, avec *H. (Hispanotherium) matritense* (Lartet, 1864) du Miocène moyen (MN 4 et 5) de la Péninsule ibérique et de France ; *H. (H.)* nov. sp. du Miocène moyen (MN 4) de Corcoles en Espagne (Antoine, 2000) ; *H. (Aegyrcitherium) beonense* (Antoine, 1997) du Miocène moyen (MN 4) du Sud-Ouest de la France ; *H.* (sous-genre nouveau non dénommé par Antoine) *grimmi*

Tableau 11

Dimensions comparées du Mt IV de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.Compared dimensions of the fourth metatarsal of *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

<i>O. napakense</i>						
	D	G				
Longueur	148	147,5				
DT prox.	33,5	34,5				
DAP prox.	35	34				
DT dia.	21,5	21				
DAP dia.	20,5	20,5				
DT max. dist.	25,5	25				
DT artic. dist.	25,5	25				
DAP dist.	30,5	30,5				
<i>D. australis</i>						
	Arrisdraft	Ch. pattersoni				
	PQ AD 253	Loperot	Loperot			
Longueur	env. 182	111	113			
DT prox.	44	41	40,5			
DAP prox.	42	40	env. 38,5			
DT dia.	35,5	22,5	22,5			
DAP dia.	22,5	20,5	20			
DT max. dist.	42	33	30,5			
DT artic. dist.	41	34,5	32			
DAP dist.	env. 36	35,5	34,5			
<i>D. gr. pachygnathus/neumayri</i>						
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	8	148,31	138,5	166,5	9,05	6,10
DT prox.	8	48,63	43	53	3,15	6,47
DAP prox.	8	46,88	42,5	51	2,90	6,19
DT dia.	8	32,13	30	35	1,64	5,11
DAP dia.	8	29,00	24,5	32	2,79	9,62
DT max. dist.	8	41,13	37	45	2,62	6,36
DT artic. dist.	8	39,75	35,5	43	2,78	6,99
DAP dist.	8	42,75	40	45	1,93	4,51
ACERATHERES						
	n	moyenne	min.	max.	éc. type	coeff. var.
Longueur	10	131,40	117,5	144	9,02	6,87
DT prox.	11	40,95	37	44,5	2,08	5,08
DAP prox.	11	38,09	32,5	42,5	3,59	9,43
DT dia.	10	26,85	23	30	2,08	7,76
DAP dia.	10	24,85	21	28	2,21	8,90
DT max. dist.	9	31,56	29	34,5	1,98	6,26
DT artic. dist.	8	30,25	27,5	35,5	2,87	9,47
DAP dist.	10	35,15	31	37,5	2,48	7,07

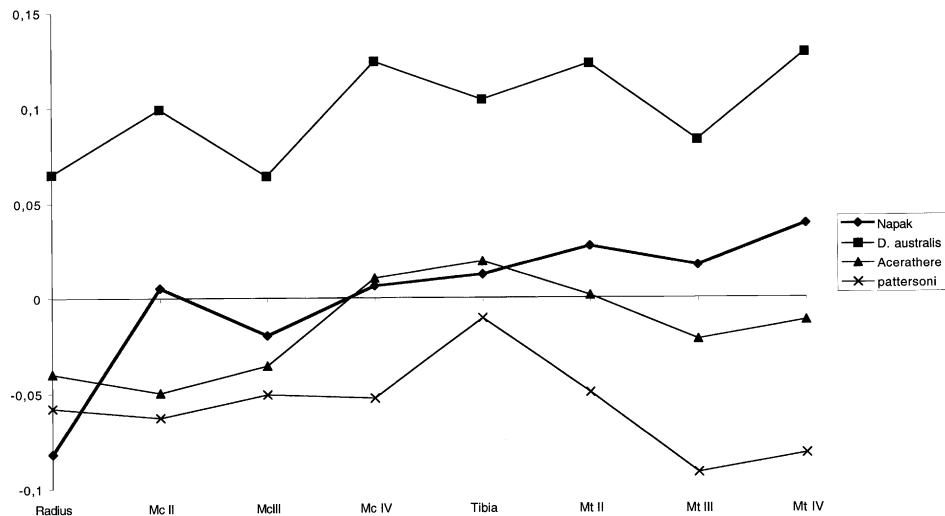


Fig. 9. Diagrammes des rapports des longueurs des segments de membres ; les variables sont : 1 = radius ; 2 = Mc II ; 3 = Mc III ; 4 = Mc IV ; 5 = tibia ; 6 = Mt II ; 7 = Mt III ; 8 = Mt IV ; le référentiel est *Diceros bicornis*.

Fig. 9. Simpson diagram of the limb segments; variables 1 = radius; 2 = Mc II; 3 = Mc III; 4 = Mc IV; 5 = tibia; 6 = Mt II; 7 = Mt III; 8 = Mt IV; reference is *Diceros bicornis*.

(Heissig, 1974) du Miocène moyen (MN 6 à 8) de Turquie. Il existe une corne nasale proche de la suture nasofrontale. Le sous-genre nominal possède entre autres des prémolaires supérieures à crochet le plus souvent digité et un Mt III sans élargissement distal de la diaphyse ; *H. (Aergycitherium)* se caractérise notamment par un protolophe absent sur P2/ et discontinu sur P3/ et P4/, des M1/ et 2/ dont le profil postérieur de l'ectolophe est concave et un astragale dont le rapport diamètre transversal sur hauteur est supérieur à 1,2 ; *H. (sous-genre non dénommé)* n'a pas de I/2, des P3/ et 4/ parfois munies d'une médifossette, une crista toujours présente sur P3/. Notons que Antunes et Ginsburg (1983) mettent *Begertherium* Beliaeva et *Beliajevina* Heissig en synonymie avec *Hispanotherium*.

- *Caementodon* Heissig avec *C. (Caementodon) oettingenae* Heissig, 1972 du Miocène moyen et supérieur (MN 5 à MN 9) du Pakistan ; *C. (Beliajevina) caucasicum* (Borissiak, 1935) du Miocène moyen (MN 5-6) du Caucase ; *C. (B.) fangxianense* (Yan Defa, 1979) du Miocène moyen (MN 5) de Chine. La diagnose originelle du genre prend en compte la présence d'une corne nasale, l'aplatissement de l'ectolophe des jugales supérieures dont les replis internes sont faibles et les fossettes remplies de ciment, les prémolaires supérieures petites et non élargies, les molaires allongées ; le sous-genre nominal se caractérise notamment par une M2/ dépourvue de mésostyle mais toujours dotée d'un sillon lingual sur le protocône ; *C. (Beliajevina)* a des jugales supérieures dépourvues de cingulum lingual, des prémolaires supérieures sans mésostyle mais dotées de forts plis sur la muraille externe et des M1/ et 2/ à protocône faiblement étranglé. Antunes et Ginsburg (1983) mettent *Caementodon* en synonymie avec *Hispanotherium*.

- *Huqingtherium* Huang Wanpo et Yan Defa, 1983, avec *H. lintungense* (Zhai Renjie, 1978) du Miocène moyen (MN 7) de Chine. Le genre se caractérise par des prémolaires supérieures à crochet parfois digité, des P2/ à protocône moins puissant que l'hypocône, des P3/ et 4/ à métalophe transversal, des P4/ dont métacône et hypocône sont séparés, des M1/ et 2/ à pli du paracône puissant.
- *Bugtirhinus* Antoine et Welcomme, 2000, avec *B. praecursor* Antoine et Welcomme, 2000 du Miocène inférieur (MN 3) du Pakistan. Le genre se caractérise par ses prémolaires supérieures à cingulum labial toujours présent, crochet toujours simple et cingulum lingual toujours absent ; P3/ et 4/ sont en général dépourvues de constriction du protocône.

Seul le dernier de ces taxons date du Miocène inférieur ancien.

Le rhinocéros de Napak I présente de nombreux caractères anatomiques communs avec les taxons ci-dessus décrits, mais ne correspond précisément à aucun de ceux-ci bien qu'appartenant de toute évidence au même ensemble taxonomique. Nous avons donc affaire à un nouveau genre et à une nouvelle espèce, que nous nommons *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp.

4.4. Définition de *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp

Genre : *Ougandatherium* nov.

Diagnose générique : Identique à celle de l'espèce, par monotypie.

Espèce : *Ougandatherium napakense* nov.

Diagnose spécifique : Petit Iranotheriinae aux nasaux courts et dépourvus de corne. Jugales supérieures hypsodontes à médifossette remplie de ciment et dont le seul repli interne est un crochet ; le fût est nettement plus large au protolophe qu'au métalophe. Prémolaires supérieures petites, munies d'une muraille interne joignant lingualemment le protocône à l'hypocône ; ectolophe à plis bien marqués ; cingulum lingual oblique ; protocône étranglé. Molaires supérieures à muraille externe très ondulée ; protocône fortement étranglé ; il n'existe aucun cingulum labial ni lingual, mais un net cingulum antérieur isole une préfossette dans l'étranglement du protocône. Membres de type cursorial, aux segments II et III allongés. Métapodes longs et graciles, les médians présentent un net élargissement distal de la diaphyse, les abaxiaux sont relativement longs par rapport aux axiaux.

Locus typicus et stratum typicum : Napak I, District de Karamoja, Ouganda (latitude 02° 06' 11,5" N° : longitude 34° 11' 35, 9" E). Remplissage lenticulaire de chenal parmi des cinérites stratifiées, carbonatées et néphéliniques ; âge : 20 à 19 Ma.

Derivatio nominis : D'après les noms du pays et du gisement.

Holotype : Les deux métacarpiens III et les deux métatarsiens III complets (Pl. 3). Paratypes : Le bloc n° 4 contenant P3/ gauche (Pl. 2, Fig. A), P3/ droite (Pl. 2, Fig. G) et P4/ droite (Pl. 2, Fig. F) ; l'élément de rangée dentaire supérieure droite n° 2 avec M1/–M3/ (Pl. 1, Figs. C, D).

Spécimens rapportés : Le reste du matériel énuméré dans le paragraphe 4.1 du présent article.

Tout le matériel est conservé au l'Uganda Muséum de Kampala.

5. Implications phylogénétiques, paléogéographiques, biostratigraphiques et paléoenvironnementales

Le plus ancien Iranotheriinae connu jusqu'à présent est *Bugtirhinus praecursor* Antoine et Welcomme, 2000, du Miocène inférieur (MN 3) du Pakistan ; pour les descripteurs, le gisement-type, Dera Bugti 4, daterait de 19,6 Ma (zone MN 3 inférieure) et aurait donc sensiblement le même âge que Napak I. Aucun des autres genres et espèces connus jusqu'alors en Eurasie n'est antérieur à la zone MN 4 ; par ailleurs le seul Iranotheriinae attesté jusqu'à présent en Afrique était *Kenyatherium bishopi* dont l'âge est Miocène supérieur ; il est très probable que *Kenyatherium* soit un descendant lointain d'*Ougandatherium*, mais il existe pour l'instant un hiatus d'une dizaine de millions d'années entre les 2 genres, que seules de nouvelles découvertes permettront de combler. *Ougandatherium napakense* est donc le plus vieil Iranotheriinae africain ; il s'agit peut-être d'un descendant de *Bugtirhinus* ou d'un groupe-frère de ce dernier car il est actuellement difficile de savoir quel est l'âge exact des plus anciens restes de *Bugtirhinus* et s'ils sont antérieurs ou non à *Ougandatherium*, l'hypothèse que ce dernier soit le plus ancien Iranotheriinae n'étant pas exclue. Quoi qu'il en soit la découverte d'*Ougandatherium* met en évidence une migration des Iranotheriinae d'Asie orientale vers l'Afrique au début du Miocène, hypothèse déjà proposée par Antoine (2000). Rappelons qu'à cette époque d'importants échanges fauniques ont lieu, par l'Arabie, entre l'Afrique et l'Eurasie.

L'hypsodontie et les membres très cursoriaux d'*Ougandatherium* plaident en faveur d'une vie en milieu très ouvert.

6. Conclusion

L'Uganda Palaeontology Expedition a recueilli à Napak, dans un site du Miocène inférieur, près de 150 restes déterminables de deux individus d'un petit rhinocéros à dents jugales hypsodontes pourvues de beaucoup de ciment, à émail plissé, aux membres allongés cursoriaux. Il s'agit du plus ancien Iranotheriinae d'Afrique, ancêtre lointain probable de *Kenyatherium bishopi* du Miocène supérieur, qui témoigne de l'arrivée en Afrique dès le début du Miocène d'une sous-famille eurasiennne particulièrement adaptée aux milieux ouverts. Ce rhinocéros, *Ougandatherium napakense* nov. gen. nov. sp., est en effet proche du *Bugtirhinus praecursor* du Miocène inférieur du Pakistan qui a sensiblement le même âge.

Remerciements

La fouille du site à rhinocéros de Napak I a été réalisée par M. Pickford, B. Senut, D. Gommery, P. Mein, E. Musiime et M. Ocen. Nous remercions E. Musiime (Uganda Museum, Kampala) pour avoir achevé en laboratoire la préparation des fossiles. Le permis de recherche nous a été accordé par le Ministry of Tourism, Trade and Industry (Dr S.P. Kagoda) et l'Uganda National Council for Science and Technology (Dr Z. Nyiira). Nous remercions également le Commissioner of Antiquities and Museums (Dr E. Kamuhangire) pour son aide et ses encouragements. Nous remercions aussi le Professeur Y. Coppens

(Collège de France), le Professeur Ph. Taquet (Laboratoire de paléontologie, Muséum national d'histoire naturelle) et le ministère des Affaires étrangères (Commission des fouilles) pour leur soutien. La Première secrétaire de l'ambassade de France à Kampala (Mme A. Peltier) et le conseiller culturel (Mme M. Baherle, M. A. Lamige) nous ont accordé un appui très apprécié. Nous remercions enfin les villageois d'Iriri pour leur aide tant au camp que sur le terrain.

Références

- Aguirre, E., Guérin, C., 1974. Première découverte d'un Iranotheriinae (Mammalia, Perissodactyla, Rhinocerotidae) en Afrique : *Kenyatherium bishopi* nov. gen. nov. sp. de la formation vallésienne (Miocène supérieur) de Nakali (Kénya). *Estudios geológicos* 30, 229–233.
- Antoine, P.O., 1997. *Aegycitherium beonensis* nov. gen. nov. sp., nouvel élasmothère (Mammalia, Rhinocerotidae) du gisement miocène (MN 4b) de Montréal-du-Gers (Gers, France). Position phylogénétique au sein des Elasmotheriini. *Neues Jahrbuch, Stuttgart* 204 (3), 399–414.
- Antoine, P.O., 2000. Origine et différenciation des Elasmotheriina parmi les Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) : analyse cladistique et implications biostratigraphiques et paléobiogéographiques. Thèse Muséum national d'Histoire naturelle (inédit).
- Antoine, P.O., Welcomme, J.L., 2000. A new rhinoceros from the lower Miocene of the Bugti Hills, Baluchistan, Pakistan: the earliest Elasmotheriinae. *Palaeontology* 43 (5), 795–816.
- Antunes, M.T., Ginsburg, L., 1983. Les Rhinocerotidés du Miocène de Lisbonne. Systématique, écologie, paléobiogéographie, valeur stratigraphique. *Ciências da Terra (UNL)* 7, 17–98.
- Arambourg, C., 1959. Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Publications Service Carte géologique de l'Algérie, ns, Paléontologie, mém. 4, 1–161.
- Beliaeva, E.I., 1971. Sur un rhinocéros (Rhinocerotidae) du Néogène de Mongolie occidentale (Fauna mesozoja i kaznozoja zapadnoj Mongolii). *Moscou* 3, 78–97 (en Russe).
- Bishop, W.W., 1958. Miocene Mammalia from the Napak volcanics, Karamoja. *Uganda. Nature* 182, 1480–1482.
- Bishop, W.W., 1962. The mammalian fauna and geomorphological relations of the Napak volcanics, Karamoja. *Record Geological Survey Uganda 1957–1958*, 1–18.
- Bishop, W.W., Whyte, F., 1962. Tertiary mammalian faunas and sediments in Karamoja and Kavirondo, East Africa. *Nature* 196, 1283–1287.
- Bishop, W.W., 1963. The later Tertiary and Pleistocene in eastern equatorial Africa. In: Howell, F.C., Bourlière, F. (Eds.), *African Ecology and Human Evolution*, 36. Viking Fund Publication Anthropology, pp. 246–275.
- Bishop, W.W., 1964a. More fossil Primates and other Miocene mammals from North-East Uganda. *Nature* 203, 1327–1331.
- Bishop, W.W., 1964b. Mammalia from the Miocene volcanic rocks of Karamoja, East Africa, 1617, *Proceeding Geological Society of London*, pp. 91–94.
- Bishop, W.W., 1967. The later Tertiary in East Africa - volcanics, sediments and faunal inventory. In: Bishop, W.W., Clark, J.D. (Eds.), *Background to evolution in Africa*. University Chicago Press, pp. 31–56.
- Bishop, W.W., Trendall, A.F., 1967. Erosion surfaces, tectonic and volcanic activity in Uganda. *Quarterly Journal of the Geological Society of London* 122, 385–420.
- Bishop, W.W., 1968. The evolution of fossil environments in East Africa. *Transactions of Leicester Literary Philosophy Society* 62, 22–44.
- Bishop, W.W., Miller, J.A., Fitch, F.W., 1969. New potassium-argon age determinations relevant to the Miocene fossil mammal sequence in East Africa. *American Journal of Science* 267, 669–699.
- Borissiak, A.A., 1935. Neue Materialien zur Phylogenie der Dicerorhininae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou* 3 (8), 381–384.
- Cerdeño, E., 1995. Cladistic analysis of the Family Rhinocerotidae. *American Museum Novitates* 3143, 1–25.
- Deraniyagala, P.E.P., 1951. A hornless rhinoceros from the Mio-Pliocene deposits of East Africa. *Spolia Zeylanica* 26, 133–135.
- Fourteau, R., 1920. Contribution à l'étude des vertébrés miocènes de l'Égypte. Ministry of Financy, Egypt., Survey Dept., Cairo.

- Geraads, D., 1986. Sur les relations phylétiques de *Dicerorhinus primaevus* Arambourg, 1959, rhinocéros du Vallésien d'Algérie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 302, 835–837.
- Geraads, D., 1989. Vertébrés fossiles du Miocène supérieur du Djebel Krechem el Artsouma (Tunisie centrale). Comparaisons biostratigraphiques. *Geobios* 22 (6), 777–801.
- Guérin, C., 1966. *Diceros douariensis* nov. sp., un rhinocéros du Mio-Pliocène de Tunisie du Nord. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 16, 1–50.
- Guérin, C., 1976. Les restes de rhinocéros du gisement miocène de Béni-Mellal, Maroc. *Géologie méditerranéenne* 3 (2), 105–108.
- Guérin, C., 1980a. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon* 79 (1-3), 1–1185.
- Guérin, C., 1980b. À propos des rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) néogènes et quaternaires d'Afrique : essai de synthèse sur les espèces et sur les gisements. *Proceedings 8th. PanAfrican Congress Prehistory Quaternary Studies, Nairobi, September 1977, TILLMIAP*, pp. 58–63.
- Guérin, C., 1989. La famille des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) : systématique, histoire, évolution, paléoécologie. *Cranium* 6 (2), 3–14.
- Guérin, C., 1994. Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Néogène de l'Ouganda. In: Senut, B., Pickford, M. (Eds.), *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire, vol. II: Palaeobiology*. CIFEG, occasional publication 1994/29, pp. 263–279.
- Guérin, C., 1999. Chapitre 5 : l'évolution des faunes. In: Gallay, A. (Ed.), *Comment l'homme ? À la découverte des premiers Hominidés d'Afrique de l'Est*. Errance, pp. 143–198, 381–385.
- Guérin, C., 2000. The Neogene Rhinoceroses of Namibia. *Palaeontologia africana* 36, 119–138.
- Hamilton, W.R., 1973. North African Lower Miocene Rhinoceroses. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, London 24 (6), 351–395.
- 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, Abhandlungen, NF* 152.
- Heissig, K., 1973. Die Unterfamilien und Tribus der rezenten und fossilen Rhinocerotidae (Mammalia). *Säugetierk. Mitteilungen, München* 21 (1), 25–30.
- Heissig, K., 1974. Neue Elasmotherini (Rhinocerotidae, Mammalia) aus dem Obermiozän Anatoliens. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung Paläontologie und historische Geologie* 14, 21–35.
- Heissig, K., 1976. Rhinocerotidae (Mammalia) aus der Anchiherium – Fauna Anatoliens. *Geologisches Jahrbuch* 19, 3–121.
- Hooijer, D.A., 1963. Miocene Mammalia of Congo (with a chapter by A. Gautier and J. Lepersonne). *Annales du Musée Royal de l'Afrique centrale, Tervueren, Sciences et Géologie* 46, 1–77.
- Hooijer, D.A., 1966. Miocene rhinoceroses of East Africa. *Bulletin of British Museum (Natural History)* 13 (2), 119–190.
- Hooijer, D.A., 1968. A rhinoceros from the late Miocene of Fort Ternan, Kenya. *Zoological Mededelingen* 43 (6), 77–92.
- Hooijer, D.A., Patterson, B., 1972. Rhinoceroses from the Pliocene of Northwestern Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 144, 1–26.
- Hooijer, D.A., 1971. A new rhinoceros from the late Miocene of Loperot, Turkana District, Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Cambridge (Mass.)* 142 (3), 339–392.
- Hooijer, D.A., 1973. Additional Miocene to Pleistocene rhinoceroses of Africa. *Zoological Mededelingen* 46 (11), 149–178.
- Hooijer, D.A., 1978. 19: Rhinocerotidae. In: Maglio, V.J., Cooke, H.B.S. (Eds.), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, pp. 371–378.
- Huang, Wampo, Yan, Defa, 1983. New material of Elasmotherini from Shennongjia, Hubei. *Vertebrata Palasiatica* 21 (3), 223–229 (en Chinois, résumé en Anglais).
- Lartet, E., 1864. In: de Prado, C. (Ed.), *Descripcion fisica y geologica de la Provincia de Madrid*. Junta General de Estadística, Madrid.
- Matthew, W.D., 1931. Critical observations on the phylogeny of the Rhinoceroses. University of California Publications. *Bulletin of the Department of Geological Sciences* 20 (1), 1–9.

- Nakaya, H., Pickford, M., Yasui, K., Nakano, Y., 1999 daté de 1987. Additional large mammalian fauna from the Namurungule Formation, Samburu Hills, Northern Kenya. *African Study Monography Suppl. Issue 5*, 79–130.
- Osborn, H.F., 1924. *Serridentinus* and *Baluchitherium* Loh Formation, Mongolia. *American Museum Novitates* 148, 1–5.
- Pickford, M., 1981. Preliminary Miocene Mammalian biostratigraphy for Western Kenya. *Journal of Human Evolution* 10, 73–97.
- Pickford, M., Senut, B., Hadoto, D., Musisi, J., Kariira, C., 1986. Nouvelles découvertes dans le Miocène inférieur de Napak, Ouganda Oriental. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 302, 47–52.
- Pickford, M., 2002. Ruminants from the Early Miocene of Napak, Uganda. *Annales de Paléontologie* 88, 85–113.
- Prothero, D.R., Guérin, C., Manning, E., 1989. The History of the Rhinoceroidea. In: Prothero, D.R., Schoch, R.M. (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls, IVth Theriological Congress*, Edmonton, Alberta, 1985. Oxford University Press, pp. 321–340.
- Yan Defa, 1979. Einige der Fossilen Miozänen Säugetiere der Kreis von Fangxian in der Provinz Hupei. *Vertebrata Palasiatica* 17 (3), 189–199 (en Chinois, résumé en Allemand).
- Zhai Renjie, 1978. A primitive Elasmothere from the Miocene of Lintung, Shensi. *Professional Papers in Stratigraphy and Palaeontology* 7, 122–126 (en Chinois, résumé en Anglais).